

Микро- организмы- возбудители болезней растений

Справочник

АКАДЕМИЯ НАУК УКРАИНСКОЙ ССР
ИНСТИТУТ МИКРОБИОЛОГИИ
И ВИРУСОЛОГИИ им. Д. К. ЗАБОЛТНОГО

Микро- организмы- возбудители болезней растений

Справочник

Под редакцией
члена-корреспондента
АН УССР В. И. БИЛАЙ

КИЕВ НАУКОВА ДУМКА 1988

Авторы:

В. И. БИЛАЙ, Р. И. ГВОЗДЯК, И. Г. СКРИПАЛЬ,
В. Г. КРАЕВ, И. А. ЭЛЛАНСКАЯ, Т. И. ЗИРКА,
В. А. МУРАС

УДК 579. 64:632

Микроорганизмы — возбудители болезней растений / Билай В. И., Гвоздяк Р. И., Скрипаль И. Г. и др.; Под ред. Билай В. И. — Киев: Наук. думка, 1988. — 552 с. — ISBN 5-12-000298-6.

В справочнике обобщены и систематизированы основные сведения о биологии грибов, бактерий, микоплазм, вирусов и виридов, вызывающих заболевания растений. Описаны методы диагностики заболеваний и идентификации возбудителей, симптомы, способы распространения и вредоносность заболеваний, даны рекомендации по профилактике и мерам комплексной защиты растений от поражения этими возбудителями.

Издание иллюстрировано и снабжено библиографией основных работ по каждой группе фитопатогенных микроорганизмов.

Для научных работников, специалистов по защите растений, агрономов, селекционеров, преподавателей и студентов сельскохозяйственных вузов и всех, кто интересуется проблемой выращивания здоровых растений.

Ил. 248. Табл. 21. Библиогр.: с. 477—508.

Ответственный редактор *В. И. Билай*

Печатается по постановлению ученого совета
Института микробиологии и вирусологии
им. Д. К. Заболотного АН УССР
и решению редакционной коллегии
справочной литературы АН УССР

Редакция справочной литературы

Заведующий редакцией *В. В. Панюков*

Редакторы: *Н. М. Дюканова, А. В. Янковская*

М 2003000000-562
М 221(04)-88 К У-2-322-88

ISBN 5-12-000298-6

© Издательство «Наукова думка», 1988

ОГЛАВЛЕНИЕ

| | |
|---|----|
| Предисловие | 6 |
| Общие сведения о фитопатогенных микроорганизмах | 8 |
| Принятые сокращения | 13 |

Г л а в а 1

| | |
|--|----|
| ГРИБЫ | 14 |
| Класс Plasmodiophoromycetes — Плазмодиофорициты | 14 |
| Порядок Plasmodiophorales — Плазмодиофоральные | 14 |
| Семейство Plasmodiophoraceae — Плазмодиофоровые | 14 |
| Класс Chytridiomycetes — хитридиомиты | 19 |
| Порядок Chytridiales — Хитридиальные | 20 |
| Семейство Olpidiaceae — Ольпидиевые | 20 |
| Семейство Synchytriaceae — Синхитриевые | 21 |
| Порядок Mucosporangiales — Микоспорангиальные | 22 |
| Семейство Physodermiaceae — Физодермиевые | 22 |
| Класс Oomycetes — Оомиты | 23 |
| Порядок Saprolegniales — Сапролегниальные | 23 |
| Семейство Saprolegniaceae — Сапролегниевые | 23 |
| Порядок Peronosporales — Пероноспоральные | 25 |
| Семейство Pythiaceae — Питиевые | 25 |
| Семейство Phytophthoraceae — Фитофторовые | 28 |
| Семейство Peronosporaceae — Пероноспоровые | 30 |
| Семейство Albuginaceae — Альбуговые | 39 |
| Класс Zygomycetes — Зигомиты | 40 |
| Порядок Mucorales — Мукоральные | 41 |
| Семейство Mucoraceae — Мукоровые | 41 |
| Класс Ascomycetes — Аскомиты или сумчатые грибы | 43 |
| Подкласс Euascomycetidae — Эуаскомициты | 46 |
| Группа порядков Pyrenomycetes — Пиреномиты | 46 |
| Порядок Erysiphales — Эризифальные, или Мучнисто- росяные | 46 |
| Семейство Erysiphaceae — Мучнисторосяные | 46 |
| Порядок Clavicipitales — Клавицепитальные | 50 |
| Семейство Clavicipitaceae — Клавицепитовые | 50 |

| | |
|--|-----|
| Подкласс <i>Euscomycetidae</i> — Эуаскомицеты | 51 |
| Группа порядков <i>Discomycetes</i> — Дискомицеты | 51 |
| Порядок <i>Helotiales</i> — Гелоциальные | 51 |
| Семейство <i>Sclerotiniaceae</i> — Склеротининовые | 51 |
| Подкласс <i>Loculoascomycetidae</i> — Асколокулярные, или Локулоаскомицеты | 53 |
| Порядок <i>Dothideales</i> — Дотидеальные | 53 |
| Семейство <i>Pleosporaceae</i> — Плеоспоровые | 53 |
| Семейство <i>Venturiaceae</i> — Вентуриновые | 54 |
| Семейство <i>Mycosphaerellaceae</i> — Микосферелловые | 55 |
| Класс <i>Basidiomycetes</i> — Базидиомицеты | 58 |
| Подкласс <i>Holobasidiomycetes</i> — Холобазидиомицеты | 61 |
| Группа порядков <i>Hymenomycetes</i> — Гименомицеты | 61 |
| Порядок <i>Aphylliphorales</i> — Афиллофоральные | 61 |
| Семейство <i>Clavariaceae</i> — Рогатиковые, или Булавники | 61 |
| Подкласс <i>Teliosporomycetidae</i> — Телиоспоромицеты | 62 |
| Порядок <i>Ustilaginales</i> — Головневые | 62 |
| Семейство <i>Ustilaginaceae</i> — Головневые | 62 |
| Семейство <i>Tilletiaceae</i> — Тиллециевые | 69 |
| Порядок <i>Uredinales</i> — Ржавчинные | 73 |
| Семейство <i>Melampsoraceae</i> — Мелампсоровые | 73 |
| Семейство <i>Pucciniaceae</i> — Пукциниевые | 76 |
| Класс <i>Deuteromycetes</i> — Дейтеромицеты | 83 |
| Порядок <i>Mycelia sterilia</i> (<i>Agomycetales</i>) — Стерильные мицелии | 85 |
| Порядок <i>Moniliales</i> — Монилиальные | 88 |
| Семейство <i>Moniliaceae</i> — Монилиальные | 88 |
| Семейство <i>Dematiaceae</i> — Дематиевые | 113 |
| Семейство <i>Stylbellaceae</i> — Коремиевые | 145 |
| Семейство <i>Tuberculariaceae</i> — Туберкуляриевые | 147 |
| Порядок <i>Melanconiales</i> — Меланкониальные | 187 |
| Семейство <i>Melanconiaceae</i> — Меланкониевые | 187 |
| Порядок <i>Sphaeropsidales</i> — Сферопсидальные | 200 |
| Семейство <i>Sphaeropsidaceae</i> — Сферопсидные | 200 |

Г л а в а 2

ФИТОПАТОГЕННЫЕ БАКТЕРИИ 224

| | |
|--|-----|
| Секция 4 | 226 |
| Семейство <i>Acetobacteriaceae</i> | 226 |
| Семейство <i>Pseudomonadaceae</i> Winslow, Broadhurst, Buchanan Krumwiede, Rogers and Smith 1917 | 227 |
| Семейство <i>Rhizobiaceae</i> Conn 1938 | 284 |
| Секция 5 | 289 |
| Семейство <i>Enterobacteriaceae</i> Rahn 1937 | 289 |
| Секция 9 | 308 |
| Риккетсиеноподобные бактерии (РПБ) | 308 |
| Секция 13 | 308 |
| Секция 15 | 316 |
| Секция 17 | 323 |

| | |
|---|-----|
| Меры борьбы против бактериальных болезней растений. Карантинные объекты | 323 |
|---|-----|

Г л а в а 3

МИКОПЛАЗМЫ 326

| | |
|--|-----|
| Общая характеристика микоплазмозов. Признаки поражения . . . | 326 |
| Локализация в растениях | 332 |
| Особенности морфологии, структуры и репродукции микоплазм — возбудителей желтух растений | 332 |
| Систематика микоплазм | 338 |
| Диагностика микоплазмозов и идентификация их возбудителей . . . | 342 |
| Определение патогенных свойств микоплазм, выделенных из растений | 349 |
| Развитие инфекционного процесса | 353 |
| Факторы патогенности | 355 |
| Способы распространения микоплазмозов растений | 356 |
| Профилактика и защита сельскохозяйственных культур от микоплазмозов и микоплазмозоподобных заболеваний | 361 |
| Агротехнические мероприятия | 361 |
| Борьба с насекомыми-переносчиками | 364 |
| Химические мероприятия | 366 |
| Селекция устойчивых сортов | 368 |
| Физические меры воздействия на возбудителей микоплазмозов . . . | 370 |
| Другие методы борьбы | 372 |

Г л а в а 4

ВИРУСЫ И ВИРОИДЫ 373

| | |
|---|-----|
| Общая характеристика фитопатогенных вирусов | 373 |
| Классификация и номенклатура вирусов растений | 377 |
| ДНК-содержащие вирусы | 378 |
| Вирусы, содержащие двухнитевую ДНК | 378 |
| Вирусы, содержащие однонитевую ДНК | 381 |
| РНК-содержащие вирусы | 382 |
| Вирусы, содержащие двухнитевую РНК | 382 |
| Семейство Reoviridae — Реовирусы | 382 |
| Вирусы, содержащие однонитевую РНК | 384 |
| Семейство Rhabdoviridae — Рабдовирусы | 384 |
| Семейство Togaviridae — Тогавирусы | 392 |
| Вирусы с непрерывным геномом | 392 |
| Вирусы с разделенным двухкомпонентным геномом | 434 |
| Вирусы с разделенным трехкомпонентным геномом | 449 |
| Вироиды | 461 |
| Приложения | 466 |
| Список литературы | 477 |
| Указатель латинских названий грибов | 509 |
| Указатель латинских названий бактерий | 521 |
| Указатель русских названий вирусов и вироидов | 532 |
| Указатель международных названий вирусов и вироидов | 538 |
| Указатель русских и латинских названий растений | 544 |

ПРЕДИСЛОВИЕ

Борьба с болезнями растений, вызываемыми различными микроорганизмами, относится к важнейшим мероприятиям по их защите и охране. Что же касается сельскохозяйственных растений, то их защита от действия микрофитопатогенов представляет собой одно из основных звеньев комплекса мероприятий по повышению их урожайности. Следует заметить, что заболевания микробиогенного происхождения наносят значительный, а иногда и катастрофический ущерб урожаю сельскохозяйственных культур.

Знание возбудителей заболеваний, особенностей их биологии, закономерностей развития и патологического действия составляет научный фундамент защиты растений от болезней. Возбудителями заболеваний растений являются представители различных групп микроорганизмов — низших грибов, бактерий, микоплазм, а также вирусов и виридов — своеобразных групп, отличающихся простотой строения и особым типом взаимоотношений с клеткой растения-хозяина.

Несмотря на то, что в последние годы опубликованы фундаментальные работы по общей и частной фитопатологии, в отечественной и зарубежной литературе отсутствует справочник, охватывающий представителей всех групп фитопатогенных микроорганизмов. Этот пробел, возможно, восполнит публикация данного справочника.

Предлагаемая работа состоит из четырех глав, каждая из которых посвящена определенной группе возбудителей болезней растений — грибам, бактериям, микоплазмам и вирусам. Структура глав в основном однотипна: название возбудителя на латинском и русском языках, описание его биологии и вызываемых им болезней растений, развития патологического процесса, сведения о распространении вида и основных мерах борьбы с болезнью. Некоторые отклонения от указанной схемы связаны с разной степенью изученности отдельных видов и особенностями систематики разных групп микроорганизмов. В частности в гл. 3 особенности изложения материала связаны с тем, что описываемая в ней группа фитопатогенных организмов — микоплазм — открыта лишь 20 лет назад, а ее систематика находится сейчас в стадии разработки. Сведения о микоплазмах, наносящих ощутимый вред сельскохозяйственным растениям, публиковались и обобщались в изданиях, вышедших незначительным тиражом (не более 500 экз.) и доступных лишь узкому кругу специалистов. Даже не всем преподавателям вузов,

готовящим биологов, микробиологов, фитопатологов и агрономов, практически известны свойства этих возбудителей, болезни ими вызываемые и меры борьбы с ними. Желанием ликвидировать этот недостаток и обусловлено своеобразие изложения материала в этой главе.

Справочник иллюстрирован большим количеством рисунков, в том числе оригинальных, каждая глава снабжена списком литературы по данной группе микроорганизмов. Кроме указателей названий микроорганизмов — возбудителей болезней на русском и латинском языках, в справочнике помещен указатель растений, поражаемых грибами, бактериями, микоплазмами и вирусами.

Авторы выражают надежду, что справочник будет полезен многим специалистам, работающим в сельском хозяйстве и в области защиты растений, и с благодарностью примут замечания и пожелания читателей.

ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ О ФИТОПАТОГЕННЫХ МИКРООРГАНИЗМАХ

Фитопатогенные микроорганизмы (бактерии, вирусы, микоплазмы, грибы) весьма многочисленны — описано свыше 40000 видов, различных по систематическому положению, степени паразитизма, патогенности, специализации и другим признакам.

Фитопатогенные микроорганизмы характеризуются патогенностью (т. е. способность вызывать заболевание растения, приводящее к снижению его продуктивности или гибели) и вирулентностью (т. е. степенью проявления патогенности, быстротой и характером течения заболевания). По степени паразитизма их подразделяют на облигатные и факультативные паразиты.

Жизненный цикл облигатных паразитов протекает в живом растении. Факультативные паразиты способны паразитировать на живом растении, либо вести сапрофитный образ жизни. Между этими двумя группами существуют многочисленные переходные формы. Так, некоторые виды микроорганизмов паразитируют на определенных видах растений, но часть жизненного цикла проводят как сапротрофы, другие виды — большую часть жизненного цикла проводят как сапротрофы, но определенный период паразитируют. Узкоспециализированные облигатные паразиты поражают обычно определенные виды (или даже сорта) растений.

Фитопатогенные микроорганизмы поражают различные растения: однолетние, многолетние, травянистые, древесные; они паразитируют в различных органах и тканях наземной и корневой систем растений в период вегетации, а также повреждают зерно, овощи, фрукты при их хранении.

Выделяют несколько основных типов болезней растений, вызываемых фитопатогенными микроорганизмами.

Увядание — поражение проводящей и корневой систем. Возбудитель локализуется и развивается в проводящих сосудах, вызывает их механическую закупорку, а также выделяет токсины и ферменты, угнетающие растение — на листовой поверхности образуются некрозы, листья буреют и опадают, растение увядает.

Гнили — размягчение и разрушение тканей растений под воздействием ферментов микроорганизмов.

Пятнистости, или некрозы — отмирание чаще листовой пластинки в местах поражения отдельных участков ткани, четко отграниченной от непораженной ткани.

Изъязвления, или антракнозы — пятнистость различных органов растения, характеризующаяся размягчением ткани и образованием углублений, в которых развивается спороношение фитопатогена.

Налеты — появление на поверхности пораженных органов растений мицелия или спороношения патогена разного цвета.

Пустулы — выпуклые спороношения фитопатогена, покрытые эпидермисом или перидермой.

Муцификации — затвердевание и почернение пораженного органа, густо пронизанного мицелием (склероциями) возбудителя темного цвета.

К перечисленным типам болезней растений, вызываемых фитопатогенами, можно добавить разрушение органов растений, их чрезмерное разрастание (кустистость), образование наростов и разнообразных деформаций (скручивания, морщинистости, курчавости, нитевидности листьев и т. п.).

Фитопатогенные микроорганизмы широко распространены в природе и в условиях, благоприятных для их развития, наносят значительный ущерб урожаю сельскохозяйственных культур. Они могут распространяться разными путями: током воздуха, водой, пылью, семенами, клубнями, луковицами и другими органами растений, растительными остатками, насекомыми, животными, транспортными средствами.

Пути проникновения фитопатогенов в растения различны. В основном они проникают через раневую полость, структурные отверстия (устьица), либо через интактную поверхность растения.

Раны на растениях возникают под действием физических (колебание температуры), механических, биологических (животные, насекомые, микроорганизмы) факторов. В зависимости от вида растения и его биологических особенностей, типа раневой поверхности преимущественное развитие получают разные виды микроорганизмов. Поселяясь на ране как сапротрофы, они могут убивать близлежащие живые клетки продуктами своей жизнедеятельности и проникать в живые ткани растений как паразиты. Степень проникновения зависит от устойчивости растения, скорости образования коркового слоя, состава его компонентов, активности ряда окислительных ферментов (фенолоксидаз и других, имеющих важное значение в устойчивости растений). Раневые инфекции приводят обычно к развитию гнилей.

Поражения через устьица и другие отверстия листьев и органов растений типичны для облигатных паразитов — видов родов *Russinia*, *Plasmopara* и некоторых факультативных паразитов — видов родов *Alternaria*, *Penicillium*. Обычно споры этих грибов-паразитов прорастают на поверхности листьев около устьиц или других отверстий тонкой гифой, которая внедряется через устьице в околоустьичные клетки, а оттуда распространяется в клетки или межклетники. Для начальной стадии прорастания спор на поверхности растительной ткани необходима вода (т. е. споры проявляют положительный гидротропизм). Предполагают, что прорастание спор этих паразитов вблизи устьиц или других естественных отверстий растений и внедрение гифы в устьица при их открытии обусловлено также другими тропизмами (так как через устьица выделяются вещества, возможно, вызывающие хемотропизм спор гриба).

Вирулентность разных видов облигатных фитопатогенных микроорганизмов различна. В одних случаях паразит легко внедряется в ткани растения и вызывает его быструю гибель, в других — длительно существует вместе с растением и угнетает его рост лишь при определенных условиях.

Некоторые виды фитопатогенов поражают множество растений, другие — только виды, принадлежащие к определенным семействам (например, *Phytophthora infestans* поражает виды семейства *Solanaceae*, ржавчинные грибы рода *Phragmidium* поражают виды семейства *Rosaceae*). Наконец, внутри некоторых видов микроорганизмов имеются расы, поражающие определенные виды или сорта растений. Так, *Erysiphe graminis* поражает до 100 видов из 34 родов семейства *Gramineae*, но некоторые специализированные расы этого вида поражают

только пшеницу. Цикл развития ржавчинных грибов (например, пукцинии) проходит на нескольких растениях, принадлежащих к разным семействам, что свидетельствует о еще более выраженной специализации.

Расы облигатных паразитов, проявляющие различную вирулентность к определенным сортам высших растений, морфологически неразличимы, поэтому их называют *«физиологическими расами»*. Отдельные расы фитопатогенов характеризуются большой изменчивостью; они могут утрачивать или приобретать патогенные свойства, адаптируясь к определенным условиям, в том числе переходить к узкой специализации, к определенным тканям и органам растений.

В патогенезе некоторых заболеваний растений значительную роль играют фитотоксины — вещества различной химической природы, выделяемые микроорганизмами и оказывающие узкоспецифическое токсическое действие.

Вирулентность факультативных паразитов обычно хорошо выражена; они быстро разрушают клетку в месте инфекции за счет выделения ферментов и токсинов. Мертвые клетки растений представляют собой субстрат, благоприятный для быстрого развития факультативных паразитов, интенсивно образующих токсины. Это вызывает гибель еще большего числа клеток и увеличение пораженной поверхности растительной ткани.

Развитие инфекционного процесса в растении зависит от его устойчивости к данному виду микроорганизма, а также от так называемой инфекционной нагрузки (числа клеток возбудителя). Максимальная *инфекционная нагрузка* — число клеток возбудителя, которое вызывает в наиболее короткий срок развитие инфекционного процесса, минимальная — число клеток возбудителя, способное инфицировать растение. Инфекционная нагрузка для разных видов фитопатогенных микроорганизмов неодинакова и колеблется от единиц до нескольких десятков и сотен клеток.

Для возникновения фитопатологического процесса при поражении почвенными микроорганизмами имеет значение *плотность популяции* возбудителя — число зародышей в 1 г почвы или 1 г заселяемого субстрата — органа растения. Увеличение плотности популяции фитопатогенов в почве обычно связано с увеличением потенциала инокулюма (для факультативных микроорганизмов). *Потенциал инокулюма* — число изолятов в популяции, обладающих фитопатогенными свойствами по отношению к одному или нескольким видам или сортам растений; связан с формированием специализированных рас возбудителя. Плотность популяции и потенциал инокулюма в почве зависят от многих факторов — корневых выделений растений, их устойчивости или чувствительности к возбудителю, длительности культивирования растения, фунгистазиса почвы, наличия в ней растительных остатков, общей системы агротехнических мероприятий.

Растения обладают неспецифическим и специфическим иммунитетом к инфекционным болезням. Виды и сорта растений подразделяют на относительно устойчивые и относительно восприимчивые к возбудителям ряда заболеваний или к возбудителю одного заболевания. Существует понятие сортовой устойчивости и восприимчивости. Абсолютной устойчивости к определенным фитопатогенным микроорганизмам не существует, так как при инфекционном процессе и у возбудителя, и у питающего растения возникают морфологические и физиологические адаптации, в результате которых патогенный микроорганизм либо интенсивно развивается, либо, если защитные механизмы растения настолько сильны, что препятствуют распространению возбудителя, локализуется.

Фитопатогены могут распространяться по всему растению или заселяют отдельные его органы, ткани и клетки. Есть виды, распространяющиеся главным образом на поверхности тканей, незначительно проникая вглубь. Например, у мучнисторосяных и некоторых видов грибов, поражающих корни растений, мицелий развивается на поверхности питающего растения и распространяется в эпидермальные клетки с помощью гаусторий. При этом мицелий одних видов грибов локализуется на ограниченной площади, других — неограниченно.

Рост мицелия многих видов облигатных паразитов тесно связан с ростом и развитием растения. Проникая в растение в ранней фазе развития, паразит локализуется в определенной точке, и дальнейший рост мицелия связан с ростом этой ткани или органа. Например, мицелий *Tilletia caries* первоначально проникает через coleoptиле проростка в основание первого листа, затем — в точку роста. При цветении растения гриб поражает колос и обильно образует хламидоспоры. В тканях растения паразитный гриб может распространяться в межклетниках или в клетках.

Во многих случаях в растении, пораженном патогенными микроорганизмами, повышается активность пероксидазы, полифенолоксидаз, оксидаз ряда аминокислот, цитохромоксидаз, асcorбинооксидаз и других ферментов. Уровень и активность окислительных ферментов в пораженной ткани зависят от чувствительности растения к паразиту. При поражении растения факультативными паразитами активность окислительных процессов в клетках растения идет на убыль вследствие их быстрой гибели под воздействием метаболитов патогена. При поражении растения облигатными паразитами изменение активности окислительных процессов связано с определенными процессами метаболизма растений, направленными на синтез метаболитов, губительно действующих на паразита (у устойчивых растений), или способствующих его развитию в тканях растения (у чувствительных растений).

Среди метаболитов растений, подавляющих или тормозящих рост фитопатогенов, наиболее активны фенолы. Это группа реактивных соединений, основой которых являются циклические ароматические и гидроароматические вещества (моно- и полифенолы). В тканях растений они обычно встречаются в виде связанных эфиров и глюкозидов. К ним относятся пирокатехин, гидрохинон, пиррогалол, флороглюцин, флавоноиды, сложные эфиры фенолкарбоновых кислот (хлорогеновая кислота), а также фенольные спирты, альдегиды и кислоты. Фенольные соединения легко окисляются соответствующими фенолоксидазами и ингибируют или стимулируют ростовые процессы в растении, а также подавляют развитие многих видов фитопатогенов. Фенольные соединения ингибируют прорастание спор, рост мицелия и отдельные биохимические процессы в микробной клетке.

Сохранение жизнеспособности фитопатогенов обеспечивается путем образования у облигатных и факультативных фитопатогенных паразитов спор — телиоспор, хламидоспор и других их морфологически разновидности, способных переносить неблагоприятные условия и длительное время не терять жизнеспособность. Поэтому инфицирование факультативными паразитами, образующими часто зимующие споры, хламидоспоры, гемы, осуществляется главным образом через почву, растительные остатки, реже — через семена. Инфицирование облигатными паразитами происходит обычно через семена, плоды, отмершие части растений, живые ткани.

Споры многих видов грибов первоначально прорастают в так называемой инфекционной капле, представляющей капельно-жидкую влагу с растворенными в ней веществами, поступающими с транспирационными токами или диффундирующими из поверхностных клеток

растения. Содержащиеся в инфекционной капле вещества либо ингибируют прорастание спор определенных видов фитопатогенных грибов, либо стимулируют их прорастание. На первом этапе прорастания спор образуется ростковая трубка, на втором этапе гифы паразита проникают внутрь ткани растения и заражают его. При соприкосновении с кутикулой растения гифа образует аппрессорий, с помощью которого плотно прикрепляется к поверхности растения.

Заболевание растения — сложный процесс взаимодействия питающего растения и патогенного микроорганизма, сопровождающийся разнообразными изменениями в метаболизме растения, его росте и урожае. Внедряясь в растение, патоген может увеличивать проницаемость пограничных слоев протоплазмы (что вызывает приток в клетку токсических метаболитов), изменять структуру и размеры клеточных оргanelл (ядер, митохондрий и др.), влиять на многие биохимические процессы — дыхание на разных его этапах, обмен углеводов, белков, аминокислот и витаминов, водный режим, фотосинтетическую активность.

Считают, что существует определенная связь между патогенностью микроорганизма и активностью ферментов, расщепляющих сложные полимеры оболочки растительной клетки (целлюлаз, пектиназ, гемицеллюлаз и др.). Действие этих ферментов облегчает проникновение паразита в ткань растения и обеспечивает его источниками питания.

Важное значение в устойчивости растений к поражению патогенами имеют и фитонциды — вещества различной химической природы, летучие или растворенные в цитоплазме клеток растения, обладающие широким антибиотическим действием. Содержание алкалоидов, эфирных масел в органах растений также часто определяет их устойчивость к поражению. В развитии устойчивости растений к заболеваниям, в том числе и вызываемым патогенными грибами, имеют фитоалексины, которые образуются в растении только в процессе заболевания, т. е. при внедрении или контакте микроорганизма с клетками растения; они ингибируют рост микроорганизма на сверхчувствительной ткани.

Изложенный материал свидетельствует о существовании естественных тонких механизмов регуляции метаболизма пораженных растений. Меры по защите растений от поражения патогенными микроорганизмами, предпринимаемые человеком, в основном заключаются в выведении сортов растений, устойчивых к одному или более, желательно нескольким, возбудителям, и применении комплекса агротехнических мероприятий, способствующих уменьшению численности популяции и снижению вирулентности патогенов.

ПРИНЯТЫЕ СОКРАЩЕНИЯ

| | |
|-------|---|
| выс. | — высота |
| Г | — гуанин |
| диам. | — диаметр |
| дл. | — длина |
| ДНК | — дезоксорибонуклеиновая кислота |
| днДНК | — двунитевая ДНК |
| ДНОК | — динитроортокрезол |
| ИФА | — иммуноферментный анализ |
| КА | — картофельный агар |
| КДО | — 2-кето-3-диоксиоктановая кислота |
| к. т. | — комнатная температура |
| ЛПС | — липополисахарид |
| мол. | — молекулярный |
| МПА | — мясо-пептонный агар |
| МПБ | — мясо-пептонный бульон |
| нед. | — неделя |
| онДНК | — одонитевая ДНК |
| ПВС | — продолжительность выстаивания сока |
| ПРС | — предельное разведение сока |
| ПСИ | — продолжительность сохранения инфекционности |
| РНК | — рибонуклеиновая кислота |
| РПБ | — риккетсиеподобные бактерии |
| РС | — реакция сверхчувствительности |
| син. | — синоним |
| ТМТД | — 80%-ный раствор тетраметилтиурамдисульфита |
| толщ. | — толщина |
| ТТИ | — точка температурной инактивации |
| ТТФ | — тетразолий хлорид |
| УА | — уранил ацетат |
| УТ | — ультратонкий |
| Ц | — цитозин |
| шир. | — ширина |
| ЭДТА | — этилендиаминтетрауксусная кислота |
| PV. | — патовар |

ГРИБЫ

КЛАСС PLASMODIOPHOROMYCETES — ПЛАЗМОДИОФОРОМИЦЕТЫ

Вегетативное тело в виде плазмодия — голой сетчатой бесформенной массы протоплазмы, лишенной оболочки и содержащей многочисленные ядра. Плазмодий распадается на несколько зооспорангиев, в которых после многократного деления ядер образуются гаплоидные зооспоры. Они копулируют, превращаясь в диплоидные амебониды, распространяющиеся по клеткам тканей растения. Амебониды, сливаясь, образуют многоядерный плазмодий, в котором происходит двухкратное деление ядер и образование покоящихся спор (цист).

Внутриклеточные паразиты растений.

ПОРЯДОК PLASMODIOPHORALES — ПЛАЗМОДИОФОРАЛЬНЫЕ

Семейство Plasmodiophoraceae — Плазмодиофоровые

Род Plasmodiophora Woron. — Плазмодиофора

Шиповидные, щетинистые цисты разных размеров и формы находятся в клетке хозяина в свободном состоянии. В цисте образуется одна первичная зооспора, которая заражает растение и развивается в нем в спорангиальные плазмодии больших размеров. Плазмодии делятся на мелкие спорангии, в которых образуются вторичные зооспоры. Спорангиальные плазмодии заполняют частично или полностью клетку растения-хозяина. При созревании они распадаются на цисты.

Plasmodiophora brassicae Woron. — Плазмодиофора капусты (рис. 1.1)
Возбудитель килы крестоцветных.

Цисты шаровидные, эллиптические, яйцевидные, продолговатые или неправильной формы, 1,6—6,9 мкм в диам., с бесцветной, тонкой мелкошиповатой оболочкой, находятся в клетке хозяина в свободном состоянии (не объединены в цистосорусы). В цисте образуется одна первичная зооспора, грушевидной, почти шаровидной или яйцевидной формы, 2,5—3,5 мкм в диам., с коротким жгутиком, которая заражает растение и развивается в нем в спорангиальные плазмодии больших размеров. Плазмодии делятся на мелкие спорангии, яйцевидно-шаровидной формы, 6—6,5 мкм в диам., в которых образуется 4—8 вторичных зооспор, 1,9—3,1 мкм в диам., с двумя жгутиками — один — короткий и тупой, второй — длинный, извилистый. Инфицируя растение, вторичные зооспоры образуют цистогенный плазмодий, частично или полностью заполняющий клетку растения-хозяина, размером 100—200 мкм. Жизнеспособность спор — 6—7 лет.

Поражает капусту. У больных растений листья становятся хлоротичными и в жаркую погоду увядают, на корнях образуются наросты и вздутия, достигающие больших размеров. Растения отстают в росте, качан не развивается. Наросты к концу вегетации или весной разру-

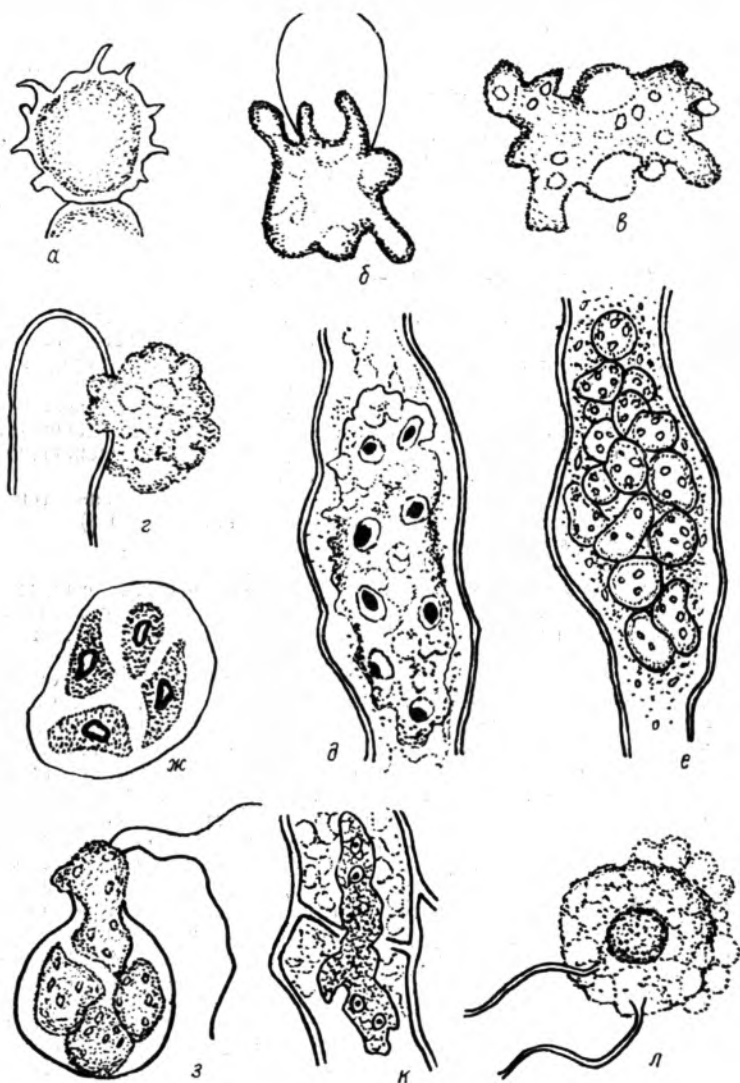


Рис. 1.1. *Plasmodiophora brassicae*:

а — циста; б, в — амёбоиды проросшей цисты; г — проникновение амёбоида в корневую волосок; д — спорангиальный плазмодий в расширенной части волоска; е — спорангиосорус; ж — спорангий, делящийся на четыре сегмента; з — выход вторичных зооспор из спорангия; к, л — проникновение молодых плазмодиев через оболочку клетки [44]

шаются и служат источником инфекции. Развитию болезни способствует температура 18—25 °С. влажность почвы 50—97 % (оптимальная 75—90 %).

Болезнь приводит к значительной потере урожая крестоцветных.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: соблюдение севооборота с возвращением крестоцветных на прежнее место не ранее чем через 5 лет; использование здоровой рассады; уничтожение растительных остатков после сбора урожая; известкование кислых почв в очагах болезни; обработка рассады во время посадки водной суспензией серы (30—40 кг/га) или бенлата (12 кг/га).

Род *Spongospora* Brunch. — Спонгоспора

Вегетативное гело — плазмодий. Первичные зооспоры амебоидные, инфицируют растение и развиваются в нем в спорангиальные плазмодии, делящиеся на спорангии в форме спорангиосорусов. Спорангии мелкие или крупные, изменчивой формы, в них образуются вторичные зооспоры. Цистогенные плазмодии отличаются от спорангиальных более темной окраской и плотной оболочкой; созревая, они делятся на губчатые или полые цистосорусы разнообразной формы: шаровидной, яйцевидной, продолговатой, неправильной.

Spongospora subterranea (Wallr.) Lagerh. var. *subterranea* Tom. — Спонгоспора подземная разновидность подземная (рис. 1.2)

Син.: *Spongospora solani* Brunch

Возбудитель порошистой парши картофеля.

Цисты рыхлые или компактные, 3,5—4,5 мкм в диам., с гладкой, тонкой, желтовато-зеленой оболочкой. В них образуется одна амебоидная зооспора, которая инфицирует растение и развивается в нем в спорангиальный плазмодий, делящийся на спорангии в форме спорангиосорусов. Спорангии шаровидные, яйцевидные, продолговатые, с маленьким выводным отверстием. В них образуются вторичные споры — шаровидные, яйцевидные, продолговатые, 2,5—4,6 мкм в диам., с неровными гнутиками, 4,35 и 13,7 мкм дл. Цистогенные плазмодии, созревая, делятся на губчатые или полые цистосорусы разнообразной формы — шаровидной, продолговатой неправильной, 19—85 мкм в диам.

Поражается вся подземная часть растения: столоны, клубни, чаще корни. Наиболее характерным признаком болезни является образование на клубнях пустул, развитие которых проходит через ряд стадий: а) стадия «закрытой пустулы» — пустула увеличивается в объеме и становится более выпуклой; б) стадия «открытой пустулы» — пустула разрывается с обнаружением ее содержимого; в) стадия «пустой пустулы» — пустула высыхает и ее содержимое высыпается. Пустулы на клубнях имеют весьма характерный вид вследствие звездчато разрывающейся перидермы, лопасти которой некоторое время сохраняются вокруг пустулы. Корневая форма болезни характеризуется образованием желвачков (наростов), единичных или сидящих группами, чаще всего односторонних; диаметр их не превышает диаметра корня, на котором они образуются. Наросты сначала белые, с бугристой поверхностью, твердые, затем темнеют и одновременно с изменением окраски гнивают. Развитию болезни способствует высокая влажность почвы и умеренная температура (12—18 °С).

Распространение: все страны умеренного пояса.

Меры борьбы: протравливание пораженных клубней 3—3,5 % -ной суспензией ТМТД (2,1—2,5 кг/т), поликарбаацином (2,6—2,7 кг/т) или раствором формалина (30 л/т) с последующим томлением в течение 4 ч (только не проросшие клубни!). [17, 41, 44]

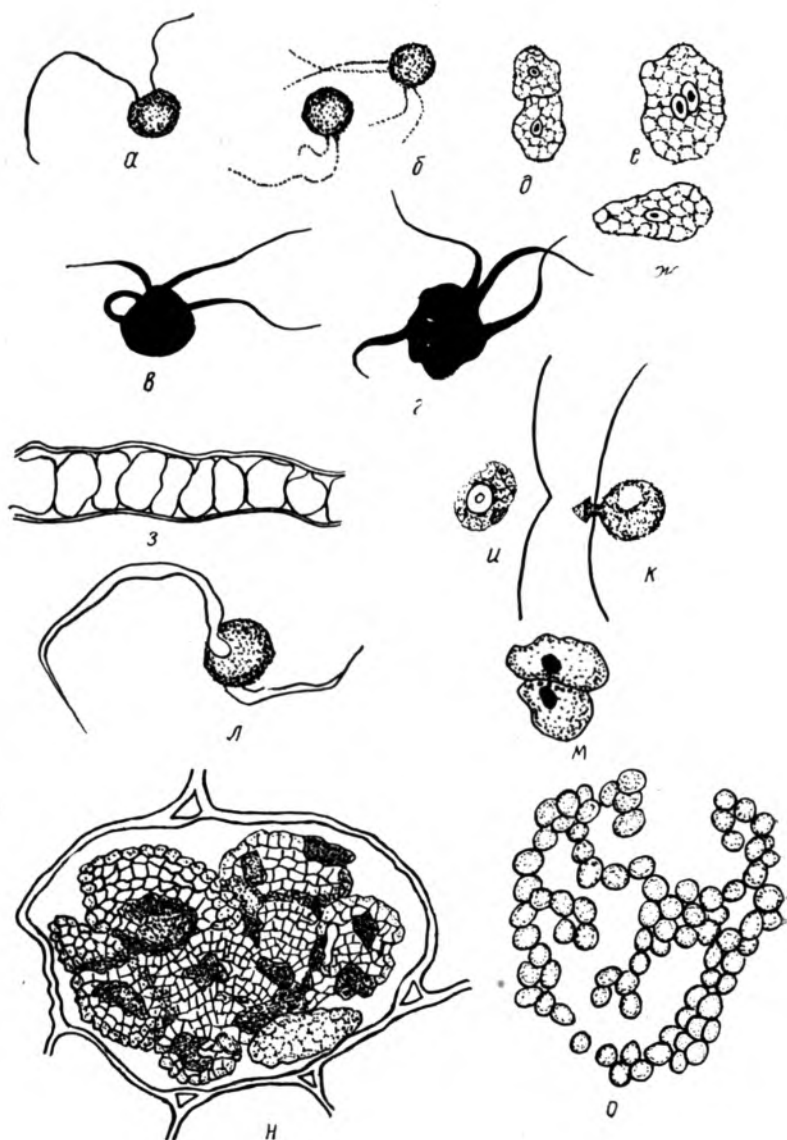


Рис. 1.2. *Spongospora subterranea*:

a — b — первичные двух- и четырех жгутиковые зооспоры; *d, zh* — плазмогамия и кариогамия амёбидов из поросших цист; *z* — цистосорусы в корневом волоске; *u* — амёбид внутри волоска; *k* — инфицирование корневого волоска; *l* — вторичная зооспора; *m* — деление амёбида; *n* — цистосорусы в клетке растения; *o* — цистосорус [44]

Род *Polymyxa* Legingham — Полимикса

Вегетативное тело — спорангиальный плазмодий, развивающийся в клетке, продолговатый, трубковидный, при созревании с тонкой оболочкой. Спорангии не объединяются в спорангиосорусы, с одной или несколькими выводными трубками, через которые выходят вторичные зооспоры. Цистогенные плазмодии амебоидные, при созревании превращаются в цисты и соединяются в цистосорусы, изменчивые по форме, размерам и структуре.

Polymyxa betae Keskin — Полимикса свеклы (рис. 1.3)

Переносчик возбудителя ризомании сахарной свеклы.

Цисты в виде самостоятельных клеток, шаровидные, полиэдрические, 4,2—5 мкм в диам., с бесцветной гладкой оболочкой. Циста

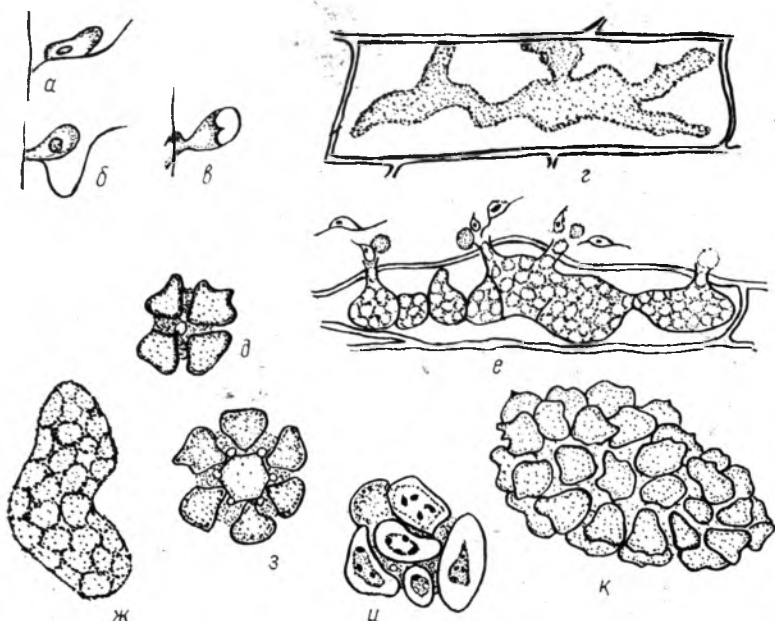


Рис. 1.3. *Polymyxa betae*:

а — вторичная зооспора зондирует коротким жгутиком оболочку клетки растения-хозяина; б, в — стадии инфицирования; г — спорангиальный плазмодий; д, з — цистосорусы; е — выход вторичных зооспор; ж — расчленение цистогенного плазмодия [4]

прорастая, образует одну первичную зооспору. Спорангиальные плазмодии по 2—3 в клетке. Цистосорусов 4—300 в клетке, они изменчивы по форме и размерам.

Пораженные растения имеют мелкие, недоразвитые корнеплоды, в нижней части сильно укороченные и деформированные, с большим количеством мелких, переплетающихся корешков. Периодически отмирая и нарастая, корешки пронизывают почву на глубине 10—15 см и придают ей торфянистую структуру. Пораженные корнеплоды твердые, волокнистые, с одревесневшими сосудами, имеют некоторые симптомы фузариозной гнили. Они загнивают во время вегетации. При-

знаки болезни проявляются в июне. В сухую и жаркую погоду растения погибают. Развитие болезни способствуют высокие температура и влажность воздуха.

Болезнь приводит к снижению урожая корнеплодов в 10—15 раз, уменьшению их сахаристости.

Распространение: Киргизская ССР, Казахская ССР.

Меры борьбы: соблюдение правильного севооборота (возврат свеклы на прежнее место не ранее чем через 4—5 лет); пространственная изоляция полей; обработка посевов в первой фазе первой пары настоящих листьев фосфамидом БИ-58 (0,5—1 кг/га). 41]

КЛАСС CHYTRIDIOMYCETES — ХИТРИДИОМИЦЕТЫ

Вегетативное тело слабо развитое, у примитивных видов — это одноядерный амебOID (цитоплазматическая масса, покрываемая оболочкой только перед спорообразованием), который, разрастаясь, превращается в многоядерный плазмодий; у высокоразвитых — многоядерный разветвленный неклеточный мицелий. В течение вегетационного периода амeбOID находится внутри клеток растения-хозяина. Из него развиваются органы бесполого размножения — зооспорангии с зооспорами, несущими один жгутик. У примитивных форм весь таллом превращается в зооспорангий. У более высокоорганизованных — зооспорангии образуются из таллома и иногда отделяются от него перегородками. Зооспоры выходят из зооспорангия через специальное отверстие или инцистируются внутри него и прорастают ростковыми трубками. Зооспора, прикрепляясь к субстрату или к клетке растения-хозяина, теряет жгутик и превращается в вегетативное тело.

Половой процесс разнообразен: слияние одножгутиковых подвижных клеток или образовавшихся из них вегетативных тел, слияние более или менее дифференцированных половых клеток (изогамия, гетерогамия, оогамия). В результате полового процесса к концу вегетации в пораженных клетках растения формируются покоящиеся диплоидные споры (цисты) с утолщенной бугорчатой, шиповатой, реже гладкой оболочкой, в которых после периода покоя образуются первичные гаплоидные зооспоры в одном или в группе зооспорангиев — спорангиосорусе.

Первичные зооспоры инфицируют растение и развиваются в нем в спорангиальный плазмодий больших размеров, делящийся на спорангии в форме спорангиосорусов. В спорангиях образуются вторичные зооспоры, которые повторно инфицируют растение и образуют дополнительно спорангиальные плазмодии и спорангии, заполняющие клетку растения-хозяина, последние при созревании делятся на цисты. Покоящиеся — цистогенные плазмодии — отличаются от спорангиальных более плотной и темной оболочкой, при созревании они делятся на цисты, объединяющиеся в цистосорусы различной формы и размеров.

Большинство хитридиомикетов обитают в воде и почве, среди них есть паразиты водорослей, высших водных растений и беспозвоночных, а также сапротрофы на растительных и животных остатках. Класс делится на три порядка: Chytridiales, Blastocladales, Monoblepharidales. Виды, паразитирующие на растениях, относятся к порядку Chytridiales, который характеризуется тем, что одноклеточное вегетативное тело полностью превращается в спорангий (семейства Olpidiaceae и Synchroniaceae).

В классе насчитывается около 1 тыс. видов.

ПОРЯДОК CHYTRIDIALES — ХИТРИДИАЛЬНЫЕ

Семейство Olpidiaceae — Ольпидиевые

Род *Olpidium* A. Br. — Ольпидий

Вегетативное тело — амeboид, из которого развивается один зооспорангий или цистогенный плазмодий. Зооспорангии шаровидные или эллиптические, с порообразной или удлинненной выводной трубкой, часто выступающей из субстрата. Зооспоры шаровидные или яйцевидные, с длинной ресничкой. Цистогенные плазмодии шаровидные, с утолщенной гладкой или бородавчатой оболочкой.

Olpidium brassicae (Woron.) Dang. — Ольпидий капустный (рис. 1.4)

Син.: *Chytridium brassicae* Woron.; *Asterocystis radialis* de Wild. *Olpidium borzi* de Wild.; *O. radicola* de Wild.; *O. radialis* (de Wild.) Pascher.

Возбудитель «черной ножки» капусты.

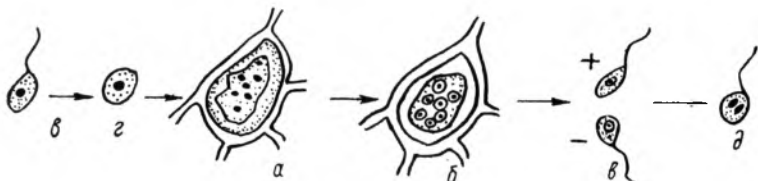


Рис. 1.4. *Olpidium brassicae*:

а — плазмодий; б — зооспорангий в клетке растения; в — гаплоидные зооспоры; г — зооспора, потерявшая жгутик; д — зооспора диплоидная [44]

Вегетативное тело — амeboид, который в клетках питающего растения превращается в зооспорангий с тонкой бесцветной оболочкой. Зооспорангии шаровидные, 12—120 мкм в диам. В клетке растения может находиться от одного до 12 зооспорангиев. Весной зооспоры выходят через аэротропический каналец на поверхность питающего растения. Зооспоры шаровидные, 3 мкм в диам., с одним жгутом около 17 мкм дл. Втягивая жгутик, зооспора покрывается оболочкой и переливает свое содержимое в виде комочка протоплазмы с одним ядром в эпидермальную клетку растения, либо в более глубоко расположенную клетку первичной коры. Таким образом происходит новое заражение растений.

Этот цикл бесполого размножения занимает несколько дней.

При половом размножении выходящие из разных зооспорангиев зооспоры попарно сливаются, образуя двужгутиковую зиготу, которая после периода покоя прикрепляется к поверхности клетки хозяина, покрывается оболочкой и превращается в цисту. Цисты бесцветные или светло-желтые, 8—25 мкм в диам., с толстой бородавчатой оболочкой и густой протоплазмой. После периода покоя циста прорастает многочисленными первичными зооспорами, которые являются источником инфекции.

Поражает капусту и другие виды семейства крестоцветных, а также лен, огурцы, овес, томаты, салат, табак и другие виды растений. У капусты заражение происходит после появления семядолей или первых листьев, в основном в парниках при избыточной влажности. Растение теряет тургор, желтеет и обычно гибнет. Корневая шейка размягчается, чернеет, резко утончается и загнивает.

Болезнь приводит к гибели значительного количества рассады.

Распространение: повсеместно в зонах с повышенной влажностью.

Меры борьбы: опрыскивание рассады 1 %-ным раствором бордоской жидкости; протравливание семян ТМТД (8 кг/кг); обработка рассады ТМТД (1—1,5 г/м²); внесение в почву за три дня до посева серы, цинеба или поликарбамина (5 г/м²). [41]

Семейство Synchytriaceae — Синхитриевые

Род *Synchytrium* D. B. et Woron.— Синхитрий

Вегетативное тело — амебод желтого или красноватого цвета, заполняющий всю пораженную клетку. Часто амебод покрывается толстой оболочкой, образуя покоящийся спорангий шаровидной или эллипсоидальной формы прорастающий лишь после периода покоя.

Виды рода вызывают образование вздутий, наростов, деформации у различных растений.

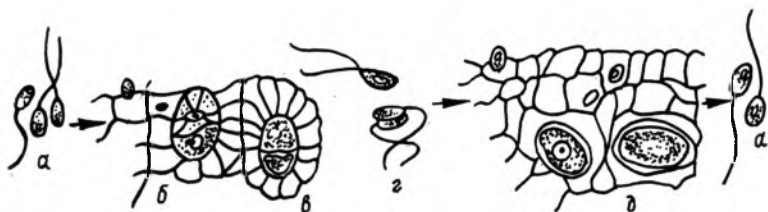


Рис. 1.5. Жизненный цикл *Synchytrium endobioticum*:

а — первичные зооспоры; б — амебод; в — спорангиосорус; г — вторичные зооспоры; д — цисты [44]

Synchytrium endobioticum (Schilb). Perc. — Синхитрий внутриживущий (рис. 1.5)

Син: *Chrysophlyctis endobiotica* Schilb.

Возбудитель рака картофеля.

Вегетативное тело — желтый, красноватый или бесцветный амёбод, развивающийся в клетке растения-хозяина из зооспоры. Амёбод, разрастаясь, покрывается оболочкой и превращается в зооспорангии, которые объединяются часто в группы — сорусы. В одном из углов каждого зооспорангия образуется сосочковидное отверстие, через которое выходят зооспоры с одной ресничкой 2—2,5 мкм в диам., которые повторно заражают растения. Такой процесс происходит многократно в течение лета

Осенью наблюдается слияние зооспор. с образованием зиготы, из которой в тканях клубней образуются цисты 40—80 мкм в диам., с коричневой утолщенной оболочкой, шаровидной или эллиптической формы. Иногда цисты покрыты засохшим содержимым питающей клетки. После периода покоя цисты образуют первичные зооспоры, которые являются источником инфекции. Цисты могут сохранять жизнеспособность в почве около 20 лет. Оптимальная температура развития гриба 16,6—17,7 °С, максимальная 21,1 °С. Грибы относятся к влаголюбивым организмам.

Болезнь проявляется в образовании на клубневых почках раковых наростов, сначала белых, затем желтоватых и в конце коричнево-черных. Созревая, наросты превращаются в бурую слизистую массу с сильным неприятным запахом. Известны другие формы заболевания: листовая, при которой глазковые чешуи клубня разрастаются и приобретают вид мясистых листков; паршеобразная — в виде язв и коро-

бочек на поверхности клубней; гофрированная, характеризующаяся сильно сморщенными клубнями. Источник инфекции — зараженные клубни картофеля и почва.

Известны агрессивные расы патогена.

Кроме картофеля заболеванию подвержены томаты, некоторые виды семейства пасленовых: паслен, физалис, табак, дурман и др.

Болезнь приводит к потере 40—60 % урожая картофеля.

Распространение: Центральная Европа, Италия, Индия, Канада.

Меры борьбы: карантинные мероприятия и дезинфекция почвы в очагах развития болезни нитрафеном (400—440 г/м²). [17, 41, 44]

ПОРЯДОК MYCOSPHYTRIDIALES — МИКОХИТРИДИАЛЬНЫЕ

Семейство Physodermiaceae — Физодермиевые

Род *Physoderma* Wall. — Физодерма

Цисты шаровидные или эллипсоидальные, с гладкой коричневой оболочкой, расположены группами. Зооспорангии встречаются крайне редко, у многих видов рода они неизвестны. Иногда в гифах перед началом образования цист возникают перегородки, отделяющие участки, которые наполняются протоплазмой и разбухают. По-видимому, происходит накопление питательных веществ для спорообразования. Эти участки гиф сохраняются в виде пустых придатков цист после исчезновения мицелия. Цисты прорастают обычно в воде, скапливающейся в пазухах листьев. Из них выходят зооспоры, вновь заражающие растение.

Physoderma maydis Miy. — Физодерма кукурузы

Син.: *Cladosporium maydis* Miy.; *Physoderma zae-maydis* Shav.

Возбудитель физодермоза, или бурой пятнистости кукурузы. Вегетативное тело — мицелий, состоящий из разветвленных гиф до 1 мкм в диам. В клетках питающего растения в результате расчленения отдельных участков гиф перегородками образуются цисты. Цисты эллиптически-овальные или шаровидные, густо-коричневые, с толстой, гладкой оболочкой, слегка приплюснутые с одной стороны, 20—30 × 18—24 мкм. Они имеют круглый колпачок, открывающийся после перезимовки. Выходящие из цист зооспоры имеют одну длинную ресничку, их размер — 5—7 × 3—4 мкм. При прорастании зооспоры образуют тонкую гифу, проникающую в клетки паренхимы листа или стебля. Зооспорангии встречаются крайне редко, формируются на верхней стороне листьев; они тупельковидные, их очертания и размеры изменчивы. Зооспорангии прикрепляются к клетке растения-хозяина хорошо развитой ризоидальной ветвистой системой, отходящей от базальной клетки. Из них через широкую пору выходят многочисленные (более 300) зооспоры, которые меньше зооспор, выходящих из цист. Поражает листья, листовые влагалища, стебли, иногда внешние листья обертки початка кукурузы, а также сорго.

Болезнь проявляется в образовании темно-бурых пятен, частично сливающихся на влагалищах листьев и на стеблях около узлов. На пораженных участках находится масса бурых крупных цист, очень похожих на споры головневых грибов. Пораженные ткани постепенно засыхают и разрушаются, от них остаются лишь сосудисто-волокнистые пучки. Восприимчивы только ткани меристемы (очень ограниченное время).

Болезнь приводит к незначительным потерям урожая.

Распространение: зоны с теплым и влажным климатом, в СССР — только в Грузии.

Меры борьбы: уничтожение зараженных растительных остатков.

КЛАСС ООМУСЕТЕС — ООМИЦЕТЫ

Вегетативное тело — хорошо развитый неклоточный мицелий, у некоторых наиболее примитивных представителей — плазмодий. Характерной особенностью рода является наличие целлюлозы в оболочках гиф мицелия.

Бесполое размножение осуществляется в основном двужгутиковыми зооспорами, жгутики которых различаются по длине и строению: направленный вперед жгутик — перистый, назад — бичевидный.

Исклечение составляют представители порядка *Peronosporales*, у которых вегетативное размножение осуществляется также зооспорангиями (семейство *Phytophthoraceae*) и экзогенными конидиями (семейство *Peronosporaceae*).

Половой процесс — оогамия, при котором часть цитоплазмы антеридия переходит через оплодотворяющий отросток в неподвижную яйцеклетку, находящуюся в оогонии, и оплодотворяет ее. Оплодотворенная яйцеклетка превращается в ооспору с утолщенной оболочкой, наполненной тонкозернистой протоплазмой с многочисленными включениями капель масла. После периода покоя ооспоры прорастают ростковой трубкой, дающей начало новому таллосу. Иногда на конце ростковой трубки образуется зооспорангий.

Оомицеты — один из наиболее гетерогенных классов, в его пределах наблюдаются различные стадии перехода от облигатного сапротрофизма к облигатному паразитизму, от водной среды обитания — к наземной.

Класс объединяет четыре порядка: *Lagenidiales*, *Leptomitales*, *Saprolegniales* и *Peronosporales*. Возбудители опасных заболеваний относятся к двум последним порядкам.

Основное место в порядке *Saprolegniales* занимает семейство *Saprolegniaceae*, к которому относятся грибы с хорошо выраженным неклоточным мицелием. В оогонии формируется одна или несколько яйцеклеток (ооспор), сначала они многоядерные, затем — одноядерные.

Антеридии, в отличие от оогониев, не дифференцированы на гаметы и представляют собой цилиндрические, нитевидные, прямые и изогнутые выросты пор.

У представителей порядка *Peronosporales* вегетативное тело представлено хорошо развитым бесцветным многоядерным мицелием, состоящим из нитевидных разветвленных гиф.

Известно около 800 видов оомицетов. [4, 21, 44]

ПОРЯДОК SAPROLEGNIALES — САПРОЛЕГНИАЛЬНЫЕ

Семейство Saprolegniaceae — Сапролегниевые

Род *Aphanomyces* dBy — Афаномицес

Вегетативное тело хорошо развито и состоит из обильно разветвленных ценоцистических гиф, которые образуют на субстрате пустулы или войлочные налеты. Зооспорангии нитевидные, одинаковой толщины или реже суживающиеся к вершине, отходят от недифференцирован-

ных вегетативных гиф. Первичные зооспоры образуются в один ряд в зооспорангии и инцистируются после выхода из отверстия спорангия. Цисты первичных зооспор шаровидные. Вторичные зооспоры, выходящие из цист, почковидные, с двумя жгутиками по бокам. Оогонии верхушечные на коротких или длинных ответвлениях, гладкие, шиповатые, бородавчатые. Ооспоры одиночные, реже по две, бесцветные или темноокрашенные. Антеридии по одному или несколько на оогоний, продолговато-цилиндрические, булавовидные, с простой или ветвистой ножкой.

Виды рода паразитируют на корнях проростков сосудистых растений [4, 8, 21, 44, 46]

***Aphanomyces cochlioides* Drechs. — Афаномицес улитковидный**

Возбудитель гнили; один из возбудителей корневоеда сахарной свеклы.



Рис. 1.6. *Aphanomyces euteiches*:

a — оогоний и антеридий в процессе оплодотворения; *b* — выход зооспор из спорангия; *c* — спорангий после выхода зооспор; *d* — спорангий перед выходом зооспор; *e* — выход зооспор после инцистирования [44]

Вегетативное тело в виде толстых разветвленных бесцветных гиф. Зооспорангии длинные, извилистые, неравномерной толщины, суженные к верхушке, с многочисленными боковыми ответвлениями. Первичные зооспоры продолговатые, по 300 и более в зооспорангии, инцистируются после выхода из отверстия. Цисты первичных спор 6—15 мкм в диам. Вторичные зооспоры почковидные, с двумя боковыми ресничками. Оогонии верхушечные, на коротких боковых веточках, почти шаровидные, 20—29 мкм в диам., с оболочкой неравномерной толщины, с извилистым внутренним контуром. Ооспоры от бесцветных до желтых, 16—24 мкм в диам., с зернистым содержимым. Антеридии по 1—5 на оогонии, согнуто-булавовидные, 6,5—10 × 9—18 мкм, с ветвистой ножкой и короткой оплодотворяющей клеткой.

Поражает всходы сахарной свеклы. Повреждается в основном только надземная часть растения — корневая шейка, подсемядольное колено, иногда семядоли и черешки. Пораженные участки буреют и утончаются; растение поникает и увядает. Источник инфекции — цисты находящиеся в зараженных семенах и почве. Болезнь приводит к изреживанию всходов, ослаблению растений, деформации корнеплодов, снижению сахаристости и др.

Распространение: повсеместно в районах возделывания сахарной свеклы.

Меры борьбы: соблюдение правильного севооборота; обработка семян перед посевом защитно-стимулирующими веществами; протравливание семян перед посевом гранозаном с красителем (2—4 кг/т), тигамом (5—6 кг/т), тачигареном или фентиурамом (1,5—6 кг/т); возделывание устойчивых сортов. [41]

***Aphanomyces euteiches* Drechs. — Афаномицес эвтейхес (рис. 1.6)**

Возбудитель водянистой гнили зернобобовых культур.

Гифы 4—10 мкм в диам., бесцветные, умеренно ветвистые. Зооспорангии вытянутые, отходят от расширенных сегментов вегетативных

гиф, на концах суженные. Первичные зооспоры (до 300 и более) продолговатые, $30-50 \times 3,5$ мкм, инцистируются после выхода из зооспорангия. Цисты первичных зооспор 8—11 мкм в диам. Вторичные зооспоры почковидные, с двумя ресничками. Оогонии верхушечные, на коротких веточках, почти шаровидные, 25—35 мкм в диам., с толстой гладкой оболочкой неравномерной толщины. Ооспоры бесцветные, 18—25 мкм в диам., с толстой оболочкой, зернистым содержимым. Антеридии по 1—5 на оогоний, с длинной ножкой, простой или ветвистой, с заметной оплодотворяющей трубкой. Ооспоры прорастают сразу же с образованием одной или нескольких ростковых трубок.

Поражает горох, вику, клевер, фасоль, люпин, чину в комплексе с другими возбудителями — видами родов *Fusarium* и *Pythium*.

На корнях и боковых корешках пораженных растений появляется мягкая водянистая гниль, кора корня размочаливается. Заболевания определяют по появлению водянистой гнили в основании стебля (1—2 см над поверхностью почвы). В засушливую погоду пораженная ткань стебля подсыхает, утончается, образуется перетяжка, изменяется цвет — от светло-зеленого до темно-бурого; растение полегает, нижние листья отмирают. Характерным диагностическим признаком этой гнили является обильное образование ооспор в пораженных тканях корней и основания стебля.

Источник инфекции — ооспоры, сохраняющиеся в почве длительное время.

Болезнь приводит к нарушениям водного режима и нормального снабжения питательными веществами растения и к его гибели.

Распространение: повсеместно в зонах с избыточным увлажнением.

Меры борьбы: соблюдение севооборота (размещение гороха с 7—8-летней ротацией); мелиорация и известкование почвы; обработка семян перед посевом растворами солей, содержащих микроэлементы — молибденовокислым аммонием (40—50 г/ц), или медным купоросом (23—30 г/ц), — а также тачигареном или фундазолом (2 кг); внесение в почву серы (3 кг/га). [41]

Другие вредоносные виды: *A. cladogamus* Drechs.; — а. клядогамовый, поражает салат, томаты, редис, картофель; *A. camptostylus* Drechs. — афаномисес камптостильный, поражает овес; *A. gaphani* Kendr. — а. редьковый, поражает редис. [44]

ПОРЯДОК PERONOSPORALES — ПЕРОНОСПОРАЛЬНЫЕ

Семейство Pythiaceae — Питиевые

Род *Pythium* Pringsh. — Питий

Вегетативное тело — хорошо разветвленный мицелий с целлюлозной оболочкой и многочисленными ядрами. Развивается внутри субстрата или на его поверхности в виде белого налета. На мицелии развиваются верхушечные нитевидные, обычно одиночные, реже в цепочках зооспорангии 15—25 мкм в диам. Они представляют собой лишь конечные ответвления гиф, которые нередко даже не отделяются перегородками, а иногда расположены посередине гиф. В зооспорангиях образуются зооспоры, или их содержимое переходит, обычно, через боковые отростки в проростковый пузырек, в нем образуются почковидные зооспоры с двумя ресничками. В некоторых случаях зооспорангий отделяется от гифы и затем прорастает подобно конидиям, образуя зооспоры или росток. Оогонии шаровидные, расположенные на концах гиф, редко

интеркалярно. Антеридии булавовидные. Ооспоры с гладкой, сетчатой или шетинистой бесцветной или коричневой оболочкой, шаровидные, одиночные. Прорастают обычно после 4—5 мес. покоя.

Развитие зооспор после выхода из зооспорангия протекает в три этапа: движение, инцистирование и прорастание. Движение обеспечивают два жгутика. Зооспоры активно движутся с током воды в направлении корней, заряжая растение, после чего жгутики отпадают, зооспоры округляются и покрываются тонкой оболочкой (т. е. инцистируются), затем начинают прорастать.

Род включает несколько широко распространенных видов высокоспециализированных паразитов высших растений.

Pythium debarianum Hesse — Питий де-барьяновский (рис. 1.7)

Возбудитель гнили различных растений; один из возбудителей корневой сахарной свеклы.

Гифы ветвистые, обычно 5 мкм в диам., в старых культурах с перегородками. Зооспорангии шаровидно-яйцевидные, верхушечные или интеркалярные, 15—26 мкм, в среднем 19 мкм в диам., прорастающие ростковыми трубками или зооспорами. Оогонии гладкие, верхушечные или интеркалярные, обычно шаровидные, 15—28 мкм, в среднем 21 мкм в диам. Антеридии по 1—6 на оогоний, моноклинные или диклинные. Ооспоры гладкие, аплеротические, 12—20 мкм, в среднем 17 мкм в диам., прорастающие ростковой трубкой.

Поражает семена свеклы, капусты, гороха, тыквенных, хлопчатника, сои, сорго, люпина, табака, фасоли, редиса, картофеля, клевера, вики, томатов, кукурузы и многих других растений.

Заболевают обычно подземные органы молодых растений, ослабленных неблагоприятными условиями существования. Болезнь проявляется в отмирании и почернении коры нижней части стебля, утончении его в этом месте и загнивании. Надземная часть растения отстает в росте, желтеет, вянет и часто отмирает. Особенно интенсивно болезнь развивается в холодный и влажный период, когда корневая система формируется медленно, а отдельные участки корней вследствие недостатка воздуха в переувлажненной почве отмирают, являясь источниками инфекции. После образования вторых настоящих листьев растения устойчивы к заболеванию. Однако до конца вегетации свеклы заметны последствия болезни — различного рода деформации корнеплода: перетяжка шейки, поясковая парша, ветвления, уродства. Развитию болезни способствуют резкие суточные колебания температуры, длительное понижение температуры (ниже 13 °C).

Болезнь наносит значительный ущерб посевам свеклы: масса корнеплода снижается на 10—40 % по сравнению со здоровыми, они плохо хранятся и нередко являются очагами загнивания свеклы в кагатах.

Распространение: повсеместно.

Меры борьбы: уничтожение очагов болезни, их обработка 0,1 %-ным раствором бордоской жидкости, 0,5 %-ным раствором формалина, 0,3—0,5 %-ным перманганата калия, тиокарбамидами и другими протравителями; обработка семян ТМТД (1,5—4,0 кг/т), фентиурамом и тигамом (по 2 кг/т). [41, 42]

Другие вредоносные виды этого рода, паразитирующие на корнях растений: *P. tardicrescens* Vanterpool — питий медленнорастущий и *P. aristosporum* Vanterpool — питий остеспоровый, поражают пшеницу и другие хлебные злаки; *P. aggenomeanes* Drechs. — питий ареноманес, поражает кукурузу, овес, просо, рожь, сорго, картофель, суданскую траву, могоару, пшеницу и др.; *P. hypogynum* Midd. — питий гипогинный, поражает овес и пшеницу; *P. periplocum* Drechs. — питий периплоковый, поражает хлопчатник, арбузы, дыни; *P. topo-*

spermum Pringsh — питий односеменной, поражает ячмень, рис, салат, шпинат, табак и др.; *P. aphanidermatum* (Edson.) Fitzp. — питий афанидермовый, поражает картофель, морковь, кукурузу, вику, лен, томаты, хлопчатник, огурцы и многие др.; *P. pulchrum* Mind. — питий красивый, поражает кукурузу, капусту, горох, фасоль и др.; *P. paroesandrum* Dresch. — питий пароекандровый, поражает

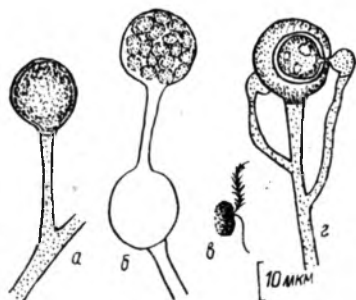
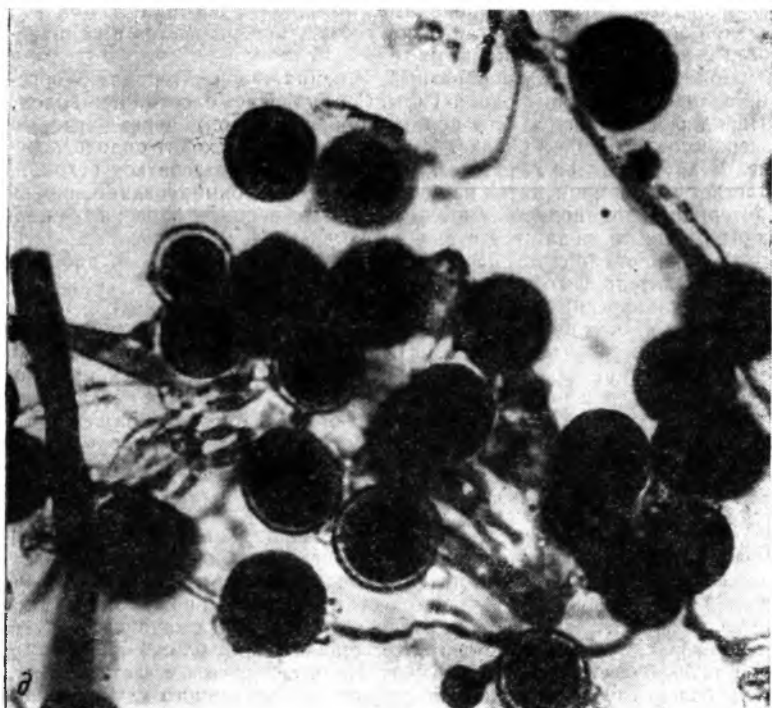


Рис. 1.7. *Phytium debarianum*:

а — молодой спорангий; б — спорангий, прорастающий пузырьком; в — зооспора; г — оогоний с двумя антеридиями и яйцеклеткой [44]; д — ооспоры ($\times 850$)



хлопчатник, пшеницу, люцерну; *P. irregulare* Buis. — питий нерегулярный, поражает ячмень, огурцы, лен, люпин, горох, вику, пшеницу, свеклу (черный сосудистый некроз свеклы); *P. artotrogus* (Mont.) dBy — питий артотрог, поражает горох, томаты, капусту, редис, фасоль; *P. vitis* Serb. — питий виноградный, поражает семена винограда, *P. ultimum* Trow — питий последний, поражает кукурузу, сорго, дикие злаки. [44]

Семейство Phytophthoraceae — Фитофторовые

Род *Phytophthora* dBy — Фитофтора

Вегетативное тело — белый, паутинистый, многоядерный неклеточный мицелий с редкими гаусториями (присосками) в виде боковых выростов, проникающих в полость прилегающих клеток. Распространяется в растении эндофитно.

Цикл развития гриба включает шесть стадий со сменой гаплоидной фазы диплоидной: мицелий, зооспорангиеносцы и зооспорангиями, хламидоспоры, зооспоры, оогонии с антеридиями и ооспоры.

Зооспорангиеносцы простые или неправильно разветвленные, похожи на вегетативные гифы, выходят из устьиц либо поодиночке, либо пучками. Зооспорангии, расположенные на концах ответвлений гиф, яйцевидные или лимоновидные, на верхушке с бугорком; прорастая в воде, дают две зооспоры с двумя боковыми ресничками, иногда росток, переходящий в мицелий или образующий на конце вторичную конидию. Оогонии с бесцветной гладкой оболочкой, шаровидные. Антеридии булавовидные. Ооспоры шаровидные, по одной в оогонии, с толстой, гладкой оболочкой; прорастая, дают росток, превращаются в конидиеносец с нормальными конидиями.

Половой процесс разнообразный. У одних видов антеридий и оогоний находятся на конце одной гифы. Соприкасаясь с оогонием боком, антеридий проникает в него полинодием (трубочкой), через который содержимое антеридия переходит в оогоний и происходит оплодотворение. У других видов гифа, на которой должен образоваться оогоний, вырастает в антеридий, затем на ней образуется оогоний, соединяющийся с антеридием полинодием. У некоторых видов ооспоры образуются партогенетически из-за отсутствия антеридиев. [4, 21, 46]

Phytophthora infestans dBy A. — Фитофтора картофельная (рис. 1.8)

Возбудитель фитофтороза картофеля и томатов.

Мицелий с редкими гаусториями распространяется в межклетниках или внутри клеток растения-хозяина. Зооспорангиеносцы прокалывают эпидермис или выходят из устьиц пучками по 2—5. Они простые либо ближе к вершине разветвленные, около 10 мкм в диам. Зооспорангии яйцевидные или лимоновидные, 25—30 × 15—20 мкм, бесцветные, с тонкой гладкой оболочкой, с хорошо заметным бугорком на вершине. Прорастая в воде, образуют 6—16 двужгутиковых зооспор, иногда просто росток. Оогонии вырастают в антеридий, образуются крайне редко. Ооспоры шаровидные, 30 мкм в диам., бесцветные, с оболочкой 3—4 мкм толщ.

Поражаются листья, стебли, клубни, ростки картофеля. Болезнь проявляется обычно во второй половине лета в фазе цветения картофеля в виде бурых, расплывчатых пятен на листьях. Во влажную погоду на нижней стороне листьев образуется белый налет. Пораженные листья и стебли буреют, загнивают, и растение отмирает. На клубнях образуются сероватые вдавленные пятна с металлическим блеском, под которыми ткань буреет. Сначала поражаются периферические части клубня, затем более глубокие слои. На разрезе поврежденного клубня видна бурая ткань, часто заходящая в глубь клубня отдельными выступами.

На плодах томатов также образуются бурые пятна. Пораженные плоды твердеют, не созревают.

Источник инфекции — ооспоры, сохраняющиеся в пораженных клубнях и почве. Болезнь приводит к потере 50—70 % урожая при эпифитотиях.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: обработка посевного материала 3,5 %-ной суспен-

вией ТМТД (70 л/т), трех-, четырехкратное опрыскивание растений 1 %-ным раствором бордоской жидкости или ее заменителями: купрозаном, полихолом, полимарцином, цинебом, хлорокнью меди (2,4—3,2 кг/га), 0,5 %-ным раствором каптана (3 кг/га).

Другие вредоносные виды этого рода, вызывающие гниль корней, стеблей, коры, сердцевины, почек и плодов: *P. fragaria* Hickman — фитофтора земляничная, поражает корни земляники, вызывая покраснение проводящей ткани; *P. phaseoli* Thaxt. — фитофтора фасоли, поражает разные виды фасоли; *P. capsici* Leonian — фитофтора стручкового перца, поражает красный перец; *P. citrophthora* (Sm. et Sn.) Leonian — фитофтора citrusоядная, поражает citrusовые (листья и плоды), тюльпаны (цветоножки); *P. citricola* Saw. — фитофтора ли-

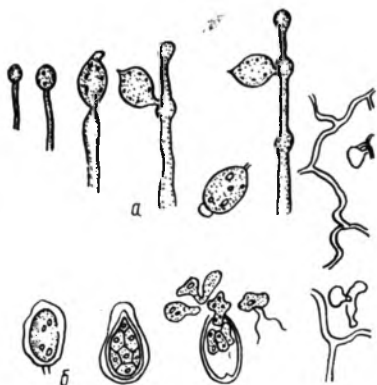


Рис. 1.8. *Phytophthora infestans*:
а — формирование зооспорангия; б — формирование зооспор; в — зооспорангии (×1000) [44]



монов поражает лимоны и апельсины наряду с другими видами фитофторы; *P. parasitica* Dastur — фитофтора паразитная, поражает растения 72 родов из 42 семейств (8 видов пасленовых, в частности картофеля и томаты); *P. cinnamomi* Rands — фитофтора циннамоновая, поражает 212 видов, относящихся к 117 родам из 48 семейств (папоротники, голосеменные и покрытосеменные растения; в Грузии поражает пробковый дуб, грецкий орех и хинное дерево); *P. castorum* (Leb. et Cohn.) Schroet. — фитофтора кактусовая, поражает высшие растения

83 родов из 44 семейств (13 видов розоцветных, 11 видов бобовых, многие древесные породы), вызывая корневые гнили, гнили основания стебля, коры и плодов, сердцевины и почек.

Семейство *Peronosporaceae* — Пероноспоровые

Род *Peronospora* Sda — Пероноспора

Мицелий с гаусториями разного типа распространяется по межклетникам. Конидиеносцы дихотомически разветвленные с конечными прямыми или согнутыми ветвями, на концах заостренные, отходящие под прямым или острым углом, несущие одиночные споры (рис. 1.9). Споры овальные или эллиптические, бесцветные или бледно-серовато-фиолетовые, на верхушке без бугорка. Половые органы (оогонии и антеридии)

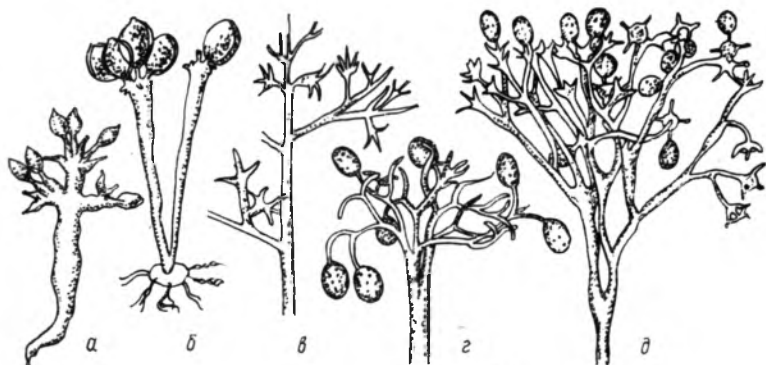


Рис. 1.9. Конидиеносцы пероноспоровых грибов:

а — склероспора; б — базидиоспора; в — плазмодия; г — пероноспора; д — бремя [21]

дии) образуются внутри тканей растений. Оогонии круглые с тонкой, бесцветной или желтоватой оболочкой. Антеридии булавовидные или округлые. Ооспоры шаровидные, с толстой складчатой, бородавчатой оболочкой желтовато-коричневого цвета.

Виды этого рода паразитируют только на травянистых растениях из многих семейств: лютиковых, бобовых, лилейных, маковых, тыквенных, пасленовых, губоцветных и др. Целый ряд видов — опасные для культурных растений паразиты, вызывающие болезнь и гибель растений. Симптомы поражения — местные и общие пятнистости, налеты, деформации, карликовость. В основном поражаются листья всходов и взрослых растений. [4, 10, 21, 44, 46, 56, 58]

Peronospora tabacina Adam — Пероноспора табака

Возбудитель пероноспороза, или ложной мучнистой росы («голубой плесени») табака.

Мицелий интеркалярный, разветвленный, распространяется внутри тканей питающего растения, проникает в клетки с помощью гаусторий. Конидиеносцы выступают из устьиц на нижней стороне листа, одиночные или мелкими группами, дихотомически разветвленные, 350—800 × 10—12 мкм (у основания), с конечными ответвлениями, ровными или слегка согнутыми. Конидии эллиптические бесцветные или с фиолетовым оттенком, 15—28 × 12—21 мкм. Оогонии интеркалярные, шаровидные, красновато- или темнокоричневые, гладкие,

созревают после 2—4 перезимовок и прорастают 1—3 ростковыми трубками.

Поражается как рассада, так и взрослые растения. Рассада погибает, приобретая запах гнилой капусты. Заболевание проявляется в двух формах: 1) поражаются листья или все растение, покрывающиеся спороношениями гриба в виде беловато-серого налета, пораженные ткани отмирают; 2) клетки внутренних тканей стебля, корня, листьев подвергаются некрозу.

На нижних, а затем и на верхних листьях появляются сначала одиночные, затем многочисленные желтоватые, округлые или угловатые, ограниченные жилками, буряющие пятна, края листьев становятся волнистыми и заворачиваются книзу, лист деформируется, становится гофрированным и складчатым. Бурные пятна возникают и на жилках черешках, стебле, корнях. При влажной погоде на нижней стороне пораженных листьев появляется спороношение гриба голубоватого цвета (отсюда и название болезни «голубая плесень»), потом становится сероватым. На стеблях появляются язвы, в результате которых они изгибаются и ломаются. В зоне корневой шейки образуются продолговатые пятна в виде язв: корни приобретают неправильную округлую форму, боковые корешки не развиваются, кора растрескивается и шелушится. Листья у таких растений мелкие, хлоротичные, с легкой гофрировкой по всей поверхности, стебель у основания утолщенный, ребристый. Растения угнетенные, преждевременно зацветают.

Оптимальные условия для заражения растений — температура 12—22 °C и наличие капельной влаги на растении. Развитию болезни способствуют обильные дожди и туманы.

Источник инфекции — ооспоры, сохраняющиеся в растительных остатках и семенах. В годы эпифитотий болезнь приводит к потере 50—75 % урожая.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: профилактические еженедельные опрыскивания всходов 0,4 %-ной суспензией цинеба (2,4—4 кг/га) с момента появления всходов до выборки рассады, в дальнейшем в течение всего вегетационного периода. Помимо цинеба можно применять и суспензию поликарбамина (2,4—3,2 кг/га).

***Peronospora destructor* (Berk) — Пероноспора разрушительная (рис. 1.10)**

Син.: *Peronospora schleideniana* Cornu, *Botrytis destructor* Berk.

Возбудитель пероноспороза, или ложной мучнистой росы, лука и чеснока.

Мицелий с разветвленными бугорчатыми гаусториями. Конидиеносцы одиночные или собраны в пучки, трех-, семикратно разветвленные, выступают из устьиц, 300—750 × 12 мкм, с короткими, конечными, коническими, дуговидно согнутыми веточками. Конидиеносцы скручены в фиолетовые дерновинки. Конидии яйцевидные, серовато-фиолетовые, 35—60 × 22—35 мкм. Оогонии круглые, с тонкой оболочкой. Ооспоры шаровидные или эллиптические, 25—35 мкм в диам. с гладкой или складчатой оболочкой.

На пораженных луковичках и листьях образуются неправильной формы хлоротичные пятна, постепенно сливающиеся. Листья засыхают

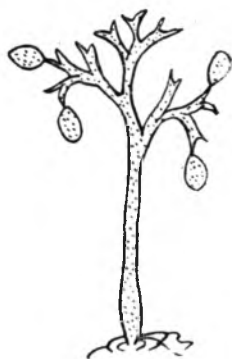


Рис. 1.10. *Peronospora destructor*: спорангиеносцы с зооспорангиями [44]

и опадают. На пятнах образуется рыхлый грязно-белый налет спороношения гриба. Пораженные стрелки становятся хрупкими, ломаются, семена не развиваются.

Болезнь проявляется через 3—4 недели после посева. Поражение растений может быть общим и локальным. При первом мицелий, перезимовавший в луковицах, прорастает одновременно с луковицей и диффузно распространяется по растению. Позже на листьях во влажную погоду образуется спороношение гриба, которое распространяется и поражает здоровые растения, вызывая локальное поражение листьев, из которых инфекция переходит на здоровые луковицы.

Источник инфекции — мицелий, сохраняющийся в больных луковицах.

Болезнь приводит к 15—20 % потере урожая.

Меры борьбы: прогрев маточного лука в сушильнях при температуре 41—42 °С (8—24 ч) осенью перед закладкой на хранение, лука-сеянца — весной перед высевом. Обработка посевов 1 %-ным раствором бордоской жидкости или 0,5 %-ным раствором каптана или цинеба, 0,4 %-ными растворами полимарцина и поликарбацина через 10 сут после появления первых признаков болезни [41].

Peronospora brassicae Gäm. — Пероноспора капусты

Возбудитель пероноспороза или ложной мучнистой росы капусты.

Конидиеносцы по 1—2, 250—450 × 6—9 мкм, дихотомически разветвленные, выходят из устьиц, с конечными веточками, отходящими под прямым углом, сильно согнутыми. Конидии эллиптические, 12—28 × 11—23 мкм, с тонкой, бесцветной оболочкой. Оогонии с толстой оболочкой, 35—50 мкм в диам., ооспоры шаровидные, 25—30 мкм в диам.

Поражает крестоцветные разного возраста, но наиболее опасна болезнь для рассады, выращиваемой в парниках.

На листьях, стеблях, стручках и семядолях образуются расплывчатые желтые пятна, на нижней стороне которых развивается сероватый, мучнистый налет спороношения гриба. При сильном поражении растений образуются щуплые семена, или они вовсе не развиваются. В период хранения на внешних листьях пораженных головок появляются желтоватые сухие пятна; головки загнивают. Развитию болезни благоприятствуют чрезмерная влажность воздуха и почвы в парниках и теплицах, а также густота посева.

Источник инфекции — инфицированные ооспорами растительные остатки и семена.

Болезнь приводит к гибели рассады и значительной потере урожая.

Меры борьбы: такие же, как против ложной мучнистой росы лука и чеснока. [41].

Peronospora manshurica (N. Naum.) Syd. — Пероноспора сои

Возбудитель пероноспороза, или ложной мучнистой росы, сои.

Конидиеносцы выходят из устьиц по одному или собраны в пучки трех-пятикратно дихотомически разветвленные, 240—900 × 7—9 мкм, с короткими прямыми конечными веточками, отходящими под прямым углом. Конидии коричневые, шаровидные или эллипсоидальные, 14—30 × 14—29 мкм. Ооспоры желтоватые, неправильно сетчатые или гладкие, 25—48 мкм в диам.

Поражаются все органы растения. На семядолях с обеих сторон образуется серовато-фиолетовый войлочный налет, обильный на свежих пятнах и почти исчезающий на старых. С верхней стороны листьев ткань сначала светло-зеленая, затем буреет и разрывается. На боках налет спороношений развивается чаще внутри, чем на поверхности. При локальной форме пероноспороза происходит некротизация ткани листовой поверхности в местах поражения, при диффузной —

все листья и черешки покрываются сплошным войлочным налетом. Для диффузной формы характерно обильное спороношение на обеих сторонах листа. Бобы на таких растениях деформируются, семена, как правило, не образуются. Развитию болезни благоприятствуют высокая температура воздуха (не ниже 25 °C) и повышенная влажность (95—100 %).

Источник инфекции — ооспоры, сохраняющиеся в растительных остатках и семенах.

Болезнь приводит к снижению всхожести семян и потерям урожая.

Распространение: Дальний Восток, Средняя Азия, Украинская ССР, Северный Кавказ, Центральные районы РСФСР.

Меры борьбы: соблюдение правильного севооборота (возврат сои на прежнее место не ранее чем через год); протравливание семян 80 %-ным раствором ТМТД (2—2,5 кг/т) или фентиурамом (4—6 кг/т); опрыскивание растений 1 %-ной бордоской жидкостью при появлении первых признаков болезни.

***Peronospora farinosa* (Fr.) Fr. — Пероноспора свеклы**

Син.: *Peronospora schachtii* Fuck.

Возбудитель пероноспороза, или ложной мучнистой росы свеклы.

Конидиеносцы выходят из устьиц по 2—3, шести-восьмикратно дихотомически разветвленные, образуются на нижней стороне листа. Конидии эллиптически-яйцевидные, 21—27 × 16—20 мкм, с тонкой серовато-фиолетовой оболочкой и лимоновидным заострением в месте прикрепления к конидиеносцу. Ооспоры образуются на более молодых листьях и клубочках семян, шаровидные, светло-желтые, по мере созревания становятся коричневыми, с толстой двухслойной оболочкой.

Поражаются наиболее молодые органы свеклы первого года жизни и семенники, верхушки цветonoсных побегов, прицветники, клубочки. Листья скручиваются краями вниз, утолщаются, желтеют, становятся хрупкими. На нижней стороне их, а во влажную погоду и на верхней стороне, образуется серый с фиолетовым оттенком налет. Пораженные листья через 15—30 дней отмирают. Иногда болезнь развивается локально в виде пятен в местах заражения листьев. Развитию болезни способствуют температура около 16 °C и относительная влажность воздуха выше 70 %. Инкубационный период 5—20 дней. На прямом солнечном свете споры погибают через 4 ч. Оптимальная температура для прорастания конидий 15—17 °C, минимальная 10, максимальная 30 °C. Оптимальная температура для заражения растений 13—17 °C, максимальная 25, минимальная 8 °C.

Источник инфекции — мицелий гриба, развивающийся в живых тканях головок корнеплодов зимующей свеклы.

Болезнь приводит к деформации корнеплодов, снижению урожая и качества корнеплодов и семян (масса корнеплодов снижается на 50 %), их плохой сохранности при хранении.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: соблюдение пространственной изоляции между посевами маточной и семенной свеклы (не менее 1 км); химические меры борьбы такие же, как против возбудителей корнееда сахарной свеклы; выведение устойчивых сортов. [41, 42, 51]

Другие вредоносные виды этого рода, вызывающие пероноспороз: *P. lentis* Gäum. — пероноспора чечевицы, поражает листья чечевицы; *P. aestivatis* Syd. — пероноспора летняя, поражает листья люцерны; *P. pisi* Syd. — пероноспора гороха, поражает листья гороха посевного и другие виды; *P. rumicis* Cda. — пероноспора щавеля, поражает виды щавеля; *P. effusa* (Grev.-Tul.) — пероноспора шпината,

поражает шпинат; *P. trifolia-hybridi* Gäum. — пероноспора клевера гибридного, поражает разные виды клевера; *P. fabae* Jacz. et Serg. — пероноспора конских бобов, поражает листья конских бобов; *P. viciae-sativae* Gäum. — пероноспора вики посевной, поражает листья вики посевной; *P. ruegeriae* Gäum. — пероноспора эспарцета, поражает эспарцет.

Род *Bremia* Regel — Бремия

Мицелий межклеточный, разветвленный, одноклеточный; с простыми или разветвленными гаусториями, проникающими в клетки. Конидиеносцы выходят из устьиц пучком, дихотомически симметрично реже односторонне, разветвленные, ветви расположены под прямым углом, конечные ветви заканчиваются воронкообразным, дланевидным расширением, несущим по краям стеригмы с коротким тупым концом на каждой, на котором образуется по одной конидии. Конидии шаровидные или почти шаровидные, широкоэллипсоидальные, с тонкой оболочкой, сосковидным бугорком, на вершине прорастают ростком. Оогонии шаровидные, с тонкой, желтоватой оболочкой (см. рис. 1.9, д).

Антеридии булабовидные. Ооспоры шаровидные, с желтовато-бурой, гладкой, бугорчатой или неясно бугорчатой оболочкой.

Виды рода являются облигатными паразитами растений. [10, 21, 44, 46, 50, 58]

Bremia lactucae Regel — Бремия латуковая

Возбудитель ложной мучнистой росы сложноцветных.

Конидиеносцы выходят из устьиц по 1—3; 250—600 × 8—12 мкм, в верхней части двух-трехкратно дихотомически разветвленные, на концах веточек с плоскими пластинками, на краях которых находится, по 2—8 зубчиков с конидиями. Конидии почти шаровидные, 16—27,7 × 13—21 мкм, на верхушке с маленьким бугорком. Ооспоры шаровидные, с тонкой, желтовато-коричневой, гладкой или слегка бородавчатой оболочкой, 25—40 мкм в диам. Размер конидий зависит от растения-хозяина и влажности воздуха.

Поражает салат, артишок, цикорий. На нижней стороне листьев между жилками образуется угловатый, рыхлый, затем более или менее плотный налет. Заражение происходит через устьица. Инкубационный период длится 6—8 дней, при большой влажности воздуха — 5 дней. Оптимальная температура для прорастания спор 20—25 °C. [10, 56, 58]

Источник инфекции — ооспоры, сохраняющиеся на растительных остатках.

Болезнь приводит к незначительным потерям урожая.

Распространение: Закавказье, Средняя Азия.

Меры борьбы: такие же, как против возбудителя пероноспороза лука и чеснока. [10, 56, 58]

Род *Pseudoperonospora* Rostow. — Псевдопероноспора

Мицелий одноклеточный, разветвленный, с гаусториями. Развитие в межклеточном пространстве. Конидиеносцы пучками выступают через устьица; тонкие, короткие, с прямым, постепенно расширяющимся к низу стволom, на вершине симподиально или дихотомически разветвленные. Конечные ветви короткие, прямые или слабо изогнутые, суженные к тупым или острым концам, двойные или тройные. Конидии эллипсоидальные, лимоновидные, яйцевидные, с хорошо выраженным плоским сосочком, серо-бурые, дымчатые или коричневые. Оогонии шаровидные, с тонкой или утолщенной оболочкой, бесцветные. Антеридии бесцветные, цилиндрические, с закругленной вершиной на

тонкой ножке. Ооспоры шаровидные или угловато-шаровидные, 14—43 мкм в диам., светло-золотистые, коричневые. В зооспорангиях образуются многочисленные зооспоры.

Виды рода — возбудители ложной мучнистой росы различных растений.

***Pseudoperonospora cubensis* Rostow.** — Псевдопероноспора кубинская

Син.: *Peronoplasmodium cubensis* (Berk. et Curt.) Clint.

Возбудитель ложной мучнистой росы тыквенных.

Мицелий разветвленный, с яйцевидными, грушевидными или лопастными гаусториями. Зооспорангиеносцы собраны в пучки по 2—7, реже одиночные, выходят через разорванную кутикулу, 150—250 × 7—9 мкм, с конечными веточками, отходящими под прямым углом. Зооспорангии эллипсоидальные, яйцевидные, на верхушке с сосочковидным бугорком, сероватые или фиолетовые, иногда коричневые, 20—28 × 16—20 мкм. Оогонии округлые. Ооспоры шаровидные, желтоватые, 36—42 мкм в диам.

Поражает листья огурцов, дынь, тыкв, арбузов. На нижней стороне листовой пластинки вдоль жилок образуются желтоватые или коричневые пятна, покрытые сероватым или фиолетовым налетом.

Источник инфекции — ооспоры, сохраняющиеся на растительных остатках.

Болезнь приводит к значительным потерям урожая (иногда до 100 %).

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: соблюдение севооборота; возвращение тыквенных культур на прежнее место не ранее чем через 2—3 года; опрыскивание растений 1 %-ной бордоской жидкостью и фунгицидами. [44, 56, 58]

***Pseudoperonospora humuli* (Miy. et Tak.) Wils.** — Псевдопероноспора хмеля

Син.: *Peronoplasmodium humuli* (Miy. et Tak.).

Возбудитель ложной мучнистой росы хмеля.

Мицелий обильно развит. Зооспорангиеносцы выходят из устьиц пучками по 2—6, трех-четырёхкратно разветвленные. Зооспорангии яйцевидные, 15—20 × 10—16 мкм, на верхушке с бугорком, в них развивается 5—12 эллипсоидных, яйцевидных зооспор с боковыми ресничками. Ооспоры шаровидные или продолговатые, 23—54 мкм в диам.

Листья и стебли пораженного растения покрываются бурыми, палевыми, неправильно округлыми или угловатыми, с широкой каймой темно-бурого цвета или расплывчатыми пятнами. На листьях пятна располагаются вдоль жилок, мелкие (1 мм в диам.) или крупные (40 × 10 мм), покрыты темно-серым, войлочным, прижатым к субстрату налетом.

Оптимальная влажность воздуха для развития мицелия и спороношения 95—100 %; при влажности 55—60 % и температуре 30 °C он не развивается. Оптимальная температура для прорастания зооспорангиев 18—20 °C.

Источник инфекции — ооспоры, зимующие на опавших листьях и шишках.

Болезнь приводит к снижению урожая шишек в 4 раза, ухудшению пивоваренных качеств хмеля.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: соблюдение агротехнических мероприятий; опрыскивание 1 %-ной бордоской жидкостью или ее заменителями: купрозаном (8 кг/га), поликарбацином (6—8 кг/га) и др. [42]

Род *Plasmopara* Schroet. — Плазмонара

Мицелий хорошо развит, с короткими и эллипсоидальными гаусториями. Развивается в межклеточном пространстве. Зооспорангиеносцы выходят по одному или пучками из устьиц, простые или разветвленные, с беспорядочно расположенными веточками, с конечными веточками в виде коротких отростков, несущих по одной конидии (см. рис. 9, в). Зооспорангии бесцветные, шаровидно-эллиптические, на верхушке с сосочковидным бугорком. В зооспорангиях развиваются либо почковидные зооспоры с двумя ресничками, либо их содержимое выходит наружу, покрывается оболочкой, а затем дает начало зооспорам, либо из него вырастает гифа. Ооспоры шаровидные, с гладкой, реже с бороздчатой, желтоватой или коричневатой оболочкой; из них образуются зооспорангиеносцы или зооспорангии, в которых развивается 8—10 зооспор с двумя жгутиками с вогнутой стороны.

Виды рода паразитируют на различных видах растений, преимущественно на травянистых.

Plasmopara viticola Berl. et de Toni — Плазмонара винограда

Возбудитель ложной мучнистой росы, или «милдью», винограда.

Мицелий разветвленный с мелкими гаусториями. Зооспорангиеносцы выходят пучками из устьиц, у основания слегка вздутые, $250\text{--}850 \times 8\text{--}12$ мкм, у вершины разветвленные, с конечными зубцевидными короткими веточками. Зооспорангии яйцевидные, на верхушке без бугорка, $12\text{--}30 \times 8\text{--}17$ мкм. Ооспоры желтоватые или коричневые, $30\text{--}35$ мкм в диам., с гладкой или складчатой оболочкой, развиваются в макрозооспорангии, из которого выходят зооспоры (до 160) либо образуются разветвленные зооспорангиеносцы, или просто гифы. Ооспоры сохраняют жизнеспособность несколько лет. При созревании зооспорангия из него выходят через устьице на верхушке 4—8 зооспор с двумя ресничками. При повышенной влажности зооспорангий прорастает непосредственно гифой.

Поражаются все недревесневшие надземные части растения и плоды. Заражение происходит через устьица. Весной на поверхности молодых листьев появляются бледно-зеленые или желтоватые пятна, до 2—3 мм в диам., приобретающие со временем маслянистый вид. Во влажную погоду на нижней поверхности листа в местах пятен появляется обильный налет, состоящий из зооспорангиев. Пораженные ягоды сморщиваются, засыхают или буреют, чрезмерно наливаются и загнивают; в данном случае зооспорангии не образуются.

Источник инфекции — ооспоры или зимующий мицелий, сохраняющиеся в растительных остатках.

Распространение: повсеместно в местах произрастания.

Меры борьбы: уборка и сжигание листьев осенью; весной и летом — опрыскивание плантации 1 %-ным раствором бордоской жидкости или ее заменителями: купрозаном (4—6 кг/га), цинебом (6 кг/га), фталаном (5—6 кг/га) и др.; возделывание устойчивых сортов. [41]

Plasmopara halstedii Berl. de Toni — Плазмонара Галштедта (рис. 1.11)

Возбудитель ложной мучнистой росы подсолнечника.

Мицелий разветвленный, с пузырчатыми гаусториями. Зооспорангиеносцы выходят по 2—6 из устьиц, $300\text{--}800$ мкм дл., у основания вздутые, до $10\text{--}15$ мкм толщ., разветвленные, с конечными короткими веточками, образуют белые густые дерновинки. Зооспорангии $25\text{--}30 \times 15\text{--}20$ мкм, эллипсоидальные, на верхушке без бугорка. Ооспоры $25\text{--}30$ мкм в диам., желтовато-коричневые, с тонкой, складчатой оболочкой.

Встречается на многих видах семейства сложноцветных.

Различают пять форм заболевания на подсолнечнике: 1) растение резко отстает в росте, стебли утончаются, корни слабо развиваются, листья хлоротичные, с беловатым налетом на нижней стороне; 2) растения отстают в росте, стебли укороченные или утолщенные, междоузлия недоразвитые, листья гофрированные, с верхней стороны покрыты хлоротичными пятнами, с нижней — белым налетом; 3) растения хорошо развиты, карликовость не наблюдается, на верхней стороне листьев образуются крупные угловатые пятна светло-зеленого цвета, а на нижней — белый налет; 4) растения не растут, но корзинки развиваются, зародыш отмирает, вследствие чего семена остаются пустыми; 5) поражается подземная часть растения.

Источник инфекции — ооспоры, сохраняющиеся в зараженных семенах, растительных остатках, почве, всходах падалицы.

Болезнь приводит к нарушению углеводного обмена растений, изреживанию посевов.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: перед уборкой, выбраковка и удаление с поля растений, пораженных болезнью; десикация растений на корню 42%-ным хлоратхлоридом кальция (40—50 кг/га) или хлоратом магния (20 кг/га); уничтожение всходов падалицы гербицидами группы 2,4-Д. [41]

Другие вредоносные виды этого рода: *Plasmopara nivea* Schroet. — плазмопара зонтичных — на различных видах зонтичных: на моркови, пастернаке, петрушке и других; *Plasmopara ribicola* Schroet. — плазмопара смородины — на листьях смородины и крыжовника.



Рис. 1.11. *Plasmopara halstedii*: конидиеносец с конидиями [21]

Род *Sclerospora* Schröet. — Склероспора

Мицелий ветвистый, иногда с пузыревидными гаусториями, развивается в межклеточном пространстве. Зооспорангиеносцы короткие, выступающие из устьиц по одному или в пучках, с беспорядочно расположенными толстыми короткими ответвлениями, на которых образуются небольшие отростки с единичными спорами без верхушечного бугорка (см. рис. 1.9, а). У отдельных видов зооспорангии не образуются, поэтому основное значение в жизненном цикле имеет половая стадия развития гриба. Ооспоры формируются внутри тканей растения-хозяина в большом количестве. Они золотисто-коричневые, угловатояйровидные или широкоэллипсоидальные, с многослойной гладкой или шиповатой оболочкой.

Виды этого рода распространены, в основном, в тропиках и субтропиках. Вызывают ложную мучнистую росу злаковых культур. [10, 14, 21, 44, 46]

Sclerospora graminicola (Sacc). Schröet. — Склероспора злаковая
Син.: *Sclerospora graminicola* (Schroet.) var. *setariae-italicae* Traverso.

Возбудитель ложной мучнистой росы злаков.

Мицелий бесцветный, тонкий, ветвистый, проникает в клетки пузыревидными присосками. Конидиеносцы выходят из устьиц по одному или пучками на нижней поверхности листа. Они имеют немногие короткие ответвления, плотно прилегающие к главной оси, и 2—3 короткие конечные веточки. Зооспорангии бесцветные, шаровидные, $18-22 \times 12-18$ мкм, с гладкой оболочкой. Оогонии округлые, с толстой оболочкой, сросшейся с ооспорой. Ооспоры угловато-шаровидные, $33-45$ мкм в диам., с прозрачной оболочкой, золотисто-коричневые.

Болезнь проявляется в образовании на листьях бледно-зеленых хлоротичных или темно-бурых пятен, расположенных между листовыми жилками и со временем покрывающих всю верхнюю поверхность листьев. На нижней поверхности листьев налет молочно-белый, обильный, сплошной, затем войлочный. Пораженные листья желтеют, засыхают, рассыпаются, остаются только сосудистые пучки, между которыми через прорванную кутикулу видна порошистая масса ооспор.

Источник инфекции — ооспоры, сохраняющиеся на пораженных растительных остатках. Болезнь приводит к преждевременному отмиранию листьев и потере (5—10 %) урожая.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: при первых признаках болезни обработка и опрыскивание посевов 80 %-ным цинебом (2,4—3,2 кг/га), 90 %-ным хлороксидом меди (1,8—2,4 кг/га), 75 %-ным поликарбацином (1,8—2,4 кг/га), купрозаном (3—4 кг/га).

***Sclerospora maydis* (Racib.) Butl. — Склероспора кукурузы**

Возбудитель склероспороза кукурузы.

Зооспорангиеносцы утолщенные и короткие, верхушки разветвленные. Зооспорангии шаровидно-эллипсоидальные, $28-45 \times 16-23$ мкм., в них образуется до четырех зооспор.

На листьях и стеблях пораженных растений появляются беловато-желтые или грязно-зеленые полосы со слабозаметным беловатым налетом, преимущественно на нижней поверхности листа. Пораженные листья, а часто и верхушка стебля, буреют и деформируются. Стебель обычно размочаливается, волокна проводящих сосудов скручиваются. Метелки утолщаются и превращаются в большое количество недоразвитых, густо растущих листочков. Развитию болезни способствует наличие капельной влаги в период обильных дождей и рос.

Источник инфекции — ооспоры, сохраняющиеся на пораженных растительных остатках и в почве.

Болезнь приводит к незначительным потерям урожая.

Распространение: Северный Кавказ.

Меры борьбы: такие же, как против возбудителя ложной мучнистой росы злаковых.

***Sclerospora secalina* N. Naum — Склероспора ржи**

Возбудитель склероспороза ржи.

Зооспорангиеносцы не развиваются. Цикл развития сокращен. Ооспоры образуются в листьях растений, на которых он паразитирует. Вид ограниченно распространен.

Поражает только листья ржи, при этом они не размочаливаются.

Источник инфекции — ооспоры, сохраняющиеся на пораженных остатках растений.

Болезнь приводит к незначительным потерям урожая.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: такие же, как против возбудителя ложной мучнистой росы подсолнечника.

Другие вредоносные виды: *S. macrospora* Sacc. — склероспора макроспоровая, которая поражает овес, ячмень, рис, рожь, сор-

го, пшеницу, кукурузу и некоторые виды диких злаков; вызывает гипертрофию и скрючивание пораженных органов, позеленение метелок.

Семейство Albuginaceae — Альбуговые

Род *Albugo* Gray — Альбуго

Мицелий разветвленный межклеточный, без перегородок, с гаусториями. Зооспорангиеносцы булабовидные, образуются большей частью на нижней поверхности листа, сначала под эпидермисом, затем прорываются и порошат. Зооспорангии яйцевидные, эллипсоидальные, с бесцветной оболочкой, образуются в базипетальных цепочках с дизъюнкторами, в них образуются зооспоры с двумя боковыми ресничками. Оогонии шаровидные, с тонкой оболочкой. Антеридии булабовидные. Ооспоры шаровидные, бородавчатые, с желто-бурой толстой оболочкой.

Виды этого рода являются облигатными паразитами растений.

Albugo candida (Gmel: Pers.)

О. Kuntze — Альбуго белоснежный

Син.: *Cystopus candidus* Pers.

Возбудитель белой ржавчины крестоцветных.

Мицелий распространяется по межклеточному пространству всего растения. Зооспорангиеносцы 30—40 мкм дл. Зооспорангии одиноковой формы, округлые или слегка угловатые, 12—18 мкм в диам., с толстой оболочкой. Оогонии 50—85 мкм в диам. Ооспоры шаровидные, 30—50 мкм в диам., темно-коричневые, с толстой оболочкой, покрытой широкими, иногда сливающимися бородавками неправильной формы.

Поражает капусту, хрен, горчицу, редьку, репу и др.

Болезнь проявляется в образовании на листьях и стеблях пораженных растений хлоротичных пятен различной величины и формы, часто сливающихся. Пораженные участки покрываются пустулами, со временем порошащими. Пустулы выпуклые, гладкие, блестящие, белого или слегка желтоватого цвета, разной величины и формы, одиночные или расположенные по кругу, часто сливающиеся в сплошные корки.

Источник инфекции — пораженные ооспорами растительные остатки.

Болезнь приводит к значительному снижению урожая.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: такие же, как против возбудителей ложной мучнистой росы злаковых.

Albugo tragopogonis (Pers.) Schröet. — Альбуго козлобородниковый (рис. 1.12)

Возбудитель белой ржавчины сложноцветных.

Выпуклые, овальные, часто многочисленные пустулы расположены сначала под эпидермисом на нижней поверхности листа, затем они прорываются и порошат. Зооспорангии булабовидные, тесно сгруппированные. Зооспорангии двух видов: верхушечные, бесплодные, шаровидные,

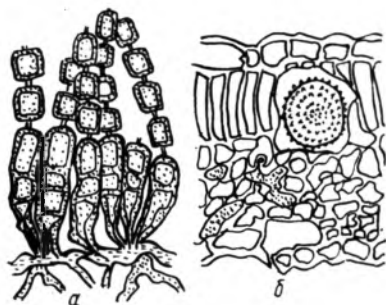


Рис. 1.12. *Albugo tragopogonis*:

а — спорангии (конидии) в цепочках;
б — ооспора в ткани растения (кусочек
листа, пораженный грибом) [44]

гладкие, с толстой оболочкой и кубические или короткоцилиндрические, $10-27 \times 10-21$ мкм, с гладкой бесцветной тонкой оболочкой. Оогонии округлые, $50-70$ мкм в диам. Ооспоры шаровидные, $37-66$ мкм в диам., с желтой или коричневой сетчатой оболочкой.

На наземных органах пораженных растений проявляются хлоротичные пятна разных форм и размеров, которые затем некротизируются.

Источник инфекции, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *A. candida*.

КЛАСС ZYGOMYCETES — ЗИГОМИЦЕТЫ

Вегетативное тело, как правило, представлено хорошо развитым неклеточным разветвленным (ценоцитным) мицелием. Мицелий прикрепляется к субстрату с помощью ризоидов, при их отсутствии он распространяется внутри субстрата (питающий, или субстратный мицелий). У некоторых видов мицелий разделен регулярными перегородками. Длина гиф колеблется от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров. По мере старения отмершие части гиф отделяются от живых перегородками. В зрелом возрасте мицелий иногда распадается на отдельные клетки (порядки *Mucorales* и *Entomophthorales*).

Главный признак класса — особый тип полового процесса — зигогамия, которая заключается в слиянии двух физиологически разнополых участков мицелия или недифференцированных на гаметы клеток — так называемых гаметангиев, внешне различимых только размерами. Гаметангии представляют собой вздутия на верхушках двух совместимых гиф или ветвей гиф, направленных друг к другу. При контакте гиф стенка между гаметангиями растворяется и их содержимое соединяется, а ядра сливаются (кариогамия). Образующаяся зигоспора (зигота) покрывается толстой оболочкой и прорастает после периода покоя.

Бесполое размножение осуществляется неподвижными, лишенными жгутиков, спорангиоспорами (эндогенный тип размножения) или конидиями (экзогенный тип размножения).

При эндогенном образовании споры формируются в спорангиях, образующихся на верхушке спороносцев (боковых веточек), которые бывают трех типов: спорангии, стилоспорангии и мероспорангии.

Спорангии — мелкие примитивные споровместилища до $80-120$ мкм в диам., содержащие от одной до нескольких тысяч спор. Споры заполняют всю внутреннюю полость спорангия. *Стилоспорангии* — споровместилища до $1,5$ мм в диам., снабженные колонкой, представляющей собой стерильную часть, ограниченную оболочкой, которая является как бы продолжением верхушки спороносца в полости спорангия. По форме колонки бывают шаровидные, цилиндрические, конические или обратно-грушевидные. *Мероспорангии* — спорангии цилиндрической формы, расчленяющиеся по поперечным перегородкам (перетяжкам) на «цепочку» спор. Иногда спорангиеносец у основания спорангия расширяется в так называемую *апофизу*.

Спорангиоспоры одноклеточные, разнообразные по форме: шаровидные, яйцевидные, эллиптические, продолговатые или неправильной формы. [4, 21, 45]

Большинство зигомицетов ведут наземный образ жизни и являются сапротрофами в почве, на растительных и животных остатках; среди них известны паразиты грибов, высших растений, насекомых, человека и животных.

В классе насчитывается свыше 500 видов.

ПОРЯДОК MUCORALES — МУКОРАЛЬНЫЕ

Семейство Mucogaceae — Муковые

Род *Mucor* Mich. emend. Ehb. — Мукор

Колонии быстрорастущие, хорошо спороносящие, пушистые или войлочные. Гифы обычно неокрашенные. Грибы этого рода характеризуются одиночными бесцветными стилоспорангиеносцами, отходящими от морфологически недифференцированных вегетативных гиф воздушного или субстратного мицелия. Стилоспорангиеносцы бывают простыми или разветвленными, прямыми, извилистыми или с поникающей верхушкой, неокрашенными или бледно-коричневыми.

Стилоспорангии шаровидные или слегка приплюснутые, прямостоячие, часто свисающие, желтые, бурые, темно-коричневые, серые, с гладкой или шероховатой, растворяющейся или разрывающейся оболочкой. Спорангиоспоры различной формы, гладкие, неокрашенные. Конидиальное спороношение отсутствует.

Представители рода — возбудители различных растений.

Mucor musedo Fres. emend. Bref.

Мукор головчатый (рис. 1.13)

Возбудитель головчатой плесени.

Колонии с тонким, плотновойлочным золотисто-желтым основанием, вначале неокрашенные или бледно-желтоватые, затем коричневатобледно-серые. Стилоспорангиеносцы прямые, цилиндрические до 2.5 (3) см дл., 20—60 мкм в диам. Стилоспорангии шаровидные или слегка приплюснутые (80) 120—350 (400) мкм в диам. Колонка эллиптически цилиндрическая, (50—200 (225) × 40—150 (180) мкм, с оранжевым или рыжеватым содержимым. Спорангиоспоры эллиптически-цилиндрические, на концах закругленные, часто неравнобокие, (7 (8) — 14 (15) × (5) 6—8 (9)) мкм в диам. Зигоспоры шаровидные, с боков сжатые, 100—250 мкм в диам.

Болезнь проявляется в образовании серо-зеленого или темно-бурого налета на зерне; развивается в период уборки урожая, при хранении зерна и в период прорастания семян. Ее развитию способствуют высокие температура (24—26 °C) и влажность (17—19 %) при хранении зерна. В период прорастания головчатая плесень может развиваться при низкой температуре воздуха и почвы.

Болезнь приводит к потере до 5 % урожая.

Распространение: повсеместно в зонах с умеренным климатом.

Меры борьбы: уборка зерновых культур в оптимальные сроки; быстрая просушка зерна до 13—14 %-ной влажности; протравливание семян ТМТД (1,5—2 кг/т), тигамом или фентиурамом (2 кг/т), гексатиурамом (3 кг/т).

Род *Rhizopus* Ehb. — Ризопус

Колонии быстрорастущие, войлочные, окрашенные в серые или буровато-серые тона. Мицелий прикрепляется к субстрату с помощью ризидов. Стилоспорангиеносцы прямые или извитые, отходят по 1—5 (7)



Рис. 1.13. *Mucor musedo*:

а — колонка; б — спорангиоспоры [21]

от шейки ризоида или гиф. Стилоспорангии шаровидные или слегка приплюснутые, с шероховатой растворяющейся оболочкой, сначала неокрашенные, затем бурые, черно- или серо-бурые. Колонка от шаровидной до цилиндрической, светлоокрашенная. Апофиза воронковидная. Спорангиоспоры от шаровидной до эллиптической или неправильной формы, серые, бледно-оливковые. Имеются хламидоспоры. Зигоспоры шаровидные, черно-бурые, с зубчатыми выступами.

Представители рода — в основном сапротрофы; некоторые вызывают мокрую гниль клубней и плодов при хранении.

Rhizopus nigricans Ehrenb. — Ризопус черный (рис. 1.14)

Син.: *Mucor vulgaris* Mich., *M. stolonifer* Ehrenb., *Rhizopus stolonifer* Bain, *R. stolonifer* (Ehrenb.) Lind. и др.

Возбудитель мягкой гнили.

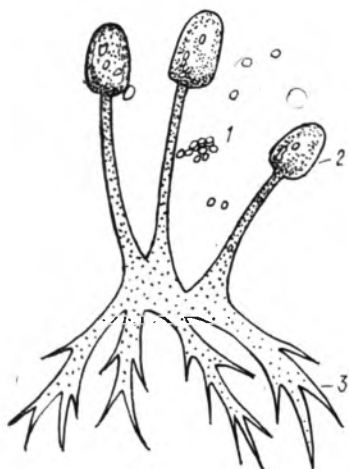


Рис. 1.14. *Rhizopus nigricans*:

1 — спорангиоспоры; 2 — колонки; 3 — ризоиды [21]

Колонии быстрорастущие, рыхловолокнистые, оливково-буровато-серые. Ризоиды разветвленные, темно-коричневые. Стилоспорангиеносцы (500 — 3000 (4000) × 10—35) мкм, отходят по 2—5 от шейки ризоида. Стилоспорангии (50) 80—250 (350) мкм в диам. Колонка (40) 50—120 (150) мкм в диам. Спорангиоспоры эллиптически-шаровидные (4—12 (16) × 4—10 (12) мкм в диам. Хламидоспоры отсутствуют. Зигоспоры (80) 100—200 (250) мкм в диам., темно- или черно-бурые. Копулирующие отроги противоположные. Конидиальное спороношение отсутствует.

Поражает клубни картофеля, плоды томата, ягоды земляники, клубники, малины в период вегетации и при хранении, а также завязи многих растений.

У картофеля болезнь проявляется в размягчении тканей клубней, образовании на поверхности пораженных участков войлочного налета, сначала светлого, затем темнеющего в результате развития темных спорангиев. Ягоды земляники и малины становятся бурыми, серыми, быстро покрываются обильным, вначале белым, затем чернеющим войлочным налетом, который порошит черными, видимыми простым глазом спорангиями гриба. У томатов пораженная ткань становится водянистой, покрывается серым налетом с черными спорангиями.

Болезнь приводит к значительным потерям урожая.

Распространение: повсеместно, особенно в зонах с повышенной влажностью и температурой.

Меры борьбы: такие же, как против возбудителя головчатой плесени.

Rhizopus oryzae Went et Pringle — Ризопус рисовый

Син.: *Rhizopus nodosus* Namysl., *R. arrhizus* Fisch.

Возбудитель гнили.

Колонии войлочные, темно-буровато-серые. Ризоиды слабо разветвленные. Стилоспорангиеносцы прямые и извилистые, 10—20 мкм в диам., часто с раздвоенной, тройчато- или неправильно мутноватой разветвленной верхушкой, буроватые. Стилоспорангии 50—150 (200) мкм

в диам. Колонка — эллиптически-шаровидная, 40 — 80 (100) × 35 — 70 (90) мкм.

Спорангиоспоры эллиптически-шаровидные, (4) 5,5—8 (10) × (4) 5—6 (7) мкм. Хламидоспоры многочисленные. Зигоспоры 120—140 (180) мкм в диам. Конидиальное спороношение отсутствует.

Поражает корнеплоды сахарной свеклы, клубни картофеля, зерно кукурузы при хранении; вызывает сухую гниль кукурузы и подсолнечника.

На кукурузе болезнь проявляется в начале молочно-восковой спелости в виде густого серого налета между рядами зерновок, обычно в верхней части початка. Затем болезнь распространяется на остальную часть початка. Зерновки становятся бурыми, отмирают и легко крошатся. При раннем поражении кукурузные початки недоразвиваются, семена плесневеют и теряют всхожесть.

На подсолнечнике болезнь проявляется в виде белых пятен неправильной формы по всей корзинке. Ткань при этом твердеет, ячейки легко отделяются от основной ткани. Семянки слипаются и не дозревают. Развитию болезни способствует повышенная влажность воздуха и температура 30—35 °C.

Источник инфекции — хламидоспоры, находящиеся в растительных остатках.

Болезнь приводит к потере 3—4 % урожая.

Распространение: южные районы УССР и РСФСР.

Меры борьбы: такие же, как против возбудителя головчатой плесени. [45, 46]

КЛАСС ASCOMYCETES — АСКОМИЦЕТЫ, ИЛИ СУМЧАТЫЕ ГРИБЫ

Мицелий разветвленный, многоклеточный, состоящий из многоядерных и одноядерных клеток. Перегородки (септы) в мицелии образуются синхронно с делением ядер. У некоторых видов вегетативное тело представлено почкующимися клетками. В цикле развития аскомицетов имеется две стадии — анаморфа и телеоморфа.

Характерным признаком класса являются сумки (*аски*), образующиеся в результате полового процесса, в которых развиваются споры. Одновременно с образованием сумок происходит их оплетение мицелием, формируется плодовое тело — *аскокарп*, сложенное из псевдопаренхиматической, или истинной, ткани.

У ряда видов наблюдается дифференциация гиф на оидии и хламидоспоры. Гифы могут иметь различные выросты — ризоиды и гаустории, или образовывать скопления и сплетения — аппрессории, тяжи, склероции. Оидии образуются обычно на концах гиф, они круглые или овальные, неокрашенные. Хламидоспоры, образующиеся в результате распада многоклеточного мицелия на отдельные участки, содержат большое количество питательных веществ и имеют утолщенную темноокрашенную оболочку. Ризоиды — нитевидные отростки гиф, чаще расположенные у основания плодовых тел. Гаустории — круглые, мешковидные, нитевидные, иногда разветвленные выросты мицелия, которые проникают в клетки растения-хозяина. Аппрессории — небольшие скопления узлов гиф, образующиеся не на главной гифе, а на боковых ее ответвлениях. Тяжи — параллельно расположенные сплетения гиф. Склероции состоят из наружного темноокрашенного плотного (коркового) слоя гиф и внутреннего неокрашенного или светлоокрашенного, более рыхлого (медуллярного). Они имеют круглую или неправильно-округлую форму.

Половой процесс — гаметангиогамия, т. е. слияние гаметангиев — специализированных клеток, не дифференцированных на гаметы. У низших аскомицетов гаметангии могут быть морфологически одинаковыми или разными. В результате их копуляции происходит плазмогамия — слияние их цитоплазмы без слияния ядер, затем ядра сливаются (кариогамия) и образуется зигота, из которой развивается одна сумка со спорами. У высших аскомицетов половой процесс заключается в копуляции морфологически различных образований: аскогона или архикарпа (женские клетки), антеридия (мужская клетка).

Аскогон имеет круглую, овальную или булавовидную форму, состоит из одной или нескольких клеток, от одной из которых отходит трихогина, по которой содержимое антеридия переходит в аскогон. Антеридий состоит из одной клетки. В результате копуляции антеридия и аскогона происходит плазмогамия — протопласт антеридия сливается с протопластом одной из клеток аскогона и образуется дикарион. Аскогон дает начало одной или нескольким аскогенным дикариотическим гифам. Во время деления клеток аскогенных гиф происходит и деление ядер дикариона.

Сумки развиваются на терминальных клетках аскогенных гиф. Они расположены на мицелии или погружены в специальное сплетение вегетативных гиф — строму. Сумки бывают круглые, овальные, мешковидные, цилиндрические. У многих аскомицетов сумки имеют у основания ножку и содержат разное, но обычно стабильное, количество аскоспор — 2,4, чаще 8, иногда 16, 32 и больше — до нескольких тысяч. У некоторых низших сумчатых грибов количество спор в сумке непостоянно вследствие повторных делений ядер (ядра). Иногда их количество увеличивается в связи с повторным почкованием.

Сумки бывают трех типов: прототуникатные, унитуникатные (однооболочковые) и битуникатные (двуоболочковые). *Прототуникатные* сумки имеют однослойную оболочку и лишены каких-либо приспособлений для открывания и выхода аскоспор. Последние освобождаются при ослизнении оболочки. *Унитуникатные* сумки имеют оболочку из двух тонких слоев одинаковой толщины на всем протяжении, кроме более утолщенной верхушки.

На верхушке сумки есть специальные приспособления для освобождения аскоспор — поры, щели, крышечки. Аскоспоры из унитуникатных сумок освобождаются обычно одновременно. *Битуникатные* сумки состоят из двух морфологически различных слоев: наружного (эктоаскуса), тонкого, не растягивающегося, и внутреннего (эндоаскуса) — толстого, эластичного, растягивающегося. Перед освобождением спор наружный слой оболочки на верхушке сумки растрескивается, а внутренний впитывает воду, вытягивается и выходит из наружного. Из битуникатных сумок споры выбрасываются по одной или небольшим порциями, быстро либо с длительными интервалами.

Аскоспоры могут быть одноклеточными и многоклеточными, они имеют разнообразную форму — круглую, овальную, яйцевидную, эллипсоидальную, веретеновидную, цилиндрическую, звездчатую, извилистую. Оболочка аскоспор гладкая или шиповатая, бугорчатая или бороздчатая с гребневидными выростами. Она либо неокрашена либо светло-коричневая или темно-коричневая, черная (у зрелых аскоспор).

Основные типы плодовых тел аскомицетов: клейстотеции, перитеции и апотеции (рис. 1.15).

Клейстотеции — полностью замкнутые плодовые тела, внутри которых беспорядочно расположены сумки; *перитеции* — полузамкнутые плодовые тела, имеющие на верхушке отверстия кувшиновидной формы, сумки в них собраны в пучок, обычно с *парафизами* (бесплодными гифами); *апотеции* — открытые плодовые тела чашевидной формы,

на верхней стороне которых расположен слой сумок и парафиз. Все эти споровместилища относят к настоящим плодовым телам, так как их развитие происходит одновременно с развитием аскогенных гиф и сумок, а также имеют собственный перидий (оболочку).

У примитивно организованных представителей класса сумки образуются в *стромах* (или аскостромах) или *псевдотециях* (сплетениях гиф), *локулах* (полостях), лишенных собственной оболочки (их оболочкой служит плектенхима стромы).

В цикле развития высших аскомицетов чередуются три стадии длительная — гаплоидная, в течение которой происходит бесполое раз-

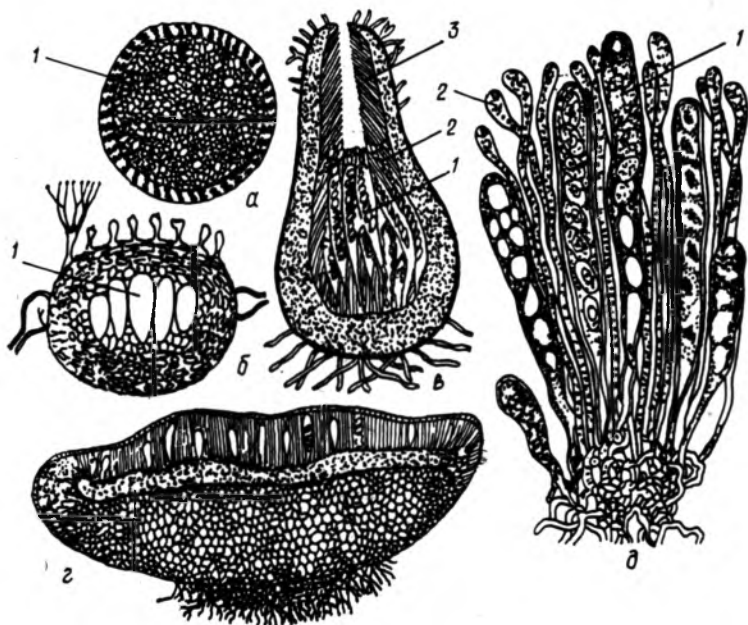


Рис. 1.15. Типы плодовых тел аскомицетов:

а, б — клейстотеции; в — перитеций; г, д — апотеции; 1 — сумка; 2 — парафизы; 3 — перифизы [21]

множение, непродолжительная — дикариотическая (аскогенные гифы) и очень короткая — диплоидная (молодая сумка с диплоидным ядром).

Бесполое размножение сумчатых грибов происходит конидиями, имеющими разнообразную морфологию и образующимися разными развивающимися на дифференцированных в разной степени ответвлениях гиф или конидиеносцах

Многие виды аскомицетов паразитируют на различных растениях, вызывая опасные заболевания.

Аскомицеты делят на три подкласса: Hemiascomycetidae — плодовые тела отсутствуют, аски образуются на мицелии;

Euascomycetidae — аски образуются на плодовых телах типа клейстотециев, перитециев или апотециев; Loculoascomycetidae — аски образуются в аскостромах. В классе насчитывается около 30 тыс. видов. [4, 8, 14, 16, 20, 21, 25]

Подкласс *Euascomycetidae* — Эуаскомицеты

ГРУППА ПОРЯДКОВ *Pyrenomycetes* — Пиреномицеты

ПОРЯДОК *Erysiphales* — Эризифальные, или мучнисторосяные

Семейство *Erysiphaceae* — Мучнисторосяные

Род *Erysiphe* Link — Эризифе

Мицелий паутинистый, белый, исчезающий, иногда сохраняющийся в виде густого коричневого налета. Клейстотеции шаровидные, с нитевидными, извилистыми, простыми или разветвленными придатками (выростами) в верхней части клейстотеция. При высыхании в клейстотециях образуются сверху вдавления. Сумки яйцевидные или грушевидные, выходят из плодового тела пучком. [12, 44]

Erysiphe graminis DC. — Эризифе злаковая

Возбудитель мучнистой росы злаков.

Мицелий разветвленный, с аппрессориями, белый, либо грязно-серый, расположен чаще на верхней стороне, реже — на обеих сторонах листа. Клейстотеции округлые, коричневые, 135—150 мкм в диам., вдавленные, с придатками. Сумки продолговатые, по 9—30 в плодном теле, 70 — 110 × 25 — 40 мкм, с ножкой. Аскоспоры по 4—8 в сумке, эллиптические, 20 — 23 × 10 — 13 мкм. Гаустории пальчатые. Конидии одноклеточные, цилиндрические или бочонковидные, 25 — 30 × 8 — 10 мкм, бесцветные, в цепочках.

Известны следующие формы эризифе злаковой:

Erysiphe graminis DC. f. *tritici* Em. Marchal — Эризифе злаковая ф. пыльная

Поражает стебли, листья, влагалища, иногда колосья озимой и яровой пшеницы. На влагалищах листьев появляются матовые пятна, затем на верхней стороне листовой пластинки или на обеих сторонах образуется белый налет спороношений гриба. Болезнь распространяется вверх на вновь образующиеся листья, налет уплотняется, приобретает желто-серую окраску, на нем образуются клейстотеции в виде черных точек. В период вегетации гриб распространяется конидиями. Заражение происходит при температуре 3—30 °C и относительной влажности воздуха 50—100 %. Инкубационный период — 3—11 дней. Телеоморфа формируется в период колошения и цветения пшеницы, аскоспоры созревают во время уборки и в течение некоторого времени после уборки урожая.

Источник инфекции — аскоспоры, сохраняющиеся в зерне и растительных остатках.

Болезнь приводит к уменьшению ассимиляционной поверхности листьев, разрушению хлорофилла и других пигментов, преждевременному отмиранию листьев, снижению кустистости, позднему колошению, ускорению созревания и в итоге — к пустоколосости и шуплости зерна; потери урожая достигают 10—15 %.

Распространение: повсеместно в районах возделывания пшеницы; наибольший вред приносит на юге и юго-востоке СССР.

Меры борьбы: соблюдение севооборота; проведение агротехнических мероприятий; подкормка растений калийными и фосфорными удобрениями; опрыскивание посевов 1 %-ной суспензией коллоидной серы или порошка (3—6 кг/га); опыливание молотой серой (15—30 кг/га). [41]

Erysiphe graminis DC. f. *secalis* Em. Marchal. — Эризифе злаковая ф. ржаная

Поражает всходы в период до восковой спелости зерна.

На листьях и нижней части стебля сначала появляется белый паутинистый, мучнистый налет, уплотняющийся со временем и покрывающийся клейстотециями. Пораженные листья желтеют и отмирают.

Источник инфекции — мицелий гриба, зимующий на озимой ржи, из которого весной образуется конидиальное спороношение.

Болезнь приводит к потере 10—15 % урожая.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: внесение минеральных удобрений с повышенными дозами калия и фосфора. [41]

Erysiphe graminis DC. f. *avenae* Em. Marchal — Эризифе злаковая ф. овсяная

Поражает листья, стебли, листовые влагалища овса.

Источник инфекции — мицелий, развивающийся на всходах падалицы и многолетних злаковых трав, на которых весной образуется конидиальное спороношение.

Болезнь приводит к потере 10 % и более урожая.

Распространение: повсеместно в районах возделывания, особенно вредоносна в степных и лесостепных районах СССР.

Меры борьбы: соблюдение правильного севооборота; уничтожение падалицы до появления всходов овса; выведение устойчивых сортов.

Erysiphe graminis DC. f. *hordei* Em. Marchal — Эризифе злаковая ф. ячменная

Поражает стебли, листья, листовые влагалища культурных видов ячменя.

Проявляется так же, как и на пшенице.

Источник инфекции — клейстотеции на пораженных остатках растений и мицелий на озимом ячмене. Заражение происходит весной при температуре 0—20 °С и относительной влажности воздуха 50—100 %. Инкубационный период — 3—11 дней. Развитию болезни способствуют загущенные посевы.

Болезнь приводит к потере 10—15 % урожая.

Распространение: повсеместно; наиболее вредоносна в южных районах СССР.

Меры борьбы: такие же, как против возбудителей мучнистой росы других злаковых. [41, 51]

Erysiphe communis (Wallr.) Grev. — Эризифе обычная

Возбудитель мучнистой росы.

Клейстотеции 56—180 (90) мкм в диам., блюдцевидные, с придатками разной формы и в разном количестве. Сумки соединены в пучки, яйцевидные, округлые, 46—72 × 30—45 мкм. Аскоспоры эллиптические, 19—35 × 9—14 мкм, по 3—6, реже по 8 и редко по 2 в сумке.

Анаморфа типа *Pseudooidium*. Конидии образуются одиночно на удлиненных конидиеносцах.

Поражает многие виды растений.

На верхней поверхности листьев среднего и нижнего ярусов появляется белый мучнистый, порошащий налет. Впоследствии он появляется и на нижней поверхности листьев. К концу вегетации и перед отмиранием пораженных листьев на них образуются клейстотеции: сначала золотисто-желтые, затем бурые и, наконец, черные.

Источник инфекции — клейстотеции, сохраняющиеся на пораженных растительных остатках.

Болезнь приводит к потерям 30—45 % урожая.

Распространение: повсеместно в районах возделывания культур.

Меры борьбы: соблюдение правильного севооборота, уничтожение растительных остатков; обработка семенных посевов 1 %-ной суспензией коллоидной серы или порошком (3—6 кг/га), опыливание молодой серой (15—30 кг/га). [41]

Известно 130 биологических форм, некоторые из них опасные паразиты:

Erysiphe com pnnis (Wallr.) Grev. f. *lini* Jacz.— Эризифе обычная ф. льняная

Поражает лен.

Развитию болезни способствуют низкая относительная влажность воздуха, яркое освещение, высокая температура, поэтому болезнь проявляется в жаркие засушливые годы в конце лета. На нижней и верхней поверхности листьев образуется белый порошистый налет. Пораженные части растения со временем приобретают буровато-сероватый оттенок и на них появляются темные шарообразные плодовые тела. Ткани отмирают, стебли приобретают бурый оттенок. При раннем поражении в коробочках образуются шуплые недоразвитые семена.



Рис. 1.16. *Erysiphe communis* f. *betae*: клейстотеций [44]

Источник инфекции — клейстотеции, сохраняющиеся на пораженных растительных остатках.

Болезнь приводит к потере до 5 % урожая, ухудшению качества льносоломки.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: уничтожение растительных остатков; соблюдение сроков сева; обработка посевов препаратами, содержащими серу (15—30 кг/га).

Erysiphe communis (Wallr.) Grev. f. *gossypii* Zaprom.— Эризифе обычная ф. хлопчатниковая

Поражает хлопчатник.

Болезнь развивается во второй половине вегетации. Сначала на нижних листьях, а позже на верхних появляется слабый беловатый налет в виде пятен неправильной формы, ограниченных жилками листа. Со временем налет охватывает весь лист, который становится грязновато-серым или бурым.

Источник инфекции — клейстотеции, сохраняющиеся на пораженных растительных остатках.

Болезнь приводит к потере до 5 % урожая.

Распространение: повсеместно в районе возделывания.

Меры борьбы: такие же, как против возбудителя мучнистой росы льна.

Erysiphe communis (Wallr.) Grev. f. *betae* Jacz.— Эризифе обычная ф. свекольная (рис. 1.16)

Поражает сахарную свеклу.

Болезнь проявляется в образовании белого мучнистого порошкового налета на листьях розетки среднего и нижнего ярусов. В конце июня — июле на верхней поверхности листьев образуются пятна в виде нежной паутины, затем они сливаются в сплошной белый налет, развивающийся не только на верхней, но и нижней стороне листьев. К концу вегетации свеклы на листьях формируются плодовые тела в виде мелких шарообразных золотисто-желтых сумок, постепенно

буреющих. Развитию болезни способствует сухая жаркая погода, чередование длительных засушливых периодов с кратковременными увлажнениями.

Источник инфекции — клейстотеции, сохраняющиеся на поверхности почвы, на семенах и корнеплодах.

Болезнь приводит к преждевременному отмиранию растений, снижению массы корнеплодов на 10—40 %, уменьшению сахаристости на 0,5—1,5 %, плохой сохранности их при хранении.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: уничтожение растительных остатков; агротехнические мероприятия, направленные на улучшение режима водного питания растений; обработка посевов системными фунгицидами: тридеморфом и его 75 %-ным раствором — калистином (500 г/га), 2 %-ным раствором каптана (2—3 кг/га), опыливание порошком серы (15—20 кг/га).

Другие вредоносные формы: *f. brassicae* Hamarl. — ф. капустная, поражает капусту, репу, брюкву; *f. fagopyri* Jacz. — ф. гречишная, поражает гречиху; *f. glycine* Jacz. — ф. соевая, поражает сою; *f. pisi* Diet. — ф. гороховая, поражает горох; *f. trifolii* Rabh. — ф. клеверная, поражает клевер; *f. medicaginis* Dietr. — ф. люцерновая, поражает люцерну; *f. solani-lycopersici* Jacz. — ф. томатная, поражает томаты.

***Erysiphe cichoracearum* DC. — Эризифе цикориевая**

Возбудитель мучнистой росы.

Клейстотеции шаровидные, при высыхании слегка вдавленные, 80—150 мкм в диам., с простыми или разветвленными у вершины придатками. Сумки по 5—15 в клейстотеции, 58—90 × 30—50 мкм, с короткой ножкой. Споры обычно по 2 в сумке (редко по 3—4), эллипсоидальные или округлые, 20—30 × 10—20 мкм, образуются осенью. Анаморфа типа *Euoidium*. Конидии образуют цепочки.

Поражает виды растений различных семейств, преимущественно семейства сложноцветных.

Болезнь проявляется в образовании на пораженных органах вначале белого, иногда с розовым оттенком, налета, со временем темнеющего и приобретающего бурый оттенок.

Источник инфекции — аскоспоры в клейстотециях.

Болезнь приводит к значительным потерям урожая культурных растений.

Распространение: повсеместно в местах произрастания.

Меры борьбы: такие же, как против других возбудителей мучнистой росы.

***Erysiphe cichoracearum* DC. *f. cucurbitacearum* Poteb. — Эризифе цикориевая ф. огурцовая**

Поражает листья и стебли растений семейства тыквенных (огурцов, дынь, тыкв). Большую опасность представляет для огурцов в закрытом грунте. При сильном поражении листья засыхают. Гриб развивается в стадии анаморфы в течение вегетации, а в стадии телеоморфы — в период хранения. Клейстотеции образуются после сбора урожая и часто не обнаруживаются.

Источник инфекции — клейстотеции, сохраняющиеся на растительных остатках.

Болезнь приводит к значительным потерям урожая (до 100 % в закрытом грунте)

Меры борьбы: такие же, как против других возбудителей мучнистой росы.

ПОРЯДОК CLAVICIPITALES — КЛАВИЦЕПИТАЛЬНЫЕ

Семейство Clavicipitaceae (Lindau) Earle — Клавицепитовые

Род Claviceps Tul. — Клавицеп

Стромы формируются на перезимовавших склероциях. Они яркие, оранжево-красные, мясистые, дифференцированы на плодущую часть (головку) и стерильную ножку. Перитеции располагаются по окружности периферической части головки, бутыльчатые или эллиптически-конические. Аски удлинненно-цилиндрические, в каждой по 8 аскоспор. Аскоспоры нитевидные, сначала без перегородок, затем сепируются и распадаются на бесцветные, расположенные параллельно, клетки. Склероции образуются в завязи злаков. Снаружи они темно-фиолетовые, внутри белые, плотные. Анаморфа образуется в завязи до заложения склероция. Конидии эллиптические, маленькие.

Claviceps purpurea (Fr.) Tul. — Спорынья обыкновенная
Син.: *Sphaeria purpurea* Fr., *Claviceps microcephala* (Wallr.) Tul.

Возбудитель спорыньи, или рожков злаковых.

Стромы на склероциях многочисленные, 1—8 см выс., красновато-оранжевые, при отмирании — фиолетово-бурые, состоят из плодущей части, до 0,5 см в диам., и тонкой стерильной ножки, 0,5—0,8 см выс. Перитеции бутыльчатые, $275 - 300 \times 82 - 110$ мкм.

Аски узкобулавовидно-цилиндрические, $60 - 90 \times 2 - 4,5$ мкм, с полушаровидной головкой, 3—4 мкм выс. Аскоспоры нитевидные, $50 - 84 \times 1 - 1,5$ мкм. В природных условиях образуются редко. Гриб заметен ранней весной в стадии анаморфы — *Sphacelia segetum* Lev. Конидиеносцы простые или неправильно разветвленные, до 20 мкм выс. Конидии эллипсоидально-яйцевидные, $4 - 8 \times 1 - 2$ мкм. Они покрыты клейкой жидкостью («медвяной росой») с неприятным запахом, привлекающей насекомых, которые способствуют распространению гриба. Склероции варьируют по размерам и окраске, 0,5—5 см дл., черновато-фиолетовые.

Часто поражает рожь, пшеницу, особенно твердую, ячмень, реже — осоковые.

В соцветиях пораженных растений появляются склероции в виде рожков черно-фиолетового цвета, представляющие собой зимующую стадию гриба. Прорастают они при температуре от -3 до 5°C в течение длительного периода. Образующиеся в результате этого стромы имеют вид бугорков, которые удлиняются и превращаются в шаровидные головки, 1—1,5 мм в диам. По периферии головок развиваются перитеции. Аскоспоры заражают злаки в период цветения, особенно при высокой влажности и низкой температуре воздуха. Заражение происходит через рыльце или меристематические ткани у основания завязи, где развивается конидиальная стадия гриба — *Sphacelia*.

Первые склероции обнаруживаются при влажной погоде спустя неделю после появления «медвяной росы», а при сухой — через две недели. Созревают склероции во время созревания зерна. Завязи полностью разрушаются и заполняются мицелием гриба.

Болезнь приводит к снижению урожая, ухудшению качества семян в результате токсического действия алкалоидов, содержащихся в склероциях.

Спорынья — один из наиболее известных и распространенных токсических грибов. Склероции спорыньи содержат две группы алкалоидов: алкалоиды лизергиновых кислот (пептидные) — эргозин (эргозинин), эргокриптин (эргокриптинин), эрготамин (эрготаминин) и клавиновые алкалоиды — хеноклавин, аргоклавин, элимоклавин, пенниклавин. Их содержание в склероциях составляет 0,0001—0,75 %.

Биологическое действие алкалоидов многообразно: они вызывают сокращение сосудов и других органов с гладкими мышцами, оказывают нейругуморальное действие; являясь антагонистами адреналина, влияют на деятельность нервной системы.

Применяются в современной медицине для лечения сердечно-сосудистых и нервных заболеваний.

Распространение: повсеместно в районах возделывания злаков.

Меры борьбы: тщательная зяблевая вспашка, приводящая к заделке склероций на большую глубину; подбор сортов, устойчивых к заболеванию; своевременная уборка урожая; сжатые сроки сева; тщательная очистка зерна от склероций; соблюдение севооборота (возвращение поражаемых культур не ранее, чем через 2 года). Зерно с примесью рожков выше 0,5 % непригодно для изготовления муки и скормливания животным. [4, 9, 14, 21, 26, 41, 42, 44]

Подкласс *Euscomycetidae* — Эуаскомицеты

группа порядков *DISCOMYCETES* — ДИСКОМИЦЕТЫ

ПОРЯДОК *HELOTIALES* — ГЕЛОЦИАЛЬНЫЕ

Семейство *Sclerotiniaceae* — Склеротиниевые

Род *Whetzelinia* (Lib.) dBy — Ветцелиния

Плодовые тела — блюдцевидные апотеции. Они образуются на склероциях весной. Спороносят одновременно с цветением растений-хозяев. Апотеции обладают позитивным фототропизмом: на свету аскоспоры выбрасываются из сумок силой осмотического давления в результате разрыва поры в утолщенных верхушках сумок. Они рассеиваются на большие расстояния от плодового тела. Сумки булавовидно-цилиндрические, в каждой по 8 спор. Аскоспоры одноклеточные, продолговатые или эллиптические, бесцветные. Парафизы нитевидные, бесцветные. Конидиальное спороношение у видов рода отсутствует. Склероции развиваются в стеблях растений-хозяев. Сначала напоминают кушочки ваты, затем затвердевают, у них образуется черный наружный слой и розовый внутренний, позднее белеющий. При созревании склероции выступают из разложившихся пораженных тканей растения или остаются внутри их.

Многие виды рода строго специализированы к определенным растениям, другие обладают широким физиологическим спектром. Представители рода являются возбудителями различного рода гнилей. [21, 44]

Whetzelinia sclerotiorum (Lib.) dBy — Ветцелиния склероцийная (рис. 1.17)

Син.: *Sclerotinia sclerotiorum* (Lib.) dBy, *S. libertiana* Fuck., *S. compactum* DC.

Возбудитель белой гнили.

Апотеции воронкообразные, светло-бурые, с углублением посредине, 4—8 мм в диам., на цилиндрических ножках, одиночные или группами. Сумки цилиндрические, 130—135 × 8—10 мкм. Аскоспоры эллиптические, 9—13 × 4,6, 5 мкм, однорядные. Парафизы нитевидные. Поражает растения различных семейств, но особенно вредоносен для подсолнечника. Болезнь проявляется в виде прикорневой или стеблевой гнили в течение всего вегетационного периода. Основание стебля, корень, стебель, боковые ветки, черешки буреют, поражен-

ная ткань размягчается. Растения увядают и засыхают. У всходов поражается проросток, загнивает подсемядольное колено и основание стебля, которые покрываются белым рыхлым налетом грибки. У взрослых растений поражаются стебли и корзинки. На стеблях появляются мокнувшие пятна, которые покрываются хлопьевидным налетом грибки, проникающей и внутрь стебля, стебли размягчаются и надламываются. На корзинках заболевание начинает проявляться с тыльной стороны в виде коричневых пятен, ткань которых становится мокрой и покрывается налетом грибки, которая пронизывает корзинку и переходит на лицевую сторону, где распространяется между

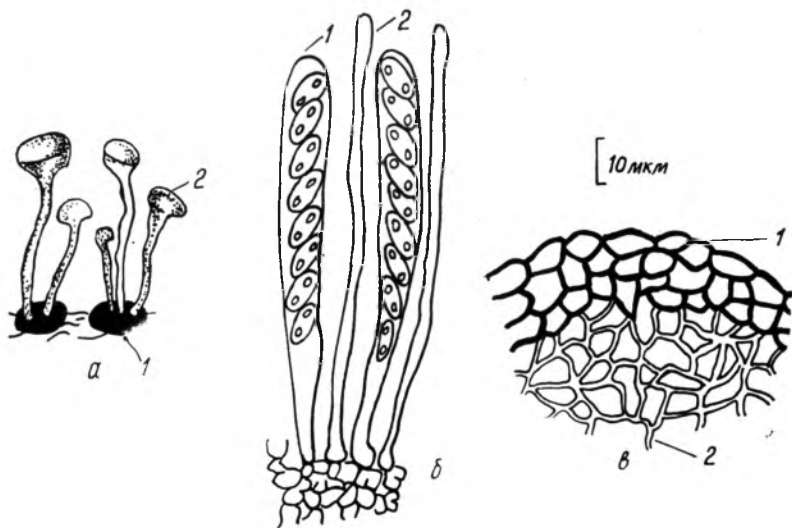


Рис. 1.17. *Whetzelinia sclerotiorum*:

а — склеротии (1) с апотециями (2); б — сумки (1) и парафизы (2); в — часть склеротия (1 — корковая ткань; 2 — медуллярная ткань) [44]

зерновками. Корзинки загнивают и разрушаются. Мицелий проникает в семена. Семена в корзинках или не образуются, или недоразвиваются.

В цикле развития гриба большую роль играют склеротии, форма и размеры которых зависят от места их формирования. Сначала зачаток склеротия медленно развивается на мицелии в виде бугорка, позже он округляется и превращается в склеротий белого цвета, на котором появляются прозрачные капли экссудата. Затем склеротий темнеет, становится серовато-черным или черным, и экссудат высыхает. Склеротии образуются в большом количестве, группами или рассеянно. Оптимальная температура для развития склеротиев 20—25 °С, минимальная 5 °С (при этом склеротии образуются на 20—24-е сутки, но они более крупные).

При благоприятных условиях после периода покоя на склеротии образуются апотеции. Сначала появляется ножка, которая, удлиняясь, постепенно расширяется, образует своеобразную воронку. Диамет. диска 9—10 мм.

Мицелий гриба распространяется в растение между кутикулой и эпидермисом, параллельно оси стебля и строго межклеточно. Мице-

лий проникает также в колленхиму и паренхиму первичной коры и центрального цилиндра. В сосудах гриб не обнаруживается. Стебель пораженных растений теряет прочность, легко раскалывается продольно (ухудшается связь между сосудами) и обламывается.

Развитию болезни способствует влажная теплая погода; оптимальная для заражения температура воздуха 15—18 °С (при 30 °С заражение не происходит) и влажность 60—80 %.

Болезнь приводит при заражении в раннем возрасте к гибели растений, а при заражении в более позднем возрасте — к образованию щуплых легковетесных семян. Масло, полученное из семян со склероциями, имеет горький привкус.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: соблюдение севооборота с возвратом подсолнечника на поле не ранее чем через 5—6 лет; пространственная изоляция семенных и товарных участков не менее чем 1000 м; десикация растений в начале побурения корзинок на корню 60 %-ным раствором хлорита магния (20—30 кг/га) или 20 %-ным водным раствором реглона (2—3 кг/га); очистка семян и протравливание ТМДТ (2—3 кг/т), фентиурамом (2—3 кг/т) или апроном 35 (6 кг/т). [41, 42]

Подкласс *Loculoascomycetes* — Асколокулярные, или Локулоаскомицеты

ПОРЯДОК DOTIDEALES — ДОТИДЕАЛЬНЫЕ

Семейство *Pleosporaceae* — Плеоспоровые

Род *Gaeumannomyces* Riess — Гайманомицес

Псевдотеции вначале погруженные, выступают устьищем, затем обнажающиеся. Сумки цилиндрические, окруженные парафизами. Аскоспоры нитевидные, с перегородками, бесцветные или желтоватые.

Большинство видов рода — сапрофиты, развивающиеся на отмерших стеблях и листьях травянистых растений, некоторые из них паразиты-полифаги, т. е. малоспецифичны в отношении субстрата, на котором они развиваются, хотя среди них имеются и специализированные виды.

Gaeumannomyces graminis (Sacc.) v. Arx et H. Oliviner — **Гайманомицес злаковый**

Син.: *Ophiobolus graminis* Sacc.

Один из главных возбудителей офиоболезной прикорневой гнили злаковых.

Псевдотеции шаровидные, 330—500 мкм в диам. Сумки 80 — 115 × × 9 — 13 мкм, собраны в пучки, продолговато-булавовидные, прямые или согнутые, с псевдопарафизами, в каждой по 8 спор. Аскоспоры собраны в пучки или почти двурядные, бесцветные, 60—90 (обычно 70—80) × 3 мкм, при созревании разделяются 5—7 перегородками.

Болезнь проявляется в отмирании растений. Во время колошения появляются группы растений, прекращающих рост. Их листья, стебли и колосья засыхают, белеют. Гриб поражает корневую шейку и корни, которые чернеют, их кора отмирает и отторгается. Пораженные части покрываются коричневым, почти черным, толстым мицелием. Зараженные растения, как правило, слабо кустятся. При раннем заражении зерно не образуется, при более позднем оно становится щуплым.

Оптимальная температура для роста гриба 22—25 °С, минимальная 3, максимальная 28 °С.

Источник инфекции — отмершие растительные остатки. Болезнь приводит к значительному снижению урожая злаков (до 40 %).

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: соблюдение севооборота; протравливание семян гранозаном с красителем (1—2 кг/т) или ТМТД, пентатиурамом, меркурбензолом (1,5—2 кг/т), бенлатом (2—3 кг/т), витаваксом (2,5—8 кг/т); обработка посевов бенлатом или фундазолом (0,3—0,6 кг/га). [41, 44]

Род *Cochliobolus* Drechs. — Кохлиобол

Отличается от *Ophiobolus* спирально закрученными в сумке аскоспорами и более толстыми сумками.

Cochliobolus heterostrophus Drechs. — Кохлиобол гетеротрофный

Син.: *Ophiobolus heterostrophus* Drechs.

Возбудитель гнили кукурузы.

Псевдотеции 0,4—0,6 мм в диам., черные, часто покрытые конидиеносцами. Сумки цилиндрические, 160—180 × 24—28 мкм, обычно с четырьмя спорами. Аскоспоры нитевидные, спирально согнутые (закрученные), с 5—9 перегородками, 130—340 × 6—7 мкм.

Анаморфа — *Drechslera maydis**.

Cochliobolus sativus (Ito et Kuribay.) Drechs. et Dastur. — Кохлиобол посевной

Возбудитель гнили и пятнистости.

Перитеции 340—470 × 370—530 мкм, выступающие, шаровидные, черные с хорошо развитым, почти коническим отверстием. Сумки цилиндрические, расширенные к вершине. Сумкоспоры с 3—13 перегородками, 160—360 × 6—9 мкм.

Анаморфа — *Drechslera sorokiniana* (Sacc.) Subram*.

Семейство Venturiaceae — Вентуриевые

Род *Venturia* Ces. et de Not. — Вентурия

Псевдотеции округлые, погруженные, выступающие устьищем, окруженные щетинками. Сумки восьмиспоровые, сидячие или на коротких ножках, окружены парафизоидами, со временем исчезающими. Аскоспоры продолговатые, двухклеточные, бесцветные или оливковые с неравными клетками.

Venturia pirina Aderh. — Вентурия грушевая (рис. 1. 18)

Возбудитель парши груши.

Псевдотеции расположены преимущественно на нижней стороне листьев, группами. Они прорываются сосочковидным устьищем, окруженным щетинками. Сумки цилиндрические, почти сидячие, 50—70 × 10 мкм. Аскоспоры неправильнооднорядные, иногда частично двурядные, эллиптические, яйцевидные, на концах закругленные, слегка перетянутые, 14—20 × 5—8 мкм, с обычно более длинной верхней клеткой.

Анаморфа — *Fusicladium pirinum* (Lib.) Fuck.

Поражает листья, плоды и побеги. На листьях образуются оливковые пятна, на плодах — темные с налетом пятна, мякоть деревенеет, трескается. На побегах кора покрывается мелкими пузыреподобными вздутиями.

* Описание болезни приведено в стадии анаморфы, как более вредоносной.

Источник инфекции — аскоспоры, сохраняющиеся на опавших листьях, в плодах, пораженных побегах.

Болезнь приводит к снижению урожая, ухудшению качества плодов, а также к уменьшению стойкости к низким температурам и гнилям.

Распространение: повсеместно в местах произрастания.

Меры борьбы: сжигание опавших листьев; обрезка пораженных ветвей; уничтожение мумифицированных плодов; опрыскивание растений 1 %-ным раствором бордоской жидкости или ее заменителями: 0,1 %-ным бенлатом (1—2 кг/га), 0,5 %-ным каптаном (7,5—10 кг/га), 0,4 %-ным поликарбазином или полнхолом (4—8 кг/га), 0,1 %-ным топсином-М (1—2 кг/га), 0,5 %-ным фталаном (7,5—10 кг/га), 0,4 %-ным цинебом (4—8 кг/га). [23, 41, 44]

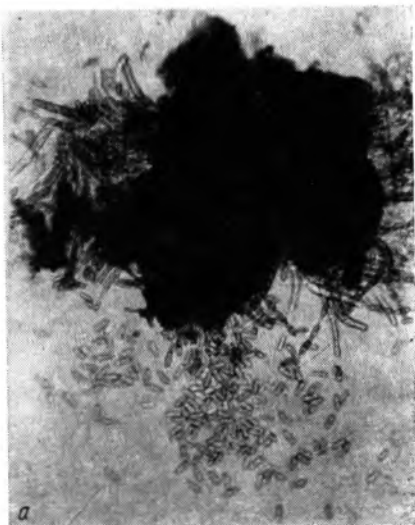
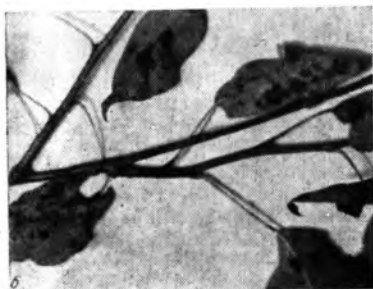


Рис. 1.18. *Venturia pirina*:

а — псевдотеций с аскоспорами; б — пораженные листья; в — пораженные плоды



Семейство *Mycosphaerellaceae* — Микосферелловые

Род *Mycosphaerella* Johans. — Микосферелла

Псевдотеции черные, шаровидно-приплюснутые, развиваются под эпидермисом растения-хозяина. Сумки цилиндрические или булавовидные, соединенные основанием в пучки, 8—16-споровые. Аскоспоры двухклеточные, бесцветные или желтовато-зеленые, расположены в два-три ряда или скучены в беспорядке. В стадии телеоморфы — обычно сапротрофы, а в стадии анаморфы — опасные паразиты растений. К настоящим паразитам относится 21 вид. Их делят на две группы. К первой относятся виды, поражающие растения в стадии телеоморфы, ко второй — в стадии анаморфы; телеоморфа развивается на отмерших

частях растений. Анаморфа из родов *Ramularia*, *Cercospora*, *Cercosporella*, *Phoma*, *Ascochyta*, *Phyllosticta*, *Septoria*, *Marssonina* и *Cylindrosporium*.

Виды рода — возбудители пурпурной пятнистости, которая отличается от других пятнистостей наличием пурпурного ободка и выпадением центра пятна. [21]

***Mycosphaerella allicina* Auersw.** — Микосферелла луковая

Возбудитель пятнистости лука.

Псевдотеции шаровидные, черные, 80—100 мкм в диам., прорывающиеся. Сумки булавовидные, сидячие, 50—50 × 14—15 мкм. Аскоспоры неправильно двурядные, продолговато-эллиптические, закругленные, бесцветные, 15—16 × 4—5 мкм.

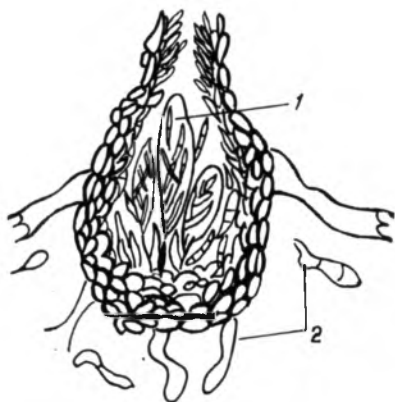


Рис. 1.19. *Mycosphaerella brassicicola*: разрез через псевдотеций:

1 — сумка с аскоспорами; 2 — гифы мицелия [44]

Поражает также чеснок.

На листьях и стрелках растений возникают пятна сначала белые или коричневые без ободка, затем с пурпурным ободком.

Источник инфекции — псевдотеции, находящиеся на растительных остатках.

Болезнь не оказывает существенного влияния на урожай.

Распространение: повсеместно.

Меры борьбы: уничтожение растительных остатков (при сильном развитии болезни скашивание и сжигание надземных частей растений); опрыскивание растений 1 %-ным раствором бордоской жидкости, 0,5 %-ным раствором каптана (2,5 кг/га) и другими фунгицидами.

***Mycosphaerella brassicicola* (Du-
by) Catt.** — Микосферелла капустная (рис. 1.19)

Возбудитель пятнистости капусты.

Псевдотеции тесно скученные, шаровидно-чечевицеобразные, 80—115 мкм в диам., выступающие, охряно-бурые; сумки цилиндрические, 50—15 мкм, с 8 аскоспорами; аскоспоры в 2—3 ряда, продолговатые или булавовидные, 18 × 3,5 мкм, чаще согнутые, с одной перегородкой, слегка перешнурованные, бесцветные.

Поражаются разные виды капусты.

На всех надземных органах, кроме семядольных листьев и внутренних листьев кочана, образуются серовато-бурые пятна. Сильнее всего поражаются нижние листья, на которых образуются нечетко ограниченные пятна 0,5—2 см в диам. различной формы.

Источник инфекции — псевдотеции, сохраняющиеся на растительных остатках.

Болезнь приводит к отмиранию листьев.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: такие же, как против возбудителя пятнистости лука. [44]

***Mycosphaerella linorum* (Wr.) Carsia-Rada** — Микосферелла льна
Возбудитель пятнистости льна.

Псевдотеции разбросанные, одиночные, около 200 мкм в диам. Сумки 58—67 × 10 мкм. Аскоспоры 16,6 × 3,4 мкм, бесцветные.

Анаморфа — *Septoria linicola* (Speg.) Yarassini.*

Mycosphaerella circumvaga Mig. — Микросферелла крутящаяся
Возбудитель пятнистости люцерны.

Псевдотеции мелкие, шаровидные, черные, погруженные. Сумки булавовидные. Аскоспоры грушевидно-булавовидные, бесцветные, $8-10 \times 4$ мкм.

Характер проявления болезни, источник инфекции, вредоносность, распространение и меры борьбы, как у микросфереллы луковой.

Mycosphaerella phaseolorum Simaschko — Микросферелла фасоли
мелкоспоровая

Возбудитель пятнистости фасоли.

Псевдотеции расположены на верхней стороне листьев, $70-120$ мкм в диам., с широким устьищем. Сумки булавовидные, $35-60 \times 14-16$ мкм. Аскоспоры $10-12 \times 6-7$ мкм.

Поражают сою и фасоль.

Характер проявления болезни, источник инфекции, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у микросфереллы луковой. [44]

Mycosphaerella vitis (Rabenh.) Schroet. — Микросферелла винограда
Возбудитель бурой пятнистости побегов винограда.

Псевдотеции погруженные, шаровидные, черные, $60-80$ мкм в диам. Сумки булавовидные, $25-85 \times 3-9$ мкм, собраны в пучки. Аскоспоры двухклеточные, бесцветные, эллипсоидальные, 11×5 мкм.

Поражает живые и отмирающие однолетние побеги.

На верхней стороне листьев, и на побегах образуются буровато-коричневые, матовые, мелкие пятна.

Источник инфекции и вредоносность такие же, как у *M. allicina*.

Распространение: Закавказье.

Меры борьбы: такие же, как против пятнистости лука.

Род *Didymella* Sacc. — Дидимелла

Псевдотеции одиночные или в группах, погруженные, черные, шаровидно-приплюснутые, с выступающим устьищем. Сумки восьмиспоровые, цилиндрически-яйцевидные, мешковидные. Есть парафизоиды. Аскоспоры бесцветные, эллиптические, яйцевидные, с одной перегородкой.

Некоторые представители этого рода — паразиты (главным образом в конидиальной стадии).

Didymella bryoniae (Auersw.) Rehm. — Дидимелла переступня

Син.: *Mycosphaerella melonis* (Pass.) Chin et L. Walk., *M. citrullina* (C. O. Sm.) Grossenb., *Didymella melonis* Pass.

Возбудитель черной гнили огурцов.

Псевдотеции темноокрашенные, $94-140 \times 94-129$ мкм. Аскоспоры бесцветные, двухклеточные, слегка перетянутые посредине, $11,5-14 \times 3-4,6$ мкм.

Анаморфа — *Ascochyta cucumis* Fautr. et Roum.

Заболевают растения, выращиваемые в закрытом грунте (преимущественно под пленочными укрытиями). У края листьев появляются грязно-серо-коричневые пятна, распространяющиеся постепенно к центру. Ткань пятна высыхает, становится тонкой и ломкой. На пятнах развиваются пикниды, расположенные концентрически. Псевдотеции образуются редко. Черешки загнивают. Скопление пикнид и псевдотеций вызывает почернение ткани. Поражаются отрастающие от стебля боковые побеги и плоды. Переходная зона к здоровой ткани часто желтеет. Растения увядают и отмирают. Характерный признак

* Описание болезни приведено в стадии анаморфы, как более вредоносной.

заболевания — плотное расположение перитециев у основания стебля. По этому признаку черную гниль отличают от увядания.

Источник заражения — почва, в которой гриб сохраняется больше года, а также семена.

Болезнь приводит к значительной потере урожая.

Распространение: повсеместно в районах возделывания (особенно в закрытом грунте).

Меры борьбы: уничтожение растительных остатков; опрыскивание растений при появлении первых признаков заболевания 1 %-ным раствором бордоской жидкости или ее заменителями — цинебом (3,2—4 кг/га), каптаном или фталаном (3—3,5 кг/га). [41, 44]

Didymella applanata Niesl. — Дидимелла сплюснутая

Возбудитель пурпурной пятнистости малины.

Псевдотеции погружены в кору, черные, приплюснутые. Сумки — цилиндрически-булавовидные, $60\text{--}70 \times 10\text{--}12$ мкм. Аскоспоры двурядные, эллиптически-обратнояцевидные, на концах закругленные, слегка перетянутые, $13\text{--}16 \times 5\text{--}6$ мкм, бесцветные, с верхней более широкой клеткой.

Вызывает отмирание побегов малины.

На однолетних побегах и листьях возникают лилово-коричневые расплывчатые пятна. На листьях ткань усыхает, черешки, окаймленные пятнами, усыхают вместе с листьями. Поражается и стебель; он покрывается светло-бурыми пятнами спороношений гриба, в то время как здоровая кора имеет светло-коричневый цвет. Осенью кора растрескивается. Развитию болезни способствует высокая влажность воздуха (до 100 %) и температура $15\text{--}20^\circ\text{C}$. Продолжительность инкубационного периода 20—25 дней.

Источник инфекции — мицелий и аскоспоры, находящиеся в почве и растительных остатках.

Болезнь приводит к гибели 30 % побегов.

Распространение: Ленинградская, Московская области, Прибалтика, Сибирь.

Меры борьбы: такие же, как против возбудителя черной гнили огурцов. [41, 44]

КЛАСС BASIDIOMYCETES — БАЗИДИОМИЦЕТЫ

Высшие грибы с многоклеточным мицелием. Мицелий хорошо развит, состоит из очень тонких ветвящихся гиф. Последние могут образовывать плотные сплетения — *склероции* предназначенные для сохранения вида в неблагоприятных условиях. Для этой же цели служат толстостенные бесформенные клетки — *геммы*, с густым протоплазматическим содержимым, напоминающие хламидоспоры. Морфологической особенностью гиф базидиальных грибов является наличие *пряжек*, которые представляют собой небольшие, дугообразной формы клетки, расположенные против поперечной перегородки гифы. Пряжки появляются только в результате диплоидизации мицелия, так как первичный гаплоидный мицелий, образующийся после прорастания спор, *пряжек* не имеет.

Для базидиомицетов характерна полная утрата специализированных половых клеток, и половой процесс у них осуществляется путем слияния двух вегетативных клеток гаплоидного мицелия, вырастающего из базидиоспор. У гомоталлических видов могут сливаться гифы одного и того же мицелия, у гетероталлических, к которым принадлежит большинство базидиомицетов, сливаются клетки гиф, берущих начало от спор противоположных половых знаков.

Базидиоспоры (т. е. экзогенные споры) располагаются на особых выростах базидий — *стеригмах*. Базидиоспоры одноклеточные, чаще всего шаровидной или эллипсоидальной формы, с гладкой и тонкой оболочкой, бесцветные либо темно- или яркоокрашенные.

Одноклеточная булавовидная базидия называется *холобазидией*. Если базидия состоит из двух частей (нижней, расширенной гипобазидии и верхней эпибазидии, являющейся выростом гипобазидии), а эпибазидия состоит из двух или четырех частей и отделена у группы видов от гипобазидий перегородкой, то такая сложная базидия называется *гетеробазидией*. Третий тип базидии — *фрагмобазидия*. Это базидия, разделенная поперечными перегородками на четыре клетки, по бокам которых формируются базидиоспоры. Особенностью фраг-

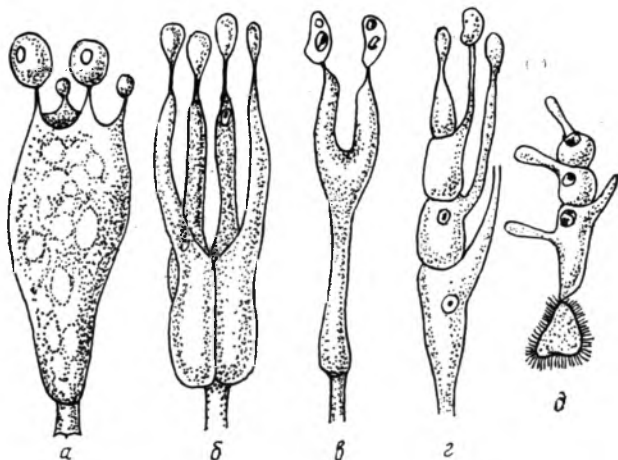


Рис. 1.20. Типы базидий:

а — холобазидия; б — в — гетеробазидии; д — фрагмобазидия, или склеробазидия [21]

мобазидии является также то, что она обычно образуется из толстостенной покоящейся клетки — *склеробазидии* (рис. 1.20).

Базидии одноклеточные или многоклеточные, с поперечными, косыми и продольными перегородками, булавовидные, веретеновидные, цилиндрические, удлинненно-овальные, широкоовальные, прямые, изогнутые, бесцветные или слегка окрашенные. На базидиях обычно образуются четыре базидиоспоры, реже две, шесть, восемь. Базидиоспоры разнообразны по форме, размерам, окраске. Конец, которым базидия прикрепляется к стеригме, называют *апиккулюсом*, на противоположном конце обычно находится пора прорастания. Оболочка базидиоспор состоит из нескольких слоев: *экзоспория*, наружного слоя, часто орнаментированного; *эписпория*, среднего слоя; *эндоспория*, состоящего из толстого слоя (у окрашенных форм — окрашенного) и тонкого бесцветного слоя.

Базидиомицеты делят на три подкласса: *Holobasidiomycetidae* — виды с одноклеточными базидиями; *Heterobasidiomycetidae* — виды с базидиями, разделенными на две части; *Teliosporomycetidae* — виды, у которых базидия вырастает из толстостенной покоящейся клетки — *телиоспоры*.

Паразиты высших растений относятся к подклассу *Teliosporomycetidae*, подразделяющемуся на два порядка — *Ustilaginales*, *Uredinales*. Для представителей этого подкласса характерно то, что базидия вырастает из толстостенной покоящейся споры — *телиоспоры*, которая является зимующей стадией. Плодовых тел телиоспорицеты не имеют, они утрачены вследствие паразитического образа жизни. Телиоспоры одно-, двухклеточные, одиночные или соединены в *сорусы*, или спорочкушки. Сорусы бывают пылящими, склееными, зернистыми. Структура их разнообразна; часто они состоят из различных сплетений гиф — тяжей, стром, покрытых перидием.

К порядку *Ustilaginales* относятся облигатные паразиты высших растений, возбудители опасных заболеваний злаковых культур. Способ прорастания телиоспор представителей этого порядка является основой для разделения его на два семейства: *Ustilaginaceae*, *Tilletiaceae*.

Для первого характерно прорастание телиоспор с образованием многоклеточного промицелия — ростковой трубки с базидиоспорами по бокам, для второго — прорастание телиоспор с образованием одноклеточного промицелия — ростковой трубки с базидиоспорой на ее вершине.

К порядку *Uredinales* относятся облигатные паразиты высших растений. Весной в результате полового процесса на каждой клетке телиоспоры образуется базидия со стеригмами, несущими базидиоспоры. Базидиоспора заражает растение и развивает на нем последовательно следующие спороношения: спермогонии со спермациями, эции с эциоспорами, урединии с урединиоспорами, телии с телиоспорами, базидии с базидиоспорами.

Спермогонии, или *пикниды* — бутылковидные споровместилища, возникают на гаплоидном мицелии, погруженном в ткани листа; в их полости образуются *спермации*, или *пикноспоры*. Спермации и образующий их мицелий имеют разные половые знаки, и при слиянии спермаций с мицелием образуется двухядерный мицелий (слияние ядер не происходит). Аналогичный процесс происходит и при слиянии двух сперматозоидов, имеющих разные половые знаки.

Эции — споровместилища, развивающиеся на двухядерном мицелии, расположенном под спермогониями. От оснований эций образуется слой цилиндрических клеток, от которого отделяются цепочки *эциоспор*, окрашенных в ярко-желтый цвет. Эциоспоры прорастают вегетативной гифой, проникающей в растение через устьище.

Спермогонии и эции развиваются на растениях — промежуточных хозяевах, следующие стадии — урединии, телии — на основном растении-хозяине.

Урединии — летние споровместилища, формирующиеся под эпидермисом. Они окружены парафизами, расширенными к вершине в шаровидную, булабовидную или яйцевидную головку. На урединиях на коротких мелких ножках развиваются *урединиоспоры*. Урединиоспоры бывают двух видов — в начале лета — вытянутые, тонкостенные, с двумя рядами палочковидных бородавок, в конце лета — толстостенные, эллипсоидальные, покрытые по всей поверхности бородавками. Последние иногда напоминают телиоспоры и их называют амфиспорами. Они также являются зимующими стадиями. Некоторые виды порядка *Uredinales* могут развиваться только урединиоспорами, не образуя других спороношений.

К концу лета из урединиоспор образуются зимующие споры — телиоспоры с толстой темной оболочкой. Обычно они расположены под эпидермисом в полостях под устьищами, реже — под кутикулой или в клетках эпидермиса, образуя споровместилища — *телии*. После периода покоя, весной, в телиоспорах происходит слияние ядер и обра-

вуются четыре гаплоидные клетки. Из каждой такой клетки развивается *базидия* — бесцветная клетка, разделенная перегородками на четыре части. От каждой части отходит бесцветный, утончающийся к концу вырост — стеригма, на кончике которого развивается базидиоспора. Две образующиеся из одной телиоспоры базидиоспоры имеют один половой знак, а две другие — противоположный.

Виды, у которых развиваются все типы спороношений, относятся к видам с полным циклом развития; виды, у которых некоторые типы спороношений отсутствуют, относятся к формам с неполным циклом развития.

У многих видов цикл развития проходит на одном растении. Это однодомные виды. У других — на двух растениях. Это двудомные виды. Известно около 30 тыс. видов базидиомицетов. [21, 32, 44]

Подкласс *Holobasidiomycetes* — Холобазидиомицеты

Г Р У П П А П О Р Я Д К О В H Y M E N O M Y C E T E S — Г И М Е Н О М И Ц Е Т Ы

П О Р Я Д О К A R N Y L L O P H O R A L E S — А Ф И Л Л О Ф О Р А Л Ы Е

С е м е й с т в о C l a v a r i a c e a e — Р о г а т и к о в ы е , и л и Б у л а в н и ш ы

Род *Typhula* Fr. et Karst. — Тифула

Плодовое тело развивается из склероция. Оно тонкое, с нитевидной ножкой, 0,1—10 см выс. Ткань плотная, в ножке иногда роговидная. Гифы обычно с пряжками, вздутые. Базидии с четырьмя, реже с двумя или шестью-восемью стеригмами. Базидиоспоры бесцветные, эллипсоидально-цилиндрические, гладкие. Склероции 0,5—6 мм в диам., шаровидные или сплюснутые, желтые, красноватые или бурые, поверхностные или погруженные.

Представители рода являются возбудителями гнилей различных растений.

***Typhula incarnata* Jasch.: Fr. — Тифула мясо-красная**

Син.: *T. graminum* Karst., *T. itiana* Imai

Возбудитель выпревания зерновых культур.

Склероции 0,5—4 × 0,3—3 мм в диам., приплюснутые, неправильно округлые, с гладкой или шероховатой поверхностью, темно-коричневые. Плодовые тела развиваются по одному на склероции, реже по несколько, 5—30 мм дл., состоят из ножки и розовой цилиндрической плодущей части. Базидии с эллипсоидальными базидиоспорами, 7—11 × 2,5—6 мкм.

Образование плодовых тел происходит только под влиянием ультрафиолетовых лучей. Без доступа света в почве вместо плодовых тел образуются ватообразные тяжи.

Гриб весьма морозоустойчив. Повышение интенсивности света, температуры, понижение относительной влажности воздуха стимулируют образование склероциев. Оптимальная температура для развития гриба 9—12 °C, минимальная 0, максимальная 18 °C.

Поражает озимый ячмень, озимую рожь, реже озимую пшеницу и озимый овес.

Очаги болезни проявляются на всходах злаков осенью и весной, особенно в годы с резкими изменениями погоды. Пораженные растения осенью становятся темно-зелеными. Весной нижние листья у них опадают (часто они бывают покрыты грязно-серым налетом мицелия). Верхние листья желтеют и отмирают. Новые листья растут вертикально и имеют узкую желтую пластинку. В их пазухах часто образуется

плотный белый мицелий. Узел кушения измочаленный, надземная часть его легко отделяется от корней. Между здоровой и мертвой тканью появляется красно-коричневая кайма. В пазухах листьев и на корнях образуются одиночные или расположенные группами склероции.

Тифулез чаще всего развивается на тяжелых пойменных почвах на участках, соседствующих с пыреем, который является резерватом инфекции.

Источник инфекции — склероции, сохраняющиеся на пораженных растительных остатках.

Болезнь приводит к снижению продуктивности растений на 30—40 % и изреживанию посевов.

Распространение: северо-западные и центральные районы Нечерноземной зоны РСФСР, Прибалтийские республики, Украинское Полесье.

Меры борьбы: уничтожение растительных остатков и особенно сорняков; при запоздалых сроках сева — подкормка растений аммиачной селитрой (0,75 ц/га); весной в начале отрастания растений — подкормка фосфорно-калийным или полным удобрением, при кислых почвах — гипсование. [39, 41, 44]

Подкласс *Teliosporomycetidae* — Телиоспорицеты

ПОРЯДОК *USTILAGINALES* — ГОЛОВНЕВЫЕ

Семейство *Ustilaginaceae* — Головневые

Род *Ustilago* (Pers.) Roussel — Устиляго

Мицелий развивается в межклеточном пространстве. Телиоспоры одиночные, образуют в тканях питающего растения крупные сорусы, часто выступающие в виде вздутий или наростов. Гемибазидии с перегородками; базидиоспоры образуются на их верхушке и по бокам. Иногда мицелий развивается непосредственно из гемибазидии.

Паразиты злаковых культур.

Ustilago tritici (Pers.) Jens. — Пыльная головня пшеницы

Возбудитель пыльной головни пшеницы.

Телиоспоры шаровидные, иногда яйцевидные или угловатые, светло- или оливково-коричневые, $6-9 \times 5-7$ мкм, с мелкобугорчатой коричневой оболочкой, неравномерно окрашенной — с одной стороны $1/3-1/4$ поверхности более светлая или почти бесцветная. Созревшие телиоспоры легко распыляются и попадают на цветущие растения. Оседая на рыльце пестика и прорастая, они дают начало фрагмобазидии, из которой развиваются мицелиальные отростки. Последние попарно копулируют и из них развиваются диплоидные гифы, которые, достигнув завязи, сохраняются в латентной стадии в семенах.

Болезнь поражает все части колоса, кроме главного стержня, еще до выхода его из влагалища листа. Колос полностью превращается в пылевидную спороносную массу черного цвета. В зерне грибок сохраняет жизнеспособность более трех лет. При прорастании зерна гифы гриба переходят в активное состояние и поражают проростки. Грибница распространяется по стеблю, иногда поражает и листья. В период формирования колоса мицелий интенсивно разрастается и утолщается, превращается в бесформенную массу, на которой развиваются телиоспоры, сохраняющие патогенность в течение всего периода цветения пшеницы.

Оптимальная температура для прорастания спор 20—25 °С, минимальная 0—5, максимальная 30—35 °С. Низкая относительная влажность воздуха ингибирует прорастание спор.

Источник инфекции — телиоспоры, сохраняющиеся в пораженном зерне.

Болезнь приводит к уменьшению массы зерна на 30—40 %, резкому снижению качества урожая, уменьшению зеленой массы за счет низкорослости посевов.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: протравливание семян витаваксом (2,5—3 кг/т), витаваксом 200 (3 кг/т), беномилом (3 кг/т), байтаном (2 кг/т), байтан-универсалом (2 кг/т); однофазная или двухфазная термическая обработка семян перед посевом (3—4 ч при 45 °С с последующим просушиванием). [24, 39, 44]

Ustilago nuda (Jens.) Rostr. — Пыльная головня ячменя

Возбудитель пыльной головни ячменя.

Телиоспоры округлые или неправильно угловатые, 5—7 мкм в диам., светло-коричневые, с буро-оливковой мелкобугорчатой оболочкой около 0,5 мкм толщ. Базидия не образует базидиоспор, а развивается в мицелий.

Болезнь проявляется в фазе колошения или начале цветения. В пораженном растении все части колоса, кроме стержня, превращаются в оливково-коричневую массу телиоспор, которая сначала покрыта тонким прозрачным перидием, исчезающим вскоре после выколашивания. С этого момента телиоспоры начинают распыляться. От пораженного колоса к концу вегетации сохраняется только голый стержень.

Заражение, как и у пыльной головни пшеницы, происходит во время цветения растений. Телиоспоры, попадая на рыльце пестика, прорастают короткой базидией, которая развивается в мицелий, проникающий в завязь. Зараженное зерно внешне почти не отличается от здорового. При прорастании зерна растет и мицелий. Он проникает в точку роста, распространяется по всему растению, достигает колоса и полностью его разрушает. Оптимальная температура воздуха для развития заболевания 15—21 °С.

Источник инфекции — телиоспоры, сохраняющиеся в пораженном зерне.

Болезнь приводит к уменьшению массы зерна, высоты стеблей и значительным потерям урожая.

Меры борьбы: такие же, как против возбудителя пыльной головни пшеницы.

Ustilago hordei (Pers.) Lagerh. — Твердая головня ячменя

Возбудитель твердой, или каменистой головни ячменя.

Телиоспоры шаровидные или угловатые, обычно 4,5 мкм в диам. (иногда до 9 мкм), с очень тонкой светло-коричневой или оливковой гладкой оболочкой, сначала склеенные; распыляются во время уборки урожая, обмолота и очистки семян.

Болезнь проявляется в период выколашивания. Колос сохраняет свою форму, но становится трехзубчатым и превращается в черную массу телиоспор, покрытую свинцово-серой тонкой пленкой. Телиоспоры склеены в твердые комочки. Ткани зараженных зерновок не лопаются, споры сохраняются в них.

Оптимальная температура для развития гриба 20 °С, минимальная 5, максимальная 35 °С. Оптимальная влажность почвы для прорастания телиоспор 60—70 %.

Источник инфекции — телиоспоры, сохраняющиеся в пораженном зерне.

Болезнь приводит к сокращению урожая на 10—15 % (при сильном поражении)

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: уничтожение очагов заболевания; протравливание семян не позже чем за 2—3 недели до посева 1,25 %-ным раствором формалина ((0,5 % по действующему веществу) (15—20 л/т) (томление в течение 4 ч)). [24, 39, 44, 54, 57]

Ustilago maydis (DC.) Cda — Пузырчатая головня кукурузы (рис. 1.21)

Син.: *Ustilago zeae* (Beckm.) Ung.

Возбудитель пузырчатой головни кукурузы. Телиоспоры шаровидные, 7—12 мкм в диам., или эллипсоидальные, 8—15 × 7—10 мкм, с желто-бурой мелкошиповатой оболочкой, в массе оливкового цвета.

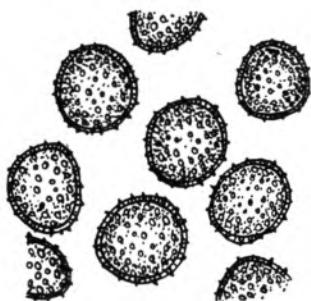


Рис. 1.21. *Ustilago maydis*: телиоспоры [44]

Поражаются все органы растения. Заражение происходит в течение всего вегетационного периода. На больных участках возникают пузыревидные вздутия и желваки различной величины (до 15 см) и формы, покрытые сероватой пленкой. Развитие вздутия начинается с появления бледного, слегка припухшего пятнышка, которое, разрастаясь, превращается в большой желвак, заполненный сначала белой, а затем сероватобелой или розовой слизистой мякотью, преобразующейся со временем в черно-оливковую пылящую массу телиоспор.

Первые признаки поражения обнаруживаются на молодых листьях и влагалищах, которые превращаются в наросты и сильно разрастаются.

В фазе 5—8-ми листьев поражаются листовые влагалища и стебли, затем метелки (преимущественно верхние цветки), в начале цветения и появления рылец — початки и пазушные почки, находящиеся под влагалищами листьев, ниже початков. При растрескивании оболочки нароста телиоспоры разлетаются и заражают молодые растения. Прорастают они в течение нескольких часов при наличии капельной влаги в базидии, по бокам и на конце которой развиваются овальные базидиоспоры, 3 × 12 мкм. Почкуясь, они дают множество спор. Ростки проросших спор проникают в молодые меристематические ткани, на которых через 20—24 дня появляются вздутия с телиоспорами. Наиболее подвержены заражению проростки дл. 3 мм. За период вегетации гриб может дать 3—4 (5) генераций.

Оптимальная температура для прорастания телиоспор 23—25 °С, минимальная 12, максимальная 35—40 °С. Низкая влажность почвы (40 %) и высокая (80 %) способствуют развитию болезни.

Источник инфекции — телиоспоры, сохраняющиеся в пораженном зерне.

Болезнь приводит к значительным потерям урожая (до 60 %).

По мнению многих авторов, старые вздутия с телиоспорами токсичны для человека.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: соблюдение севооборота; своевременная уборка пораженных растений; протравливание семян за 2—3 мес. до посева 80 %-ным раствором ТМТД (1,5 кг/т), 65 %-ным раствором фентиурама (2 кг/т), или 70 %-ным раствором тигама (2 кг/т). [24, 39, 44, 54, 57]

Ustilago avenae (Pers.) Jens. — Пыльная головня овса (рис. 1.22)

Возбудитель пыльной головни овса и диких злаков.

Телиоспоры шаровидные или неправильной формы, $6 - 9 \times 5 - 8$ мкм, в массе черные с бурым оттенком, оболочка с одной стороны бурая, с другой — более светлая, мелкошиповатая. Гемибазидия с тремя поперечными перегородками, на ней образуются боковые и верхушечные яйцевидные споры, которые копулируют и образуют почкующиеся скопления или мицелий.

Гриб известен в двух формах: в пылящей (телиоспоры свободно распыляются) и твердой (телиоспоры сначала склеены, а потом крошатся). Телиоспоры попадают на рыльце пестика или завязь и, прорастая, образуют базидию с четырьмя базидиоспорами, которые, почкуюсь, дают обильные споры. Последние копулируют и дают инфекционные гифы, проникающие в перикарпий зерна, где распадаются на геммы, сохраняющиеся до посева зерна. В почве при прорастании зерна

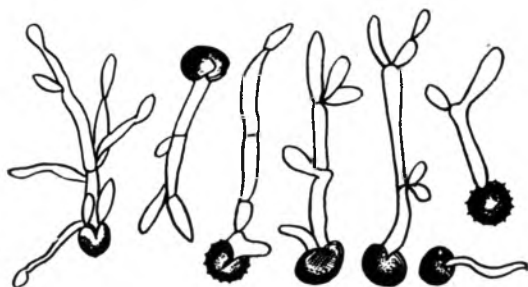


Рис. 1.22. *Ustilago avenae*: этапы прорастания телиоспор [44]

из гемм развиваются гифы, которые проникают в проросток и достигают точки роста растения; в период формирования метелки они обильно разрастаются, превращая метелку в споровую массу.

Известны два типа заражения растений. При первом — заражаются молодые проростки овса в почве. Из базидиоспор, находящихся на поверхности семян или; в почве, развиваются гифы, которые попарно копулируют, образуя диплоидный мицелий, который проникает в проросток овса и заражает его. Заражение особенно опасно в ранней стадии прорастания зерновок. Ростки, достигшие 8 см, как правило, не заражаются. При втором — источником заражения являются перезимовавшие под цветковыми пленками зерновок геммы и мицелий. Телиоспоры, попав на рыльце пестика, дают начало фрагмобазидиям с почкующимися эллипсоидными базидиоспорами. Базидиоспоры и конидии после копуляции развиваются в диплоидный мицелий, который не проникает в завязь, а образует геммы на внутренней поверхности кроющих чешуек. Такое зерно нормально созревает, но при посеве весной следующего года вместе с проростком развивается и мицелий гриба.

Оптимальная температура для прорастания телиоспор $22-25^{\circ}\text{C}$, минимальная $0-5$, максимальная $30-35^{\circ}\text{C}$.

Источник инфекции — мицелий и геммы, сохраняющиеся в пораженном зерне.

Болезнь приводит к значительным потерям урожая.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: такие же, как против возбудителя твердой головни пшеницы. [24, 39, 41, 44, 51, 54, 57]

Ustilago kolleri Wille — Твердая головня овса

Син.: *Ustilago levis* (Kell. et Sw.) Magn.

Возбудитель твердой, или покрытой, головни овса.

Телиоспоры шаровидные, слегка удлинённые или угловатые, 6—10 × 5 — 8,5 мкм, склеенные, потом порошашие, с темно-коричневой оболочкой, в массе черно-бурые, плотные, прикрытые колосковыми чешуйками. Базидии четырех-шестиклеточные, с удлинёнными базидиоспорами.

Поражает не только зерновки, но и цветочные чешуйки, часто базальные части колосковых чешуй. Болезнь проявляется в поражении метелок, которые превращаются в темную споровую массу. Отличается от пыльной головки тем, что колосковые чешуи сохраняются и прикрывают собой черные плотные комочки, состоящие из склеенных между собой порошковидных спор.

Споры прорастают при 6—10 °С, в связи с чем заражение может происходить во время хранения зерна.

Источник инфекции — телиоспоры, сохраняющиеся в пораженном зерне.

Болезнь приводит к значительным потерям урожая.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: такие же, как против пыльной головки овса. [24, 39, 54, 57]

Ustilago vavilovi Jacz. — Головня Вавилова

Возбудитель пыльной головки ржи.

Телиоспоры округлые, изредка эллипсоидальные, 4,6—6,4 мкм в диам., с коричневой оболочкой, покрытой немногочисленными слабо-заметными щетинками.

Болезнь проявляется в поражении преимущественно нижней части колоса с образованием рыхлой, плохо распыляющейся споровой массы. Верхняя часть колоса обычно внешне выглядит здоровой, но семена на ней не образуются. Растения поражаются во время цветения.

Источник инфекции — телиоспоры, сохраняющиеся в зараженном зерне.

Болезнь приводит к значительным потерям урожая.

Распространение: Узбекская ССР, Казахская ССР, республики Закавказья, Куйбышевская и Оренбургская области.

Меры борьбы: протравливание семян гранозаном (1 кг/т), гексатиурамом (2 кг/т) или пентатиурамом (2 кг/т). [24, 39, 44, 54, 57]

Род *Sphacelotheca* dBy — Сфацелотека

Сорусы образуются в разных органах растения-хозяина, но чаще — в цветке. Они как бы заключены в своеобразную оболочку (перидий), из стерильных гиф и остатков отмерших тканей растения-хозяина, переплетенных друг с другом. Телиоспоры шаровидные или эллипсоидальные, покрытые мелкими шипами, порошашие. Они расположены рядами и почти до созревания соединены в цепочки, позже распадающиеся на одиночные споры. Представители рода паразитируют на злаках, в основном на сорго.

На территории СССР обнаружены три вида головки: пыльная, покрытая и мелкопузырчатая.

Sphacelotheca reiliana Clint. — Сфацелотека реилиана

Возбудитель пыльной головки сорго.

Телиоспоры собраны в округлые или продолговатые клубочки, 70—150 мкм в диам. Споры 9—14 мкм в диам., с темно-коричневой оболочкой, густо покрытой шипиками.

На соцветиях пораженных растений появляются вздутые, прикрытые беловатой оболочкой, внутри которой находится черная споровая масса и остатки веточек соцветия. Разрушение соцветий с превращением их в споровую массу происходит еще во влагалищах верхнего

листа. Заражение растений происходит в период от прорастания зерна до появления двух листьев. Повышенная температура почвы способствует распространению болезни. Споры сохраняют жизнеспособность в почве в течение 2—3 лет и являются источниками заражения.

***Sphacelotheca sorghi* (Lk) Clint — Сфацелотека сорго** (рис. 1.23)

Син.: *Sorosporium sorghi* Lk., *Ustilago sorghi* Pass., *Sphacelotheca sorokiniana* Cif.

Возбудитель покрытой головни сорго.

Телиоспоры красновато-бурые, шаровидные, гладкие или слабо-точечные, 5—7,5 (обычно 5) мкм в диам., с красновато- или оливково-коричневой оболочкой 1,5—2 мкм толщ.

Гриб поражает отдельные завязи, в которых образуется телиоспоро. Оптимальная температура для развития гриба 20—23 °С.

Телиоспоры сохраняют жизнеспособность в почве до 6 лет.

Источник инфекции — телиоспоры, сохраняющиеся в почве.

Болезнь приводит к значительным потерям урожая.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: протравливание семян гранозаном с красителем (1 кг/т) или меркурбензолом (1—1,5 кг/т). [24, 39, 41, 51]

***Sphacelotheca cruenta* (Kuhn) Potter — Сфацелотека кроваво-красная**

Син.: *Ustilago cruenta* Kuhn.

Возбудитель мелкопузырчатой головни завязи сорго.

Телиоспоры гладкие, шаровидные, бледно-красно-бурые, 5—8 мкм в диам.

Гемибазидии нитевидные; базидиоспоры эллипсоидально-веретеновидные.

На завязи больных растений появляются шишковидные, мелкие красно- или светло-коричневые вздутия, заполненные черно-оливковой массой телиоспор. Пораженные завязи крупнее здоровых. Чешуи метелки часто увеличенные и окрашенные в темно-зеленый цвет.

Отличается от покрытой головни тем, что поражает все завязи и части соцветия и имеет более крупные споры.

Оптимальная температура для прорастания телиоспор 23 °С, максимальная 40, минимальная 16 °С. Споры сохраняют жизнеспособность в почве до 13 лет.

Источник инфекции — телиоспоры, сохраняющиеся на пораженных растительных остатках и в почве.

Болезнь приводит к значительным потерям урожая.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: такие же, как против возбудителя, покрытой головни сорго.

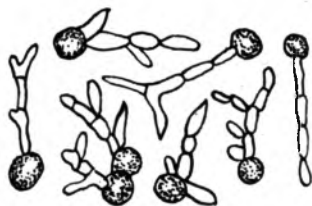


Рис. 1.23. *Sphacelotheca sorghi*: проросшие телиоспоры [44]

Под *Sorosporium Rudolphi* — Сороспорий

Телиоспоры собраны в рыхлые темноокрашенные, порошащие телии. Из них развиваются гифы или базидии с боковыми и верхушечными базидиоспорами. Телии образуются на разных органах растений.

***Sorosporium panici-miliacei* (Pers.) Tak. — Сороспорий проса, головня проса**

Син.: *Ustilago panici-miliacei* (Pers.) Wint., *Sphacelotheca panici-miliacei* (Pers.) Bub.

Возбудитель головни соцветий проса.

Телиоспоры шаровидные или угловатые, $9-13 \times 8-10$ мкм, с темно-коричневой гладкой или слабошетиистой двухконтурной оболочкой.

Поражает соцветия проса. Болезнь проявляется в период выбрасывания метелок. На влагалище верхнего листа метелки образуется продолговатое вздутие в виде желвака дл. 3—5 см, покрытое сначала розовой, позже серовато-грязноватой тонкой, легко разрывающейся пленкой, состоящей из гиф. Содержимое его состоит из черно-бурой массы телиоспор и остатков осевых веточек соцветия.

Источник заражения — телиоспоры, сохраняющиеся в семенах.

Болезнь приводит к потере 20—30 % и более урожая.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: такие же, как против покрытой головни сорго.

Sorosporium reilianum (Kuhn.) McAlp.— Пыльная головня кукурузы (рис. 1.24)

Син.: *Ustilago reiliana* Kuhn., *Sphacelotheca reiliana* (Kuhn.) Clint. *Sorosporium holci-sorgmi* (Riv.) Noecz.

Возбудитель пыльной головни кукурузы.

Телиоспоры красновато-бурые, шаровидные, слегка угловатые, толстостенные, мелкошиповатые, $9-14$ мкм в диам., или эллипсоидальные, $8-15 \times 7-13$ мкм. Созревают к началу появления рылец кукурузы. Телии темно-красновато-бурые, легко распадаются.

Рис. 1.24. *Sorosporium reilianum*: клубочки телиоспор [44]

Имеет две специализированные формы: *f. zeae* Gesch.— форма кукурузная — паразитирует на кукурузе; *f. sorghi* Gesch.— форма сорго — на сорго.

Поражаются мужские соцветия, початки, листья, обертки початков, которые превращаются в черную пылящую массу, а вместо початка образуется овально-конусовидный желвак, состоящий из остатков проводящих пучков и телиоспор. Больные растения отстают в росте, сильно кустятся, листья разрастаются, появляются уродства. Заражение растений происходит в период от начала прорастания семян до появления всходов, иногда и двух-трех листьев.

Телиоспоры сохраняют жизнеспособность в почве до 8 лет.

Источник инфекции — телиоспоры, сохраняющиеся в пораженном зерне и почве.

Болезнь приводит к потере 15—20 % урожая.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: термическая обработка и протравливание семян ТМТД (1,5—2 кг/т) или фентиурамом (2 кг/т). [24, 39, 41]

Семейство Tilletiaceae — Тиллецевые

Род *Tilletia* Tul. — Тиллеция

Телии образуются в завязях злаков. Телиоспоры одноклеточные, одиночные, с оливковой или коричневой гладкой или бородавчатой оболочкой, с сетчатыми утолщениями. Иногда они окружены студенистой оболочкой. Споровая масса рыхлая, порошащая или склеенная.

Для видов этого рода характерен запах триметиламина (селедочный), из-за которого болезнь называют «вонючей головней». [21, 24]

T. caries (DC.) Tul. — Твердая головня пшеницы (рис. 1.25)

Син.: *Tilletia tritici* (Bierk.) Wint.

Возбудитель твердой головни пшеницы.

Телиоспоры шаровидные, $14-25 \times 12,6-21$ мкм, с желтовато-коричневой оболочкой до 2 мкм толщ., с сетчатым утолщением. Запах триметиламина обнаруживается в молодом возрасте и свежем состоянии.

Болезнь проявляется в начале молочной зрелости зерна. Пораженные колосья слегка сплюснутые, колоски растопыренные, интенсивно зеленого цвета с синим оттенком. При раздавливании пораженных колосков вместо «молочка» выделяется сероватая жидкость с характерным запахом. В период полной спелости зерна в больном колосе формируются черные плотные овальные мешочки, наполненные телиоспорами. Они легко раздавливаются и издают запах триметиламина. Телиоспоры, распыляясь, попадают на поверхность здорового зерна и, попадая вместе с ним в почву, прорастают в базидию с 4—12 базидиоспорами, которые копулируют, образуя инфекционные гифы, заражающие проросток.

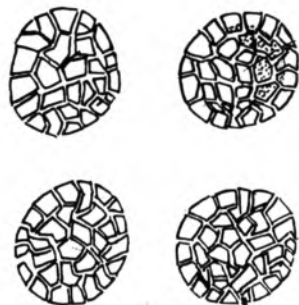


Рис. 1.25. *Tilletia caries*: телиоспоры [44]

Телиоспоры прорастают при 2—7 °С, оптимальная температура для роста 16—20, максимальная 27—29 °С. Имеются сведения о длительном сохранении жизнеспособности их при комнатной температуре (до 18—22 лет), в почве они сохраняются недолго.

Источник инфекции — телиоспоры, сохраняющиеся в зараженном зерне, почве и на сельскохозяйственном инвентаре.

Болезнь приводит к потере 10—15 % урожая.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: протравливание семян пентатинурамом (2 кг/т), гексатиурамом (2 кг/т), витаваксом (2,5—3 кг/т), фундазолом (2—3 кг/т); соблюдение севооборота; выращивание устойчивых сортов; при проявлении болезни — обработка семян гаммагексаном (2 кг/т).

На пшеницах паразитируют и другие виды рода *Tilletia*: *T. intermedia* (Gassner), *T. triticoides* Savul., *T. levis*, телиоспоры которых отличаются от телиоспор *T. caries* морфологическими признаками (табл. 1.1). [24, 39]

Tilletia secalis (Corda) Kuhn — Тиллеция ржи

Син.: *Tilletia separata* Kze

Возбудитель твердой головни завязи ржи.

Телиоспоры шаровидные, 21—25 мкм в диам., или широкоэллипсоидальные, 22—26 × 20—23 мкм, с темно-коричневой оболочкой, покрытой сетчатым утолщением, обычно с пятиугольными ячейками,

Таблица 1.1. Морфологические отличия телоспоров возбудителей твердой головни пшеницы [41]

| Возбудитель | Форма | Размер, мкм | Окраска оболочки | Поверхность оболочки |
|-----------------|---|---|------------------------------|---|
| T. caries | Шаровидная или почти шаровидная | 18,9 × 18 (реже 12,6 — 21 × 14 — 25) | Светло- или темно-коричневая | Сетчатая, ячейки обычно пятиугольные, ребристые, выс. 1,4—2,1 мкм |
| T. levis | Эллипсоидальная или продолговатая | 17 × 14 (реже 12,6 — 18 × 13,5 — 22,5) | Темно-коричневая | Гладкая |
| T. triticoideis | Шаровидная или почти шаровидная | диам. 18 (реже 14 — 19,8 × 14,4 — 21,6) | Светло- или темно-коричневая | Сетчатая, ячейки обычно пятиугольные, ребристые, выс. 0,4—0,6 мкм |
| T. intermedia | Почти шаровидная, эллипсоидальная, овальная | 16,7 × 15,3 (реже 14 — 18 × 15 — 20) | Светло- или темно-коричневая | Сетчатая, ячейки небольшие с широкими ребрами, выс. 0,2—0,3 мкм |

2,5—3 мкм в диам. Споровая масса оливково-коричневая, трудносмазываемая, в массе — с запахом триметиламина. Из телиоспоры развивается базидия в виде трубочки, на которой образуется 4—12 базидиоспор.

Поражаются завязи ржи. Сначала больные колосья имеют зелено-синюю окраску, затем приобретают естественный цвет, но у больных растений колосья прямостоячие, колосовые чешуи раздвинуты, из них выступают продолговатые мешочки, заполненные оливково-коричневой споровой массой. Оболочка мешочков матовая. Болезнь проявляется в период молочной или в начале восковой спелости зерна. Наибольшего развития достигает во время созревания зерна.

Телиоспоры прорастают на свету при температуре воздуха 10 °С, влажности 25—30 % (оптимум 40—60 %). Споры сохраняются в почве до 1 года.

Источник инфекции — телиоспоры, сохраняющиеся в зараженном зерне и почве.

Болезнь приводит к значительным потерям урожая зерна.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: такие же, как против возбудителя твердой головни пшеницы. [24, 39, 41]

Под *Urocystis Rabenh.* — Уроцистис

Одна или несколько телиоспор образуют клубочки, в центре которых находятся телиоспоры, а внешний слой образован светлоокрашенными бесплодными периферическими клетками, которые при созревании телиоспор оказываются заполненными воздухом. Из телиоспор развиваются либо базидии с базидиоспорами, либо мицелий.

Многие виды этого рода паразитируют на злаках, являясь возбудителями стеблевой головни. [21]

Urocystis tritici Koern. — Стеблевая головня пшеницы

Син. *Tubercularia tritici* (Koern.) Liro

Возбудитель стеблевой головни пшеницы.

Телиоспоры в округлых, эллипсоидальных клубочках, 20—45 × 12—38 мкм, коричнево-бурые, с 2—8 плодущими спорами, окруженными многочисленными периферическими клетками с желтоватой гладкой оболочкой, 6—12 × 3—7 мкм, образующими сплошной слой. Споровая масса черная, пылящая. Из телиоспоры после месячного покоя развивается базидия, на вершине которой образуется две — четыре цилиндрические базидиоспоры.

На стеблях, листьях и влагалищах пораженных растений появляются выпуклые полосы дл. от 2—3 мм до нескольких сантиметров. Сначала они светлее здоровых тканей, затем темнеют и приобретают свинцово-серую окраску. При растрескивании эпидермиса обнажается темная масса телиоспор. Растения отстают в росте, часто вместо колоса образуется скученная масса пораженных тканей, или колос искривляется.

Оптимальные условия для прорастания телиоспор — температура 18—24 °С, влажность 60 %; минимальная температура 5, максимальная 32 °С. Телиоспоры сохраняют жизнеспособность в почве не более года, в гербарии — до 5 лет.

Источник инфекции — телиоспоры, сохраняющиеся в пораженном зерне.

Болезнь приводит к потере до 20 % урожая.

Распространение: южные районы СССР.

Меры борьбы: такие же, как против твердой головни пшеницы. [24, 39, 41, 44]

***Urocystis occulta* (Wallr.) Rabh.— Стеблевая головня ржи, уроцистис скрытый**

Возбудитель стеблевой головни ржи.

Клубочки телиоспор округлые или неправильной формы, 18—33 × 15—28 мкм, с 1—2 (реже 3—4) центральными плодущими телиоспорами, 12—18 мкм в диам., чаще приплюснутыми, редко округлыми, с 1—9 (чаще 5) периферическими желто-коричневыми полусферическими или слегка приплюснутыми клетками, 4—10 × 2—5 мкм. Телиоспоры, прорастая без периода покоя, образуют цилиндрическую базидию с 4—16 базидиоспорами.

На верхней части стебля, реже на листьях, в их влагалищах и нижней части колоса образуются продольные полосы. Сначала они покрыты эпидермисом свинцово-серого цвета, потом обнажаются, становятся черными, пылящими. При поражении нижней части колоса цветочные чешуи и завязи разрушаются, колос частично выступает из влагалища верхнего листа и почти не образует семян. Пораженный стебель теряет упругость, изгибается и повисает в виде петель. Болезнь проявляется в период трубкования — начале молочной спелости зерна. Телиоспоры сохраняют жизнеспособность в почве не более года.

Источник инфекции — телиоспоры, сохраняющиеся в пораженных семенах и почве.

Болезнь приводит к потере 30 % урожая.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: соблюдение севооборота; обработка семян гранозаном и др. [24, 39, 44]

Рис. 1.26. *Urocystis cepulae*: клубочки телиоспор [44]

ном с красителем (1—2 кг/т), пентатиурамом (1,5—2 кг/т), гаммагексаном и др. [24, 39, 44]

***Urocystis hordei* (Cif.) Pidopl.— Уроцистис ячменя**

Син.: *Tuburcinia hordei* Cif.

Возбудитель стеблевой головни ячменя.

Клубочки телиоспор округлые с 1—3 плодущими спорами, 10—18 (14) мкм в диам., периферические клетки часто отсутствуют, или их 1—3, диам. 8—3 мкм.

Поражает листья и стебли, образуя линейные продольные полосы, заполненные споровой массой. Пораженный стебель изгибается. При раннем заражении растения не выколашиваются, в колосовых влагалищах наблюдаются разрушенные чешуи и завязи; при поражении в период цветения колосья слабо развиваются, преждевременно желтеют и не образуют семян.

Источник инфекции, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как и у *U. occulta*. [44]

***Urocystis cepulae* Frost.— Головня лука, уроцистис лука (рис. 1.26)**

Возбудитель головни лука.

Клубочки телиоспор шаровидные или эллипсоидальные, 12—40 мкм в диам., с одной, редко 2—3 плодущими спорами, чаще с 9 периферическими клетками, 2—8 мкм в диам. Телиоспоры 7,2—16,2 мкм в диам., прорастают без периода покоя, образуя гемибазидию, которая развивается непосредственно в мицелий.

Поражает также чеснок. На листьях и чешуйках лукович больных растений появляются выпуклые свинцово-серые вздутия, сначала прикрытые эпидермисом. После разрыва эпидермиса обнажается черная масса спор и вздутия приобретают вид продольных трещин. Поражаются всходы лука до появления первых листочков. Болезнь обнаруживается через 15 дней после заражения. Оптимальная температура для прорастания телиоспор 13—22 °С.

Источник инфекции — телиоспоры и мицелий, сохраняющиеся в почве много лет.

Болезнь приводит к выпадению всходов и к уменьшению густоты посадок.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: соблюдение севооборота с возвращением лука на прежнее место не ранее чем через 5—6 лет; протравливание семян ТМТД (4,5 кг/т) или фентиурамом (3—4 кг/т); при первых признаках болезни опрыскивание бордоской жидкостью или 0,4 %-ной суспензией цинеба (2,4 кг/т); уничтожение растительных остатков. [44]

ПОРЯДОК UREDINALES — РЖАВЧИННЫЕ

Семейство Melampsoraceae — Мелампсоровые

Род *Melampsora* Cast. — Мелампсора

Спермогонии плоские, полушаровидные или притупленно-конусовидные, расположены под эпидермисом или между кутикулой и эпидермисом. Эции плоские, немного выступающие в виде округлых подушечек, без перидия и парафиз, оранжево-желтые. Эциоспоры в цепочках. Урединии расположены на нижней поверхности листьев, выступают из-под эпидемиса, без перидия, с головчатыми парафизами. Урединиоспоры одиночные, шаровидные или продолговатые, с бесцветной оболочкой, бородавчатой или шиповатой, иногда у вершины гладкой. Телии находятся обычно на нижней поверхности листьев в виде однослойных или многослойных корочек. Телиоспоры одноклеточные, с бурой тонкой оболочкой. Базидиоспоры шаровидные, бесцветные или бледно-желтые. Цикл развития проходит на одном растении (однодомные виды) или на разных растениях (двудомные виды).

Melampsora lini (Pers.) Lev. — Мелампсора долгунцовая (рис. 1.27)

Син.: *Melampsora liniperda* (Koern.) Palm., *M. lini* (Shum.) Lev. var. *liniperda* (Koern.).

Возбудитель ржавчины льна.

Спермогонии мелкие, шаровидные, расположены под эпидермисом. Эции находятся на нижней поверхности листьев, не покрыты перидием. Эциоспоры шаровидные, тонкобородавчатые, 21—28 × 10 — 27 мкм. Урединии находятся на обеих сторонах листьев, на стеблях; выступающие из эпидермиса, оранжевые, окруженные перидием. Урединиоспоры шаровидные до эллипсоидальных, тонкобородавчатые, с оранжевым содержимым, 16—27 × 13—18 мкм, парафизы 40—50 мкм дл., головчатые. Телии расположены на обеих сторонах листьев, на стеблях, створках коробочек, сначала красновато-бурые, затем темно-бурые почти черные. Телиоспоры призматические, 56—84 × 7—10 мкм, закругленные с обеих концов, соединенные в коробочки, с тонкой бледно-желтоватой оболочкой. Однодомный вид.

Поражаются листья, стебли и коробочки. Болезнь проявляется в трех формах: 1) ранней весной на всходах обнаруживаются желтовато-коричневые пятнышки и лимонно-желтые пустулы; 2) в период бутонизации и цветения на листьях, стеблях и чашелистиках появляю-

ся мелкие выпуклые ржаво-оранжевые пустулы; 3) после цветения и старения тканей на стеблях, плодоножках и коробочках под эпидермисом образуются продолговатые плотные черные с глянцевым оттенком блестящие коростинки. Оптимальная температура для развития урединиоспор 18—22 °С, для развития телиоспор 11—12,5 °С.

Источник инфекции — телиоспоры, образующиеся на отмерших растительных остатках.

Болезнь приводит к снижению урожая семян на 8—10 %, к снижению качества льноволокна на 4—10 номеров, а если заболевание осложняется фузариозом (фузариозом по ржавчине), то урожай семян уменьшается в 2,6 раза, а выход длинного волокна в 2,7 раза.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

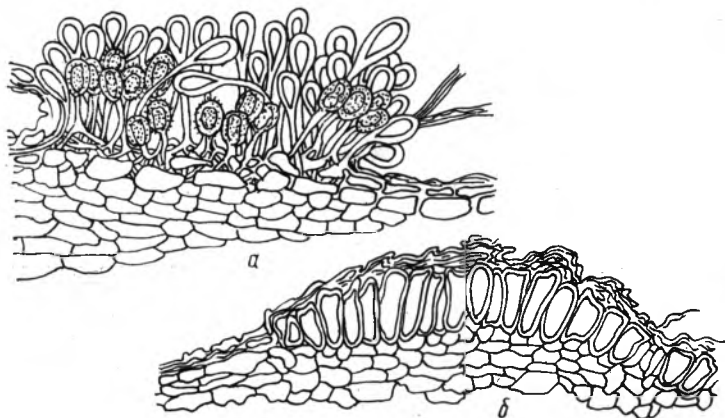


Рис. 1.27. *Melampsora lini*:

а — урединиоспоры; б — телиоспоры [44]

Меры борьбы: уничтожение растительных остатков после уборки урожая; опрыскивание всходов 1 %-ной бордоской жидкостью; протравливание семян перед посевом тиагамом или фентиурамом (1,5 кг/т) и др. [27, 28, 42, 44, 55]

***Melampsora allii-populina* Kleb. — Мелампсора луко-тополевая**

Син.: *Saeoma alliorum* Lk pr. p.

Возбудитель ржавчины листьев лука и чеснока.

Спермогонии расположены под эпидермисом, глубоко погруженные. Эции находятся на листьях и стеблях, на светло-желтых пятнах, обычно в группах, ярко-оранжево-красные. Эциоспоры шаровидные, овально-шаровидные, немного угловатые, 17—23 × 14—19 мкм, оболочка около 2 мкм толщ., покрытая низкими бородавочками. Урединии расположены большей частью на нижней стороне листьев, круглые, выпуклые, ярко-оранжево-красные. Урединиоспоры, обычно булавовидные, реже овальные, 24—38 × 11—18 мкм, с оболочкой 2—4 мкм толщ., с редко расположенными бородавочками. Телии расположены под эпидермисом, преимущественно на нижней стороне листа, одиночные или в группах, черно-бурые. Телиоспоры неправильно призматические, на концах закругленные, 35 — 60 × 6 — 10 мкм, со светло-бурой оболочкой. Эциостадия проходит на луке репчатом и чесноке посевном, уредо- и телиостадия — на тополях.

Источник инфекции — телиоспоры, сохраняющихся на пораженных остатках и луковицах многолетних видов лука.

Болезнь приводит к сокращению урожая и снижению товарного качества лука и чеснока.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: уничтожение растительных остатков; при появлении первых признаков болезни обработка растений 1 %-ным раствором бордоской жидкости или 0,4 %-ной суспензией цинеба (2,4 кг/т). [41]

Род *Cronartium* Fr. — Кронарций

Спермогонии плоские, без парафиз, расположены под эпидермисом. Спермации выделяются с капельками жидкости через отверстие в перидерме. Эции крупные, с пузыревидным перидием, состоящим из 2—3 клеток. Эциоспоры в цепочках, с толстой оболочкой. Урединии покрыты полушаровидным перидием с устьищем у вершины. Урединиоспоры одиночные, на ножке, шиповато-бородавчатые. Телии в виде колонок, под поверхностью листа. Телиоспоры одноклеточные, образуют плотно соединенные ряды, прорастают сразу после образования в четырехклеточную базидию. Базидиоспоры шаровидные.

В стадии уредо- и телиоспор виды трудноотличимы, четче — в стадии эциев. Представители этого рода паразитируют на древесных и кустарниковых породах. [21, 27, 28, 44, 55]

***Cronartium ribicola* Dietr. — Кронарций смородиновый** (рис. 1.28)
Син.: *Peridermium strobis* Kleb.

Возбудитель ромбовидной ржавчины смородины и крыжовника, пузырчатой ржавчины кедра.

Спермогонии плоские, 2—3 мм, неправильной формы, развиваются под пузыревидно выпуклой перидермой. Спермации выходят через разрыв коры вместе со сладкой жидкостью. Эции находятся на слегка утолщенных частях ветвей и стволов, прорываются из-под коры. Эциоспоры от яйцевидных до эллипсоидальных, 22—29 × 18—20 мкм (в среднем 24 × 18 мкм), с бесцветной оболочкой, частично покрытой палочковидными бородавочками. Урединии расположены группами на нижней стороне листьев, окружены перидием и эпидермисом. Урединиоспоры эллипсоидальные, 21—25 × 3—18 мкм, с бесцветной оболочкой, покрытой шипиками, и с оранжево-желтым содержимым. Телии образуются на нижней стороне листьев, цилиндрические, до 2 мм дл., оранжево-желтые, затем желтовато-бурые. Телиоспоры продолговатые или цилиндрические, одноклеточные, 30—60 × 11—16 мкм; прорастают в августе — сентябре.

Урединио-, телио- и базидиоспоры развиваются на смородине и крыжовнике, спермогонии и эции — на сосне Веймутовой и кедре сибирском.

Гриб поражает листья смородины и крыжовника, стволы и ветви сосны. Базидиоспоры заражают молодые ветки сосны. В июле следующего года на зараженных местах выступают спермогонии, выделяя жидкость со спермациями. Эции появляются на смородине на следующий год, весной. Часть веток, расположенных выше поврежденного места, засыхают. Поражаются и отмирают молодые сосны. Эциоспоры разносятся ветром и заражают листья смородины и крыжовника, на которых образуются урединиоспоры. В месте их образования, на верхней стороне листьев, возникают хлоротические пятна с урединиями. Со временем вся нижняя поверхность листа покрывается оранжевыми урединиями и бурыми роговидными выростами — телиоспорами. Листья засыхают и преждевременно опадают.

Источник инфекции — мицелий гриба, который сохраняется в древесине хвойных пород много лет.

Болезнь приводит к незначительным потерям урожая смородины и крыжовника.

Распространение: Дальний Восток, Сибирь, европейская часть СССР.

Меры борьбы: профилактические (не разбивать плантации смородины и крыжовника вблизи насаждений сосны Веймутовой и кедра сибирского). [27, 28, 41, 44, 51]

Семейство *Russiniaceae* — Пущининовые

Род *Uromyces* Lk. — Уромиксы

Спермогонии образуются на верхней стороне листьев, имеют парафизы. Эции большей частью расположены на нижней стороне листьев, с перидием. Эциоспоры шаровидные, овальные. Урединии находятся обычно на нижней стороне листьев, рассеянные или группами, с парафизами или без них. Урединиоспоры по одной на ножке, с шиповатой или бородавчатой оболочкой, имеют ростковые поры. Телиоспоры, в отличие от других родов ржавчинных грибов, одноклеточные, на ножках. Урединио- и телиоспоры собраны в ложе. Телиоспоры освобождаются из лож вместе с ножкой.

Виды рода могут быть однодомными или двудомными паразитами, с полным или неполным циклом развития. Паразитируют чаще всего на растениях семейства бобовых [21, 44]

Uromyces betae (Pers.) Lev. — Уромикса свеклы

Возбудитель ржавчины листьев сахарной свеклы.

Спермогонии образуют мелкие группы, округлые, около 150 мкм в диам. Эции расположены на нижней стороне листьев на желтоватых пятнах. Эциоспоры угловато-шаровидные, 16—25 × 15—20 мкм, оранжево-желтые. Урединии образуются на обеих сторонах листьев, расположены по кругу, покрыты эпидермисом, по мере созревания порошашие, коричневые. Урединиоспоры ржаво-красные, шаровидные, овальные, 21—35 × 16—24 мкм, с шиповатой оболочкой. Телии плотные, темно-бурые. Телиоспоры шаровидные, обратнойцевидные, на верхушке с ростковой порой, ножка короткая, бесцветная.

Поражает также кормовую свеклу. Заражаются растения первого и второго года жизни. Болезнь проявляется поздней весной или в начале лета на молодых листьях в виде оранжевых округлых пятен 2—6 мм в диам. Затем в местах пятен на верхней стороне листа появляются мелкие светло-коричневые точки (спермогонии), а на нижней — ча-

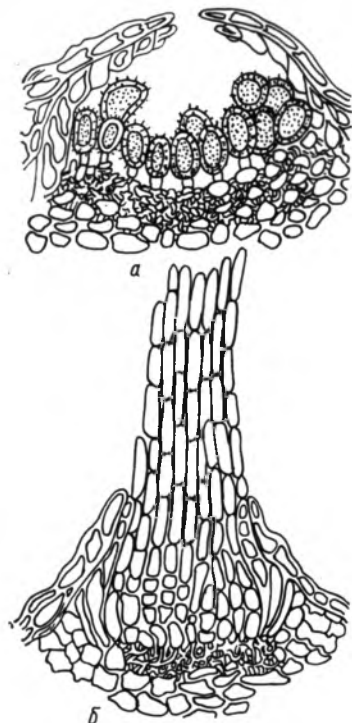


Рис. 1.28. *Cronartium ribicola*:
а — урединиоспоры; б — телиоспоры
[44]

шечковидные эции. В июне на листьях формируются мелкие желтовато-бурые урединии. Со временем они появляются также на черешках, стеблях высадков и даже на клубочках семян. К осени в местах поражения образуются коричневые или черные телии.

За период вегетации гриб может давать несколько генераций урединий с урединиоспорами, чему способствует теплая влажная погода. Инкубационный период от заражения до появления нового поколения урединиоспор при температуре 16—22 °C длится 8—17 дней.

Источник инфекции — семена, а также телиоспоры, которые сохраняются на головках маточной свеклы у основания черешков, остающихся не срезанными при очистке корнеплодов.

Болезнь приводит к преждевременному отмиранию листьев, снижению урожая корнеплодов на 5—7 % и семян, уменьшению сахаристости на 0,1—0,3 %.

Распространение: повсеместно, в районах возделывания.

Меры борьбы: уничтожение растительных остатков; соблюдение севооборота; протравливание семян препаратами, применяемыми против корнееда сахарной свеклы; при появлении урединий опрыскивание 1 %-ным раствором бордоской жидкости или суспензиями купрозана (2,4—3,2 кг/га), купроцина (3,2 кг/га), хлорокиси меди (3,2—4 кг/га) [41, 44]

Uromyces pisi (Pess.) Schroet. — Уромицес гороха

Возбудитель ржавчины гороха и чины.

Спермогонии и эции расположены на нижней стороне листьев. Эциоспоры шаровидные, эллипсоидальные, 16—22 × 14—18 мкм, с оранжевым содержимым. Урединии образуются на обеих сторонах листьев, чаще на нижней, после разрыва эпидермиса порошащие, коричневые. Урединиоспоры шаровидные, эллипсоидальные, 21—26 × 18 × 21 мкм, с желто-коричневой оболочкой, с мелкими бородавочками. Телии бурые до черных. Телиоспоры шаровидные, овальные, яйцевидные, 20—30 × 16—22 мкм, густо мелкобородавчатые, на вершине с ростковой порой, ножка бесцветная, короткая, ломкая.

На листьях, стеблях и бобах образуются пустулы различной окраски в виде подушечек. Гриб двудомный. На бобовых развивается урединио- и телиостадия, а на видах молочная — спермогонии и эции.

Источник инфекции — базидиоспоры и мицелий, сохраняющиеся на растительных остатках бобовых и промежуточном растении — молочае. Развитию болезни способствуют избыток азота в почве, повышенная влажность воздуха и температура 20—25 °C. В течение вегетации гриб может дать несколько поколений урединиоспор.

Болезнь приводит к потере 30 % и более урожая.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: опрыскивание растений коллоидной серой; борьба с сорняками (молочаем); соблюдение севооборота. [39, 41, 44, 51]

Uromyces striatus Schroet. — Уромицес полосчатый

Син.: *Uromyces medicaginis* Pass., *U. medicaginis-falcatae* (DC.) Wint.

Бледно-коричневые урединиоспоры расположены на обеих сторонах листьев, порошащие, мелкие, шаровидные, 18—23 × 16—20 мкм, покрыты оболочкой с редкими шипиками, имеющей 4 ростковые поры. Телиоспоры эллипсоидальные или обратояйцевидные, со светлой бурой оболочкой, 18—24 × 14—20 мкм, с одной верхушечной ростковой порой, покрытые извилистыми продольными тонкими бороздками, являющимися отличительным видовым признаком.

Гриб двудомный. Урединио- и телиостадия проходят на видах люцерны и клевера, эциостадия — на молочае. Эции образуются на ниж-

ней стороне листьев в виде ярко-оранжевых подушечек. Эциоспоры распыляются за 2—3 недели до отмирания побегов молочая. Они зимуют на корневищах молочая. Весной из них развиваются карликовые неразветвленные побеги с утолщенными листьями, на которых вновь образуются эции.

Гриб поражает все виды люцерны. Болезнь проявляется в конце июня — начале июля в виде бурых пылящих урединий на листьях и стеблях, цветоножках, плодах. К концу вегетации образуются черные телии.

Развитию болезни способствует повышенная влажность, особенно в условиях орошения.

Источник инфекции — мицелий на зимующих растительных остатках, урединиоспоры (в южных районах).

Болезнь приводит к потере 30—60 % урожая семян.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: такие же, как против уромницеса гороха. [39, 41, 44, 51, 54]

Uromyces trifolii-repentis (Cast.) Liro — Уромницес ползучего клевера
Возбудитель ржавчины клевера.

Урединии мелкие, расположены обычно на нижней стороне листьев или на черешках, коричневые. Урединиоспоры шаровидные, $20\text{--}26 \times 18\text{--}20$ мкм, с желтой шиповатой оболочкой, с 2—4 экваториальными ростковыми порами. Телии образуются на нижней стороне листьев и черешках, черно-бурые, сливающиеся в сплошные пятна.

Источник инфекции — телиоспоры и урединии, остающиеся на растительных остатках и живых листьях.

Болезнь приводит к потере до 30 % урожая сена, снижению в нем содержания протеина, глюкозы, сахара и крахмала; к снижению урожая семян на 70—85 %.

Распространение: повсеместно в местах произрастания.

Меры борьбы: такие же, как и против других возбудителей ржавчины. [39, 41, 44, 51, 55]

Род *Puccinia* Pers. — Пукциния

Самый крупный род в порядке ржавчинных грибов. Включает однодомные и двудомные виды, с полным или неполным циклом развития.

Спермогонии погруженные, кувшинковидные, с парафизами. Эции с перидием. Урединиоспоры по одной на ножке. Телиоспоры двухклеточные, сидящие по одной на бесцветной ножке, с одной ростковой порой в каждой клетке. Урединио- и телиоспоры собраны в урединии и телии, иногда окруженные парафизами.

Виды этого рода вызывают ржавчину злаковых культур. [21, 44]

Puccinia graminis Pers. — Пукциния злаковая, стеблевая (линейная) ржавчина злаков

Возбудитель стеблевой (или линейной) ржавчины злаковых.

Спермогонии развиваются на барбарисе и магонии. Они расположены на верхней стороне листьев, темно-желтые. Эции находятся на нижней стороне листьев, реже на черешках, зеленых веточках или плодах, с цилиндрическим или чашечковидным перидием. Эции образуют округлые или продольные группы. Эциоспоры шаровидные, $14\text{--}16$ мкм в диам., с бесцветной, очень мелкобугорчатой оболочкой, с желтым содержимым. Распыляясь, эциоспоры попадают на растения и прорастают, преимущественно на влагалищах листьев и на стеблях, образуя мицелий, на котором формируются кофейно-желто-коричневые, удлиненные, нередко сливающиеся, до 10 мм дл., пылящие урединии. Урединиоспоры эллипсоидальные или продолговато-яйцевидные, жел-

тые, шиповатые, $21-42 \times 13-24$ мкм, с 4 экваториально расположенными ростковыми порами. Телии от черно-бурого до черного цвета, обнаженные. Телиоспоры удлинненно-булавовидные с одной верхушечной порой, двухклеточные, гладкие, с темно-бурой оболочкой, с удлинненной желтоватой ножкой.

Поражает пшеницу, овес, рожь, ячмень и др. культуры (более 300 видов).

Болезнь проявляется обычно на ранних посевах озимых или поздних посевах яровых в появлении на стеблях, листовых влагалищах, колосковых чешуях и на остях (иногда) ржаво-бурых, продолговатых, линейных, часто слитых между собой, пылящих подушечек-урединий. В период вегетации растений грибок может дать несколько генераций урединиоспор (при 20°C развитие одной генерации происходит за 7 дней). К концу вегетации на тех же органах образуются телии с телиоспорами.

Источник инфекции — телиоспоры на пораженных остатках растений или урединии в озимых культурах.

Болезнь приводит к полеганию посевов, «истеканию» зерна, к потерям 60—70 % урожая.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: внесение повышенных доз фосфорно-калийных удобрений в сочетании с микроэлементами; выращивание устойчивых сортов; протравливание семян гранозаном с красителем (1,5—2 кг/т), меркурбензолом или меркургексаном (по 2 кг/т), витаваксом и фундазолом (по 3 кг/т); очистка семян от урединиоспор перед посевом. [2, 9, 19, 27, 28, 39, 41, 44, 51, 55]

Puccinia glutarum Eriks. et Henn. — Пукциния чешуйная

Син.: *Puccinia striiformis* West.

Возбудитель желтой ржавчины злаковых.

Однодомный возбудитель имеет только урединию- и телиостадию. Урединии лимонно-желтые, расположенные рядами на чешуйках на нижней стороне листьев. В отличие от других видов хлебных ржавчин они прикрыты эпидермисом. Урединиоспоры шаровидные, оранжевые, $17-30 \times 15-20$ мкм, с мелкими шипиками. Телии расположены правильными параллельными рядами, темно-бурые, окружены бурыми согнутыми парафизами. Телиоспоры двухклеточные, удлинненные, булавовидные, часто неправильной формы, со скошенной притупленной верхушкой, $30-40 \times 24-26$ мкм, с короткой ножкой, с желтым содержимым.

На листовых пластинках, влагалищах и стеблях злаков появляются лимонно-желтые, мелкие, расположенные продольными рядами пустулы с урединиоспорами. Иногда они размещаются группами, образуя на листьях пятна с хлоротической каймой. К осени в местах поражений развиваются темно-бурые телии, образующие тонкие черно-коричневые полосы.

Весной болезнь сначала развивается на нижних, а позже и на верхних листьях. Во время цветения или молочной спелости листья желтеют, усыхают и опадают. Особенно опасно поражение колоса, вследствие чего зерно наливается плохо, становится щуплым и легко-весным.

Особенность *P. glutarum* — способность развивать диффузный мицелий (т. е. продолжать рост на некотором расстоянии от места внедрения).

Урединиоспоры прорастают при высокой влажности воздуха (около 100 %) и температуре $1-25^{\circ}\text{C}$ (оптимум $11-13^{\circ}\text{C}$).

Поражает 23 вида растений из семейства злаковых; из культурных видов — пшеницу, ячмень, рожь.

Источник инфекции — урединии, развивающиеся и зимующие на пшенице и диких злаках.

Распространение: повсеместно в районах возделывания; наибольший вред причиняет в нечерноземной зоне.

Меры борьбы: такие же, как против твердой головки пшеницы.

***Puccinia coronata* Cda — Пукция короначатая**

Син.: *Puccinia lolii* Niels, *P. coronifera* Kleb.

Возбудитель корончатой ржавчины злаковых.

Гриб двудомный. Спермогонияльная и эциальная стадии — на крушине слабительной, урединии- и телиостадии образуются на различных видах овса. Урединии расположены большей частью на верхней поверхности листьев, светло-оранжевые, с булавовидными парафизами. Урединиоспоры шаровидные, продолговатые, $24-27 \times 17-21$ мкм,

мелкошиповатые. Телии находятся преимущественно на нижней поверхности листьев. Телиоспоры бурые, двухклеточные, разнообразные по форме, $35-60 \times 12-25$ мкм, с ножкой. Верхняя клетка сверху имеет 1-8 выростов, напоминающих корону (отсюда и название болезни).

Поражает злаки 253 видов, имеет много биологических форм. Болезнь проявляется во второй половине лета, обычно после колошения или к моменту налива зерна. На верхней стороне листьев образуются рассеянные оранжевые подушечки до 0,5 мм в диам. При сильном поражении они сливаются в пятна неопределенной формы. Симптомы заболевания появляются примерно через 2 недели после заражения. Через 7-10 дней после уредостадии вокруг урединий или в других местах образуются черные блестящие телии в виде черных, прикрытых эпидермисом полос. Оптимальная температура воздуха для развития болезни $18-22^{\circ}\text{C}$.

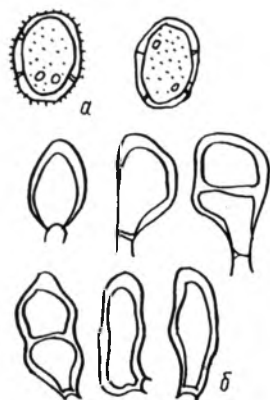


Рис. 1. 29. *Puccinia hordei*:
а — урединиоспоры; б — телиоспоры [44]

Источник инфекции — эции, развивающиеся на крушине слабительной.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: уничтожение растительных остатков и сорняков, особенно овсюга; соблюдение севооборота; выращивание устойчивых сортов злаков и др. [2, 9, 21, 27, 28, 39, 41, 44, 51, 55]

***Puccinia hordei* Oth. — Пукция ячменя (рис. 1.29)**

Син.: *Puccinia simplex* (Koern.) Eriks. et Henn., *P. anomala* Rostr.

Возбудитель карликовой ржавчины ячменя.

Гриб двудомный. Спермогонии и эции образуются на птицемлечнике, урединии- и телиоспоры — на ячмене.

Урединии мелкие, разбросаны на верхней поверхности листьев, желто-коричневые. Урединиоспоры шаровидно-эллипсоидальные, желтые, с шипиками, $20-30 \times 17-22$ мкм, с 8-10 ростковыми порами. Телии расположены на нижней поверхности листьев, покрыты эпидермисом, мелкие, черные. Телиоспоры отличаются по форме от других видов рода: они несимметричные, неправильной формы, одноклеточные, $24-25 \times 14-28$ мкм, либо двухклеточные, $30-55 \times 14-24$ мкм, на короткой ножке.

Поражает только ячмень.

На яровом ячмене болезнь проявляется в начале молочной и даже восковой спелости, на озимом — на всходах. На листьях и их влагалищах образуются мелкие, светло-желтые урединии. В конце лета на нижней стороне листьев проявляются мелкие черные телии. Урединиоспоры прорастают при температуре 10—25 °С (оптимум 15—18). Инкубационный период составляет 4—11 дней. За лето гриб дает несколько поколений урединиоспор.

Источник заражения — урединиоспоры, зимующие на озимом ячмене и всходах.

Болезнь приводит к потере 5—7 % урожая.

Распространение: повсеместно в районах возделывания; в большей степени на Украине, в Белоруссии, на Северном Кавказе, в Казахстане и на Дальнем Востоке.

Меры борьбы: такие же, как против *P. graminis*. [2, 9, 21, 27, 28, 39, 41, 44, 51, 55]

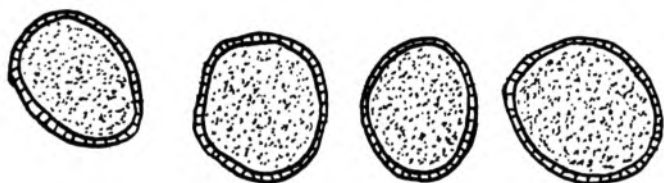


Рис. 1.30. *Puccinia helianthi*: эуриоспоры [44]

***Puccinia maydis* Bereng.— Пукция кукурузы**

Син.: *Puccinia sorghi* Schev.

Возбудитель ржавчины кукурузы.

Двудомный гриб. Спермогонии и эции образуются на кисточке, урединии и телии — на кукурузе. Урединии расположены на обеих поверхностях листьев, покрыты эпидермисом. Урединиоспоры шаровидно-эллипсоидальные, бледно-бурые, мелкошиповатые, 24 — 32 × 20 — 28 мкм, с 3—4 ростковыми порами. Телии расположены вдоль центральной жилки листа, черные, прорывающиеся из-под эпидермиса. Телиоспоры продолговатые, булабовидные, двухклеточные темно-коричневые, 28 — 48 × 13 — 25 мкм, с бурой длинной и толстой ножкой.

На листьях, иногда на стеблях, во второй половине вегетации появляются мелкие округлые желтовато-коричневые или бурые пустулы, прикрытые эпидермисом, при разрыве которого обнажаются урединиоспоры. Они дают 2—3 поколения в сезон. К концу вегетации образуются телии очень темного цвета, сливающиеся и образующие продольные полосы. Урединиоспоры прорастают при температуре 4—34 °С (оптимум 17—18) и высокой влажности воздуха. Инкубационный период составляет 5—8 дней.

Источник заражения — урединиоспоры, зимующие на пораженных листьях кукурузы, и телиоспоры, сохраняющиеся в почве.

Распространение: Закавказье, Черноморское побережье Кавказа, западные районы УССР.

Болезнь приводит к преждевременному усыханию листьев, недоразвитости початков, шуплости зерна.

Меры борьбы: такие же, как против *P. graminis*. [27, 28, 39, 44, 55]

***Puccinia helianthi* Schwein. — Пукция подсолнечника (рис. 1.30)**

Возбудитель ржавчины подсолнечника.

Гриб однодомный. Весь цикл развития проходит на подсолнечнике. Спермогонии желтоватые. Эции расположены группами, чаше-

видные. Эциоспоры эллипсоидальные, $21 - 28 \times 18 - 21$ мкм, мелко-бородавчатые, с оранжевым содержимым. Урединии находятся на нижней поверхности листьев, пылящие. Урединиоспоры яйцевидно-шаровидные, светло-коричневые, $23 - 34 \times 17 - 26$ мкм. Телии расположены на нижней, реже на верхней поверхности листьев, темно-бурые. Телиоспоры эллипсоидально-яйцевидные двухклеточные, слегка перетянутые $35 - 63 \times 20 - 28$ мкм, на крепких бесцветных ножках.

Весной на семядолях и первых настоящих листьях подсолнечника появляются оранжевые выпуклые пятна. Спермогонии развиваются на верхней поверхности листьев, эции — на нижней. Часто вместо эций образуются урединиоспоры. Летом развиваются урединии в виде ржаво-бурых подушечек, покрывающих при сильном развитии болезни почти сплошь молодые стебли и листья, которые засыхают, скручиваются. Растение прекращает рост или погибает. Урединиоспоры дают несколько поколений за сезон. К концу вегетации растений (в середине июля) на месте урединий развиваются телии.

Источник инфекции — телиоспоры, зимующие в почве на растительных остатках или семенах подсолнечника, а также на сорняке — дурнишнике.

Болезнь приводит к уменьшению размеров корзинки на 7,5—16 %, урожая семян на 14—38 %, массы семян на 10—19 %, содержания масла на 4—12 %.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: такие же, как против *P. graminis*. [39, 41, 51]

***Ruscinia allii* (DC.) Rudolph. — Пукция лука**

Возбудитель ржавчины лука репчатого.

Гриб однодомный. Весь цикл развития проходит на одном растении. Урединии находятся на листьях и стеблях. Урединиоспоры шаровидно-эллипсоидальные, мелкошиповатые, $18 - 32 \times 18 - 24$ мкм, желтые. Телии имеют вид темных, прикрытых эпидермисом полос. Телиоспоры двухклеточные, продолговато-булавовидные, с утолщенной оболочкой, слегка перетянутые, гладкие, $36 - 80 \times 17 - 30$ мкм, на очень короткой ножке.

Поражает также порей и чеснок посевной.

На пораженных листьях образуются светло-желтые, слабывпуклые подушечки, состоящие из эций с эциоспорами, позже — из урединий с урединиоспорами. В конце вегетации они темнеют вследствие образования телий с телиоспорами. При сильном поражении листья засыхают.

Источник инфекции — телиоспоры, зимующие на пораженных растительных остатках и многолетних видах луков.

Болезнь приводит к снижению товарных качеств зеленого лука, уменьшению урожая.

Источник инфекции — телиоспоры, зимующие на растительных остатках в почве, или мицелий в луковичах.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: соблюдение агротехники; обработка растений 1 %-ной бордоской жидкостью. [39, 41, 44, 55]

КЛАСС DEUTEROMYCETES (FUNGI IMPERFECTI) — ДЕЙТЕРОМИЦЕТЫ

Вегетативное тело в виде разветвленного многоядерного, с перегородками, мицелия. Бесполое размножение осуществляется конидиями или оидиями, образующимися в результате распада гиф на отдельные клетки. У некоторых дейтеромицетов конидиальное спороношение отсутствует, такие виды образуют склероции, или существуют в виде стерильного мицелия. Половой процесс отсутствует; весь жизненный цикл дейтеромицетов проходит в гаплоидной стадии. Мицелий несовершенных грибов гетерокариотичен, т. е. содержит генетически различные ядра. Он образуется либо в результате гетерокариозиса (анастомозирования гиф мицелия с генетически различными ядрами или мутаций в отдельных ядрах мицелия), либо в результате парасексуального процесса — диплоидные ядра гаплоидизируются вследствие утраты ими хромосом. Наличие этих двух процессов приводит к значительной гетерогенности этого класса.

В ряде случаев дейтеромицеты являются конидиальной стадией (анаморфой) совершенных грибов (сумчатых, базидиомицетов).

Способы образования конидиального спороношения у дейтеромицетов разнообразны: конидии формируются непосредственно на вегетативном мицелии путем его деления (фрагментации), или почкованием, но наиболее типичным является образование конидий на специализированных, нередко сложно устроенных ответвлениях гиф вегетативного мицелия — конидиеносцах, морфологически отличающихся от стерильных гиф вегетативного мицелия. Конидии образуются на конидиеносцах одиночно или в виде цепочек, либо головок. У одних видов конидиеносцы развиваются на гифах, у других — на плотном сплетении вегетативных гиф — *строме*, образуя спородохии, пионноты, спороложа, часто в виде подушечек. Конидиеносцы могут развиваться также в плодовых телах, снабженных оболочкой (перидием), образуя так называемые пикниды или псевдопикниды. Различают следующие типы агрегации конидиеносцев.

Коремии — соединенные в пучки, вертикально расположенные или тесно сросшиеся (часто вместе со стерильными гифами) конидиеносцы. Конидии образуются на верхушке конидиеносцев или их ответвлений. Иногда конидии в виде головок располагаются на всей поверхности коремиев, или только у их вершины.

Спородохии — скопление коротких, часто разветвленных конидиеносцев в виде подушечек на поверхности выпуклого сплетения гиф или на *строме*.

Пионноты — сплошной слизистый слой слившихся спородохиев на поверхности рыхлого мицелия. В спородохиях и пионнотах образуются обычно однотипные конидии, покрытые слизью.

Спороложа (ложе, ацервулы) — плотный слой коротких конидиеносцев, почти не ветвящихся, расположенных на поверхности плоского сплетения гиф. Они напоминают спородохии, но отличаются от них тем, что конидиеносцы образуют плотный слой не на выпуклой *строме*, а на более или менее плоском сплетении гиф. Обычно спороложа погружены в ткань растения, прикрыты кутикулой, эпидермисом или перидермой растения-хозяина. После созревания конидий покрытие прорывается и конидии в слизи выступают наружу. На поверхности ложа видны слизистые капли розового, кремового, оранжевого, белого или черного цвета (окраска спор).

Пикниды — тесно скученные многочисленные конидиеносцы, формирующиеся сначала на воздушном мицелии, в *строме* или на *строме*.

Они развиваются в ткани растения-хозяина под кутикулой или эпидермисом, а затем прорывают ее и выступают наружу.

Пикниды — наиболее сложные конидиальные структуры. Они имеют шаровидную или кувшиновидную форму, окружены плотным светлым или темным перидием с узким отверстием (порусом), которое вытянуто в сосочек или удлинённый хоботок. Внутри пикниды располагаются плотным слоем короткие или разветвленные конидиеносцы. Иногда пикниды располагаются группами и, срастаясь, образуют сложные многокамерные споровместилища. Пикниды бывают мягкими и твердыми, окрашенными, светлыми или темными. **Пикноспоры**, или **стилоспоры**, образуемые внутри пикниды, обычно покрыты слизью. Они выходят наружу через устье или трещинки в перидии. Они одно-, двух- или многоклеточные, некоторые с придатками или ресничками, светлые или окрашенные.

По форме конидии дейтеромицетов весьма разнообразны: цилиндрические, шаровидные, овальные, яйцевидные, эллипсоидальные, продолговатые, грушевидные, булабовидные, серповидные, нитевидные, спирально изогнутые, звездчатые и т. п. Оболочка их бывает гладкой, шероховатой, шиповатой, бородавчатой, щетинистой.

Различают конидии одноклеточные, двух- и многоклеточные, разделяющиеся одной или несколькими поперечными, а иногда и продольными, перегородками, бесцветные или окрашенные.

По способу образования конидий выделяют следующие их типы.

Бластоспоры — конидии, развивающиеся, как почки, на поверхности спорогенной клетки прямо на гифе или на коротких зубчатых отростках. Конидиеносец при этом или удлиняется или же апикально утолщается и покрывается зубчиками (тип: роды *Cladosporium* и *Monilia*). Бластоспоры могут продуцировать новые бластоспоры на апексах, формируя акропетальные цепочки конидий, простые или разветвленные.

Фиалоспоры — конидии, развивающиеся на фиалидах. Фиалида — конечная одноклеточная спороносящая веточка сложного конидиеносца, обычно бутылковидная, расширенная у основания, с узкой длинной шейкой, на верхнем конце с воротничком или без него. Фиалоконидии на верхушке фиалиды расположены цепочками или головками, склеенными слизью (тип: роды *Fusarium*, *Phialophora* и *Cylindrocarpum*).

Артроспоры — одиночные конидии или их ветвящиеся цепочки, образуемые путем деления спорогенной гифы конидиеносцев. Они могут также возникать эндогенно внутри спорогенной гифы и тогда имеют цилиндрическую форму (тип: род *Geotrichum* — экзогенный, род *Thielaviopsis* — эндогенный).

Алейроспоры, или хламидоспоры, — терминальные, боковые или интеркалярные выпячивания конидиеносцев или гиф, отделяющиеся от материнской клетки одной или двумя перегородками. Устойчивы и функционируют как покоящиеся споры (тип: род *Trichocladium*).

Пороспоры — конидии, имеющие толстую оболочку, образуются одиночно или группами и развиваются через мелкие одиночные или многочисленные поры в стенках конидиеносца.

Тип: роды *Drechslera*, *Alternaria*, *Curvularia*.

Радуласпоры — конидии, которые развиваются на маленьких стеригмах, образуемых на кончике конидиеносца или же на интеркалярных вздутых (тип: род *Beauveria*). [32]

Среди дейтеромицетов известны как сапротрофы, обитающие в воде, почве, на растительных и животных остатках, так и паразиты, развивающиеся на высших растениях, реже на животных. Дейтеромицеты являются причиной многочисленных болезней сельскохозяйственных

культур, приводящих к большим потерям урожая. Развиваясь на зерне и других продуктах питания, отдельные виды выделяют токсины, которые могут вызывать тяжелые отравления при использовании этих продуктов в пищу человеком или при кормлении ими животных.

Класс *Deuteromycetes* делится на четыре порядка: *Mycelia sterilia*, *Moniliales*, *Melanconiales* и *Sphaeropsidales*. *Mycelia sterilia* — группа грибов, характеризующаяся наличием стерильных гиф и отсутствием какого-либо спороношения. Известно около 200 видов этого порядка, принадлежащих к 50 родам. У некоторых представителей установлена связь с аскомицетами и базидиомицетами.

Moniliales — наиболее крупный и разнообразный в морфологическом отношении порядок, объединяющий виды с одиночными и собранными в коремии и спородохии конидиеносцами. Он разделен на четыре семейства: *Moniliaceae* — с одиночными светлыми конидиеносцами и конидиями; *Dematiaceae* — с одиночными, но темными конидиеносцами и конидиями; *Stilbellaceae* — с конидиеносцами, соединенными в коремии; *Tuberculariaceae* — с конидиеносцами, собранными в спородохии.

У представителей порядка *Melanconiales* конидиеносцы собраны в спороложу. У представителей порядка *Sphaeropsidales* конидии (*стигматоспоры*) развиваются в пикнидах, которые морфологически близки к перитециям и апотециям аскомицетов.

Известно около 30 тыс. видов дейтеромицетов. [4, 6, 21, 35, 44, 64, 66]

ПОРЯДОК MYCELIA STERILIA (AGOMYCETALES) — СТЕРИЛЬНЫЕ МИЦЕЛИИ

Род *Rhizoctonia* DC. — Ризоктония

Мицелий развивается в субстрате или на его поверхности в виде войлочных шнуров буровато-фиолетового цвета. На гифах образуются цепочки утолщенных, не распадающихся клеток. Склероции темные, плоские, неправильной формы.

Среди представителей рода есть сапрофиты и паразиты растений — возбудители опасных заболеваний. [6, 8, 44]

Rhizoctonia solani Kuhn. — Ризоктония пасленов

Возбудитель бурой и сухой гнили, или ризоктониоза.

Мицелий образует сплетения и черные склероции, крепко приросшие к субстрату, на подземных органах растений. Гифы коричневые, местами бесцветные, 6—10 мкм толщ.

Телеоморфа — *Pellicularia filamentosa* Sprague.

Факультативный паразит. Склероции зимуют в почве и на растительных остатках. Болезнь развивается на холодных кислых почвах с избыточным увлажнением. Поражает свыше 230 видов однодольных и двудольных сельскохозяйственных растений: картофель, томаты, капусту, редис, свеклу, люцерну, фасоль, люпин, клевер, чечевицу, лен и др.

Заболевание характеризуется образованием на поверхности корней растений бурого плотного налета мицелия и склероций гриба. Пораженная ткань приобретает бурый цвет. Растение погибает.

Ризоктониоз льна проявляется на ранних фазах его развития. Пораженные отростки загнивают и погибают. У пораженных всходов и растений, находящихся в фазе «елочка» корень темнеет, разрушается и растения увядают или постоянно буреют.

При ризоктониозе картофеля на больных ростках (при самой вредоносной форме болезни) появляются коричневые вдавленные пятна.

Ростки чернеют и гибнут до появления их на поверхности почвы. При поражении стеблей у их основания развиваются темно-коричневые сухие, растрескивающиеся и переходящие в язвы пятна, до 1 см, часто охватывающие стебель и образующие перетяжку (сухая язвенная гниль стеблей). Растения желтеют и увядают, начиная с верхушки. При сильном поражении стеблей образуются сидячие воздушные клубни. При заболевании столонов наблюдается их загнивание вместе с зародышевыми клубнями. Корни поражаются реже. На клубнях болезнь проявляется в виде черных коростинки, благодаря которым болезнь получила название «черная ножка», или «черная парша». Коростинки состоят из псевдосклероциев, из которых весной образуются гифы, оплетающие клубень и ростки.

На Дальнем Востоке летом, после смыкания ботвы картофеля, при высокой влажности почвы и воздуха гриб образует телеоморфную стадию. На этой стадии болезнь называется «белая ножка».

Источник инфекции — мицелий и псевдоконидии гриба, которые сохраняются в растительных остатках и клубнях, а также в почве до 6 лет.

Болезнь приводит к изреживанию посевов, потери урожая достигают 30 %.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: соблюдение севооборота; опрыскивание рассады 1 %-ным раствором бордоской жидкости, маточных корнеплодов сахарной свеклы — 0,25 %-ным раствором формалина; протравливание семян ТМТД (8 кг/кг) или фентиурамом (3 г/кг). [9,17,42, 44, 47]

Rhizoctonia aderholdii (Ruhl.) Kolosh. — Ризоктония Адергольда

Один из возбудителей корневой и бурой гнили сахарной свеклы.

Мицелий образует тонковолокнистое бурое сплетение и иногда темно-бурые мелкие склероции. На гифах иногда образуются цепочки похожих на конидии клеток, которые не опадают.

Поражает подземные органы различных растений. На наземных органах развивается на бобах гороха.

Сахарная свекла поражается в фазе проростков. Листья нижнего яруса больных растений чернеют, скручиваются. Корнеплоды покрываются бурым войлочным налетом, распространяющимся на черешки листьев. Ткани пораженных корнеплодов трескаются и полностью гнивают. Развитию болезни способствует жаркая погода.

У хлопчатника вызывает гниль корневой шейки всходов, чаще в фазе первых двух настоящих листьев. Верхушка растения поникает, листья сморщиваются, искривляются, буреют и засыхают. Такая же картина наблюдается и при поражении грибом кенафа, табака, капусты, томатов, огурцов, репы и др.

Источник инфекции — склероции, сохраняющиеся в пораженных растительных остатках.

Болезнь приводит к изреживанию посевов, снижению технологических качеств сырья, снижению урожая на 10—11 %.

Распространение: повсеместно, особенно в орошаемых районах (Средняя Азия).

Меры борьбы: соблюдение севооборота с ротацией сахарной свеклы не ранее чем через 4—5 лет; внесение повышенных (в 1,5 раза) доз калия на фоне азота и фосфора; внесение в почву перед посевом соломы пшеницы и кукурузы; мелиоративные мероприятия.

Rhizoctonia zeae Voorh. — Ризоктония кукурузы

Возбудитель корневой гнили кукурузы.

Склероции погруженные или поверхностные, сначала белые, потом коричневые, с гомогенной структурой, при созревании твердеющие, одиночные, иногда сливающиеся, обильные. Гифы 4—10 мкм толщ.,

сначала бесцветные и зернистые, в старых культурах — красновато-коричневые. [42, 44]

Rhizoctonia violacea Tul. — Ризоктония фиолетовая

Син.: *Rhizoctonia crassorum* (Pers.) DC., *Rh. medicaginis* DC.

Возбудитель красной корневой гнили, или ризоктониоза.

Мицелий в виде шнуров, буровато-фиолетовый. Молодые гифы бесцветные, с возрастом — от фиолетового до буровато-фиолетового цвета, 7—10 мкм толщ. Внутри шнуров — разветвленные гифы с перегородками. На поверхности склероциев клетки гиф более короткие — 30—50 мкм и толще — 12—14 мкм.

Телеоморфа — *Helicobasidium purpureum* (Tul.) Pat.

Поражает различные растения: свеклу, морковь, спаржу, хлопчатник, хмель, люцерну, табак, эспарцет, клевер, виноград, а также сорняки: осот, одуванчик, лебеду, паслен, пастушью сумку и др. Корнеплоды сахарной свеклы ризоктониоз поражает как в период вегетации, так и при хранении.

Болезнь проявляется обычно во второй половине лета в загнивании корнеплодов, начинающемся обычно с хвоста и с боковых корешков. На поверхности корнеплода появляются мелкие красно-фиолетовые точки, погруженные в ткани. В дальнейшем, особенно во влажной почве, образуется густой красно-фиолетовый войлочный налет. Загнившая ткань имеет вид свинцово-серых пятен, которые затем охватывают значительную часть корнеплода. Сухая гниль развивается под покровными тканями на глубине 0,5—1 см. Оптимальная температура для развития болезни 20—30 °С. Заболевание носит очаговый характер.

Источник инфекции — склероции, сохраняющиеся в пораженных растительных остатках и в почве.

Болезнь приводит к гибели до 35 % урожая маточной свеклы.

Распространение: южные районы свеклосеяния.

Меры борьбы: соблюдение севооборота; посев сахарной свеклы после зерновых; мелиорация; агротехнические мероприятия. [41, 42, 51]

Род *Sclerotium* Tode — Склероций

Склероции образуются на вегетативных гифах, шаровидные, удлиненные или неправильной формы, разного размера, с черной или коричневой оболочкой, плотные, внутри белые, одиночные. Некоторые склероции являются стадиями развития сумчатых грибов, для многих соответствующие спороносные стадии еще не обнаружены.

Представители рода являются возбудителями гнилей различных растений.

***Sclerotium bataticola* Taub. — Склероций бататовый**

Возбудитель корневой и стеблевой гнилей или сухого склероциоза.

Склероции образуются на поверхности пораженных корней, 50—150 мкм в диам., внутри пораженных тканей склероции сплюснутые.

Спороносная стадия — *Macrophomina phaseoli* (Maubl.) Ashby. развивается на фасоли.

Поражает кукурузу, картофель, арахис, сахарную свеклу, фасоль, клевер, люцерну и др.

Заболевание развивается в поверхностных тканях корня, преимущественно в верхней части. На корнях появляются сухие серые мелко-растрескивающиеся пятна. Характерный признак заболевания — покраснение здоровой ткани, прилегающей к пораженному участку. Ткань корня становится деревянистой, буреет, впоследствии чернеет. Развитию болезни способствует температура 30—32 °С.

Источник инфекции — склероции, сохраняющиеся на растительных остатках.

Болезнь приводит (в случае сахарной свеклы) к сокращению урожая на 10—15 %, уменьшению сахаристости корнеплодов на 0,5 % и выхода семян на 35—50 %, поражению больших клубней кагатной гнилью.

Меры борьбы: соблюдение севооборота; выбраковка пораженных корнеплодов при уборке маточной свеклы.

Sclerotium cepivorum Berk. — Склеротий лукоядный

Возбудитель сухой гнили лука репчатого.

Склеротии мелкие, шаровидные, собраны группами, черные, внутри белые. Склеротии прорастают только в присутствии питающего растения.

Поражает также чеснок.

Болезнь развивается в период вегетации и при хранении. Листья желтеют и, начиная с кончиков, отмирают. Растение вянет и гибнет. На корнях, чешуйках и донце луковиц образуется белый пушистый мицелий и полуводянистая гниль, на которой формируются мелкие черные склеротии. Развитию болезни способствует температура 15—20 °С и низкая влажность воздуха.

Источник инфекции — склеротии, зимующие в почве.

Болезнь приводит к значительным потерям урожая.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: соблюдение севооборота; протравливание семян ТМТД (6 г/кг), гранозаном (3 г/кг); браковка луковиц перед закладкой на хранение; соблюдение правильного температурного и воздушного режима во время хранения. [6, 8, 41, 44]

Sclerotium rolfsii Sacc. — Склеротий Рольфа

Возбудитель южной склероциальной гнили.

Склеротии округлые или эллипсоидальные, 0,5—0,8 мм шир., легко отделяются от субстрата, гладкие, блестящие, сначала розовые, затем коричневатые, внутри белые.

Поражает пасленовые, тыквенные, крестоцветные культуры.

У больных растений сначала загнивает основание стебля, затем весь стебель и корни. На стеблях образуются перетяжки, листья увядают и засыхают. На пораженных участках развивается белый паутинистый налет мицелия. Оптимальная температура для роста гриба 24—32 °С.

Источник инфекции — склеротии, сохраняющиеся в почве на глубине до 2,5 см.

Болезнь приводит к значительным потерям урожая.

Распространение: повсеместно.

Меры борьбы: такие же, как против *S. bataticola*.

ПОРЯДОК MONILIALES — МОНИЛИАЛЬНЫЕ

Семейство Moniliaceae — Монилиальные

Род *Monilia* Pers. — Монилия

Мицелий ползучий с поперечными перегородками, распространяется внутри субстрата, образуя на его поверхности плотные подушечки. Гифы распадаются на эллипсоидальные или лимоновидные конидии, образующие цепочки.

Представители рода вызывают гниль, или монилиоз, плодовых культур.

Monilia fructigena Pers. — Монилия плодовая (рис. 1.31)

Син.: *Monilia follicola* Woron., *Moniliopsis follicola* (Woron.) Siem., *Monilia pistaciae* Zapromet.

Возбудитель черной гнили, или монилиоза, семечковых и косточковых пород.

Подушечки конидий охряно-желтые, затем бурые, расположенные концентрическими кругами. Конидии яйцевидные и эллипсоидальные, $20-24 \times 12-14$ мкм, образуют цепочки.

Телеоморфа — *Monilinia fructigena* (Aderh. et Ruhl.) Honey. Роль этой стадии в цикле развития гриба незначительна, так как она образуется редко — при очень благоприятных условиях.

Поражает плоды, а также цветы и плодовые веточки груш, яблонь, слив.

На плодах образуются бурые пятна, которые, разрастаясь, покрывают весь плод. На их поверхности формируются розово-оранжевые подушечки спороношения гриба. Плод загнивает. При неблагоприятных для спороношения гриба условиях плоды мумифицируются, чернеют и зимуют на дереве. Листья опадают, кора некротизируется, образуются раковые образования на ветках. Болезнь развивается и в хранилищах. Развитию болезни способствует высокая влажность воздуха.

Источник инфекции — склеротии, сохраняющиеся в мумифицированных плодах.

Болезнь приводит к значительным потерям урожая.

Распространение: повсеместно в местах произрастания.

Меры борьбы: регулярное удаление и сжигание пораженных ветвей; уничтожение сухих мумифицированных плодов; опрыскивание посадок при первых признаках поражения каждые 15—20 дней 1 %-ной бордоской жидкостью или ее заменителями: 0,2 %-ным карпенон ($2-4$ кг/га), 0,4 %-ным поликарбадином или полихолом ($4-8$ кг/га), 0,1 %-ным токсином-М ($1-2$ кг/га), 0,4 %-ным цинебом ($4-8$ кг/га) и др.

Monilia cinerea Bon. — Монилия серая

Син.: *Monilia laxa* Sacc.

Возбудитель серой гнили, или монилиоза, плодовых культур.

Подушечки серые, мелкие, плотные. Конидии чаще лимоновидные, $12-13 \times 9-10$ мкм, сероватые, в длинных цепочках.

Телеоморфа — *Monilia cinerea* (Bonord.) Honey.

Одна из самых распространенных и вредоносных болезней косточковых плодовых пород — черешни, вишни, сливы, абрикоса, персика.

Болезнь проявляется в виде засыхания молодых побегов, цветков, листьев, которые остаются висеть на дереве. Летом пораженные плоды покрываются подушечками серой гнили, затем мумифицируются.

Развитию и распространению болезни способствуют повышенная влажность воздуха и низкие температуры во время цветения.

Источник инфекции, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как для *M. fructigena*.

Известна специфическая форма этого гриба — *f. mali* (Worm.) A. Harrison. — ф. яблоневая, поражающая листья, цветки, молодые завязи яблони и айвы, произрастающих на Дальнем Востоке. [6, 8, 23, 44]

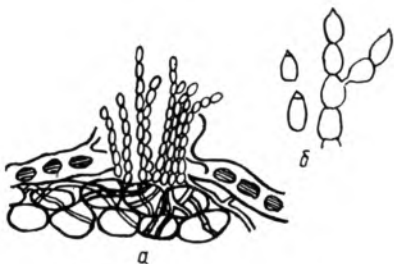


Рис. 1.31. *Monilia fructigena*:

а — мицелий с конидиеносцами в разрезе;
б — конидии [21]

Род *Oospora* Wallr. — Ооспора

Мицелий стелющийся по субстрату, образует подушковидное сплетение. Конидиеносцы отсутствуют. Гифы распадаются на шаровидные, яйцевидные или овальные, бесцветные оидии.

Виды рода — возбудители ооспороза, или бугорчатой парши, апельсин, томатов, кукурузы и других растений.

Oospora pustulans Owen. et Wak. — Ооспора пустульная (рис. 1.32)

Возбудитель бугорчатой парши, или ооспороз, клубней картофеля.

Пустулы округлые, 2—3 мм в диам. Конидии удлинненно-цилиндрические, 6 — 12 × 2 — 2,5 мкм.

Поражаются корни, стебли и столоны. На клубнях внешние признаки заболевания проявляются во второй половине зимнего хранения в виде темных бугорков или пустул, одиночных или сливающихся. Ткань темнеет и отслаивается. В основном поражает глазки. При холод-

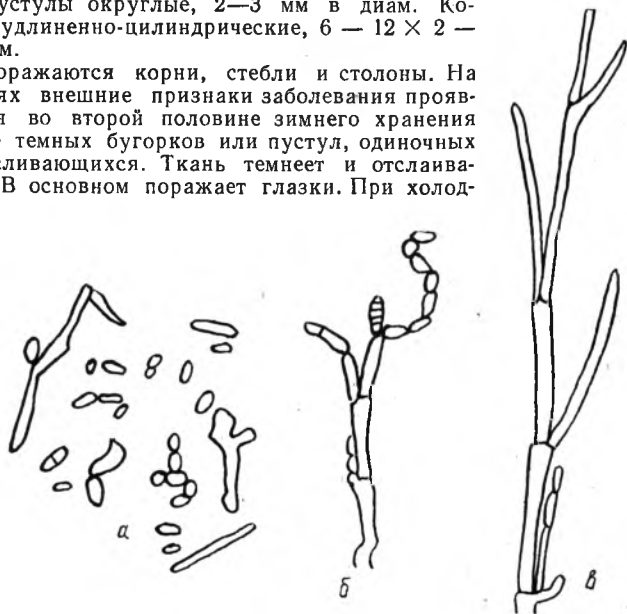


Рис. 1.32. *Oospora pustulans*:

а — оидии и обрывки мицелия; б — гифа с оидиями; в — гифа [44]

ном хранении развивается ямчатая форма ооспороза: на поверхности клубней образуются округлые углубления диаметром 4—10 мм. Развитию болезни способствует температура 4 °С и относительная влажность воздуха 100 %, наличие трещин на клубнях, поздняя уборка во влажную и холодную погоду, обработка картофеля ингибиторами прорастания.

Источник инфекции — конидии, сохраняющиеся в клубнях, растительных остатках, почве в течение 2 и более лет.

Болезнь приводит к снижению всхожести клубней (на 11—12 %), образованию малостебельных и отстающих в развитии кустов, снижению урожая до 35 %, в отдельные годы до 80 %, ухудшению вкусовых качеств клубней.

Распространение: в северных районах возделывания.

Меры борьбы: соблюдение севооборота с ротацией картофеля через 3—4 года; использование здорового посадочного материала; протравливание клубней перед посадкой 3—3,5 %-ной суспензией ТМТД (2,1—

2,5 кг/т), поликарбацином (2,6—2,7 кг/т); томление клубней в парах формалина. [17, 41, 44]

Oospora betae Delacr. — Ооспора свеклы

Возбудитель бугорчатой парши, или ооспора, сахарной свеклы.

Мицелий ползучий, белый, гифы 2—3 мкм толщ., распадаются на цилиндрические бесцветные, собранные в длинные цепочки конидии или оидии, $4-16 \times 4-4,5$ мкм.

Развитие и симптомы болезни, источник инфекции, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как и у *O. pustulans*.

Другие вредоносные виды: *A. lactis-parasitica* Pritch. et Port. — ооспора молочно-паразитическая, поражает апельсины, плоды томатов; *O. verticilloides* Sacc. — ооспора вертициллезная, поражает зерновки кукурузы. [41, 42, 44]

Род Geotrichum Lk — Геотрих

Мицелий слабо развитый, стелющийся по субстрату, образует на нем белый порошистый налет. Конидиеносцы слабо развиты, простые, распадаются на отдельные клетки — оидии, с тупыми концами, цилиндрические, бочкообразные, собранные в цепочки.

Geotrichum candidum Lk emend. Carm. — Геотрих белый (рис. 1.33)

Син.: *Oidium lactis* Fres., *Oospora lactis* (Fres.) Sacc.

Возбудитель водянистой гнили томатов.

Колонии белые, распростертые, с порошистыми дерновинками. Конидии образуются путем расчленения гиф на отдельные клетки, $5-10 \times 4$ мкм, сначала цилиндрические, потом бочкообразные до эллипсоидальных или почти шаровидных.

Поражает также дыни.

На пораженных участках плодов образуется белый порошистый налет из мицелия и конидий гриба. Внутри плода ткани размягчаются становятся водянистыми.

Источник инфекции — мицелий, сохраняющийся на пораженных растительных остатках.

Болезнь приводит к значительным потерям урожая.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: удаление пораженных плодов; опрыскивание посевов 1 %-ной бордоской жидкостью (за 5—7 дней до сбора урожая); протравливание семян ТМТД (8 г/кг). [44]

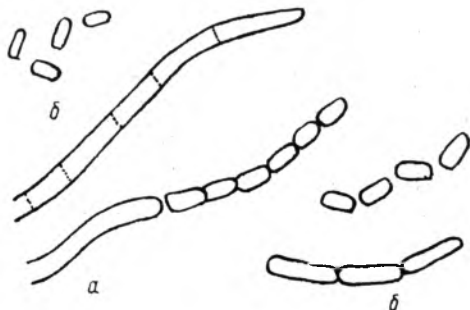


Рис. 1.33. *Geotrichum candidum*:
а — мицелий; б — цепочки конидий [44]

Род Oedocephalum Preuss. — Эдоцефал

Мицелий бесцветный или светлоокрашенный. Конидиеносцы прямые, простые, на верхушке вздутые. Конидии шаровидные или продолговатые, образуются на маленьких, радиально расположенных зубчиках.

Виды рода — возбудители гнилей различных растений.

Oedocephalum beticola Oud. — Эдоцефал свеклы (рис. 1.34)
Возбудитель гнили сахарной свеклы.

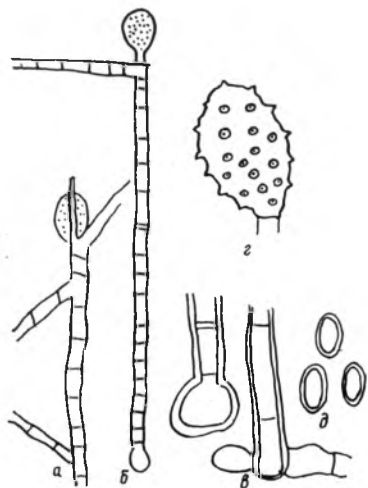


Рис. 1.34. *Oedocephalum beticola*:
а — пролиферация конидиеносцев; б, в —
основание конидиеносца; г — головка ко-
нидиеносца; д — конидии [44]

Мицелий ползучий. Конидиеносцы $140-200 \times 6$ мкм, на верхушке с яйцевидным вздутием, 36×24 мкм. Конидии многочисленные, яйцевидные, бесцветные, 8×3 мкм, образуют головки $40-50$ мкм в диам.

На пораженных тканях корнеплодов развивается войлочный светлоокрашенный налет мицелия гриба.

Ткани расслаиваются, образуют полости, заполненные мицелием гриба, впоследствии охватывающие весь корнеплод.

Источник инфекции — мицелий, сохраняющийся на пораженных корнеплодах.

Болезнь приводит к снижению товарного качества сырья, уменьшению сахаристости.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: такие же, как и против *Rhizoctonia adersholdii* [44]

Под Oidiopsis Scalia — Оидиопсис

Мицелий двух типов: первичный — эндофитный, с присосками, проникающими в ткань субстрата, и вторичный — эктофитный, без присосок, образующий на поверхности субстрата густой белый войлочный налет. Конидиеносцы выступают из устьиц, одиночные или собраны в пучок в виде тонкой бесцветной гифы, с одиночной, верхушечной, бесцветной, удлиненно-эллипсоидальной конидией, после отделения которой могут образовываться еще конидии, таких же размеров, как и первая.

Телеоморфа — *Leveillula* Arn.

Oidiopsis taurica Salm. — Оидиопсис таурический (рис. 1.35)

Возбудитель мучнистой росы.

Воздушный мицелий образует на различных органах пораженного растения беловато-серый войлочный налет. Конидиеносцы простые, реже слаборазветвленные, $200-700$ мкм дл. Конидии булавовидные или цилиндрические, $22-85 \times 13-28$ мкм, одиночные.

Телеоморфа — *Leveillula taurica* Arn.

Пораженные листья, стебли покрываются белым, паутинистым или плотным сероватым налетом с черными точками (клейстотециями).

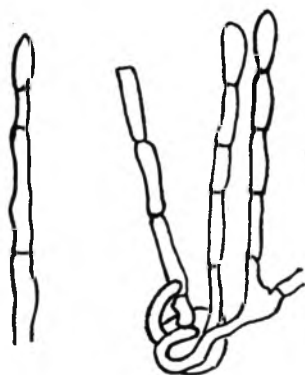


Рис. 1.35. *Oidiopsis taurica*:
конидиеносцы [44]

Листья преждевременно засыхают. Развитию болезни способствует повышенная температура.

Источник инфекции — клейстотеции, сохраняющиеся на пораженных растительных остатках.

Болезнь приводит к снижению ассимиляционной поверхности и фотосинтеза.

Распространение: повсеместно.

Меры борьбы: такие же, как и против *Erysiphe cichoracearum*. [41, 51]

Род *Oidium* Sacc. — Оидий

Мицелий поверхностный, с гаусториями, белый, затем серый или коричневатый. Конидиеносцы простые, в виде коротких веточек мицелия. Конидии бочонковидные, цилиндрические, эллипсоидальные, в цепочках, бесцветные.

Паразиты травянистых и древесных культур, возбудители мучнистой росы.

Oidium tuckeri Berk. — Оидий Туккера

Возбудитель мучнистой росы винограда.

Мицелий паутинистый, белый, хорошо развитый, с лапчатыми ап-прессориями, образуется на обеих поверхностях листьев. Конидиеносцы прямые, цилиндрические, 100—900 мкм дл. Конидии по 2—8 собраны в цепочки, 22 — 30 × 14—16 мкм, бочонковидные, эллипсоидальные, гладкие.

Телеоморфа — *Uncinula* песатор Burill.

Первые признаки болезни обнаруживаются на молодых побегах, отрастающих весной из почек глазка, зараженного грибом. Такие побеги называют «побег-флаги», так как они и листья на них покрыты белым мучнистым налетом гриба. Массовое поражение листьев проявляется во второй половине лета. Соцветия усыхают, отдельные ягоды или вся кисть покрываются обильным, сначала белым, затем сероватым, порошистым, жирным на ощупь налетом; ягоды останавливаются в росте, растрескиваются, сморщиваются, засыхают или гниют и опадают. Оптимальная температура для развития гриба 16—25 °С, минимальная 11—12, максимальная — 30 °С.

Источник инфекции — толстостенный мицелий, сохраняющийся на побегах и кроющих чешуйках глазка.

Распространение: повсеместно, чаще — в Средней Азии, реже — в Молдавии, Закавказье.

Меры борьбы: в период распускания почек — обработка растений 1 %-ной суспензией коллоидной серы, в период вегетации — опыливание молотой серой (20—25 кг/га), коллоидной серой (9—12 кг/га), топсином — М (1—1,5 кг/га), бенлатом (1,5 кг/га), сероцином (10—18 кг/га).

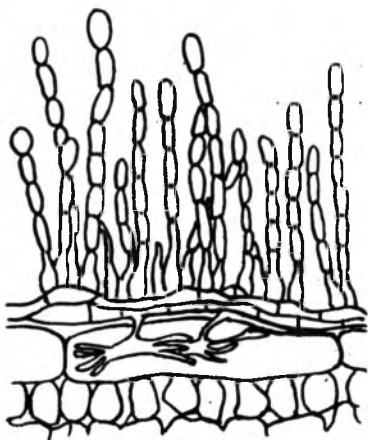


Рис. 1. 36. *Oidium monilioides*: конидиеносцы [44]

Другие вредоносные виды: *O. fragariae* Harz.— о. земляники, поражает листья, плоды земляники; *O. monilioides* Lk.— о. монилиевидный (рис. 1.36) (телеоморфа — *Erysiphe graminis* DC.), поражает стебли, колоски и метелки злаков; *O. lini* Bond.— о. льна, поражает культурный лен; *O. lycopersicum* Cooke et Mass.— о. томатов, поражает томаты; *O. tabaki* Thuem.— о. табака (телеоморфа — *Erysiphe cichoracearum* DC. f. *nicotianae* Jacz.), поражает листья табака; *O. solani* auct.— о. картофельный (телеоморфа — *Erysiphe solani* Vanha), поражает картофель; *O. dianthi* — о. гвоздики, поражает листья и чашелистики гвоздики.

Род *Phialophora* Medlar — Фиалофора

Син.: *Cadophora* Lagerb. et Melin, *Margarinomycetes* Laxa, *Lecytophora* Nannf.

Мицелий от бесцветного или розового до оливково-черного. Отдельные клетки гиф имеют вздутия с утолщенной оболочкой.

Фиалиды бутылковидные, верхушечные или боковые, иногда имеют вид кисточек. В некоторых случаях редуцированы до простого воротничка, выступающего из гифы или хламидоспоры без перегородки, — так называемой плеврофиалиады. Конидии развиваются эндогенно, выталкиваются через шейку фиалиды и образуют на ее верхушке головку, склеенную слизью.

Виды рода паразитируют на цветковых растениях, вызывают гнили и усыхание.

Phialophora cinerescens (Wg.) van Beuma — Фиалофора сероватая

Возбудитель увядания гвоздики ремонтантной.

Колонии шерстистые, зональные, в центре — дымчато-серые, по краю — бесцветные. Гифы 1—3 мкм шир., образуют вздутые клетки до 5 мкм шир. Характерным признаком является расположение фиалид в плотных мутовчатых пучках на коротких конидиеносцах. Конидии $3-6 \times 1,5-2$ мкм, с одной или двумя каплями масла.

Поражаются сосудисто-проводящие пучки; корни и основание стебля загнивают. Листья становятся серо-зелеными и увядают.

Источник инфекции — конидии, сохраняющиеся в почве на глубине до 75 см.

Болезнь приводит к гибели значительного количества растений.

Распространение: карантинный объект.

Меры борьбы: уничтожение больных растений; дезинфекция или смена зараженной почвы; обработка черенков перед укоренением в течение 15—20 мин 0,2 %-ными суспензиями топсина и фундазола, 0,6 %-ной суспензией ТМТД, 0,5 %-ными растворами каптана, фтала-на, цинеба, профилактический полив растений этими фунгицидами один раз в месяц ($8-10 \text{ л/м}^2$).

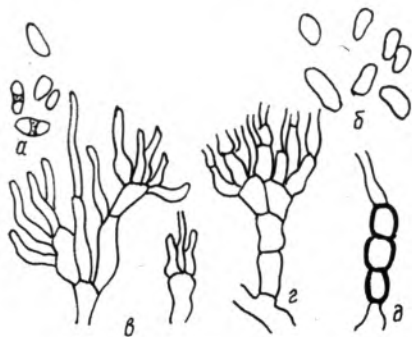


Рис. 1.37. *Phialophora malorum*:

а — конидии молодой культуры; б — конидии старой культуры; в — фиалиды молодой культуры; г — фиалиды старой культуры; д — цепочка клеток с утолщенной оболочкой [44]

Другие вредоносные виды: *P. cyclamenis* v. *Beyma* Shol-Schwarz. — ф. цикламена, поражает листья цикламена; *P. asteris* (Dowson) Burge et Isaak (син.: *Cephalosporium asteris* Dows., *Verticillium wilworini* (Gueg) Vesterd. et Luijk.) — ф. астры, поражает сосудистую систему астры; *P. malorum* (Kidd. et Beaum.) Mc. Coloch (рис. 1.37) (син.: *Sporotrichum malorum* Kidd. et Beaum., *Phialophora atra* Beyma) — ф. яблонева, поражает яблоню. [23, 44]

Род *Nigrospora* Zimm — Нигроспора

Мицелий сначала бесцветный, затем темнеющий. Конидиеносцы короткие, простые. Конидии одноклеточные, шаровидные, яйцевидные или слегка эллипсоидальные, черные, верхушечные, одиночные.

Виды рода паразитируют на высших растениях, вызывают гнили.

***Nigrospora maydis* (Garov.) — Нигроспора кукурузная** (рис. 1.38)

Син.: *Sporotrichum maydis* Garov., *Acremoniella occulta* Garov. *Nigrospora gallarum* (Moll.) Potlitschuk, *N. gossypii* Jacz., *N. musae* Mc Len et Hot., *N. oryzae* (Berket Br.) Petch.

Возбудитель нигроспориоза, или сухой корневой и стеблевой гнили, кукурузы.

Конидии эллипсоидальные или шаровидные, черные, $11,3 - 21 \times 9,5 - 16,5$ мкм.

Телеоморфа — *Kuskia oryzae* Huds.

Более всего известен как возбудитель сухой гнили початков кукурузы, а также стеблей и соцветий сорго. Поражает репродуктивные почки, стержни початков и полости зерновок. При сильном развитии болезни пораженные початки недоразвиты, стержень их рыхлый, сероватый с синим оттенком, вследствие образования в нем мицелия и конидий. Стержень распадается на отдельные пучки волокон. Зерновки часто недоразвиты, тусклые, легко расшатываются, при нажиме вдавливаются в стержень. При слабом — основание стебля размочаливается, нижние зерновки тускнеют.

Гриб живет сначала на отмерших тканях растений как сапрофит. По мере созревания початков начинает поражать ткани живых растений, особенно при повышенной влажности воздуха. Болезнь проявляется, как правило, во второй половине лета, особенно после обильных дождей.

Оптимальная температура для развития болезни $20-25^{\circ}\text{C}$. Источники инфекции — конидии, сохраняющиеся на остатках пораженных растений, семенах.

Болезнь приводит к снижению всхожести семян, плесневению и ухудшению товарных качеств початков.

Распространение: Украина, Северный Кавказ, Алтайский край.

Меры борьбы: уничтожение послеуборочных остатков; протравливание семян ТМТД ($1,5-2$ кг/т), фентиурамом или тигамом (3 кг/т). [39, 41, 44, 51]

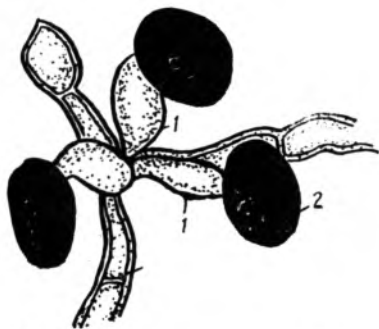


Рис. 1.38. *Nigrospora maydis*:
1 — конидиеносцы; 2 — конидии [44]

Род *Ovularia* Sacc. — Овулярия

Мицелий разветвленный, развивается внутри питающего растения. Конидиеносцы прямостоячие, выходят пучком из устьиц, узловатые. Конидии одиночные, верхушечные, образуются на зубчиках конидиеносцев, яйцевидные или эллипсоидальные, одноклеточные.

Виды рода паразитируют на различных растениях, вызывают пятнистости листьев и мучнистую росу.

***Ovularia monosporia* (West.) Sacc. — Овулярия моноспоровая (рис. 1.39).**

Син.: *Ovularia obliqua* (Cooke) Oud.

Возбудитель мучнистой росы щавелей.

Конидиеносцы в пучках, выступающие из устьиц, без перегородок, реже с одной перегородкой, $40 - 125 \times 3 - 5$ мкм. Конидии продолговатояйцевидные, иногда несимметричные, $16 - 35 \times 6 - 13$ мкм.



Рис. 1.39. *Ovularia monosporia*:

1 — конидии; 2 — конидиеносцы [44]

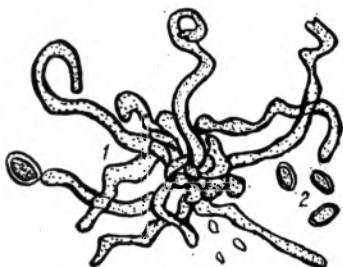


Рис. 1.40. *Ovularia hordei*:

1 — пучок конидиеносцев; 2 — конидии [44]

Телеоморфа — *Ovosphaerella lapathi* Laibach.

На верхней стороне листа появляются темно-пурпурные пятна, сначала мелкие, затем увеличивающиеся до 1 см в диам., буреющие, в центре светлые, обычно с темно-пурпурной каймой, иногда выпадающие, часто сливающиеся.

Белый налет, образующийся на нижней стороне листа, состоит из конидиеносцев с конидиями. Развитию болезни способствует высокая влажность воздуха.

Источник инфекции — клейстотеции, сохраняющиеся на пораженных растительных остатках в почве.

Болезнь приводит к значительным потерям урожая.

Распространение: европейская часть СССР.

Меры борьбы: такие же, как против *Erysiphe communis*. [41, 44, 51]

***Ovularia hordei* (Cav.) Sprague — Овулярия ячменя (рис. 1.40)**

Син.: *Ophiocladium hordei* Cav.

Возбудитель мучнистой росы ячменя.

Конидиеносцы собраны в плотные бесцветные пучки и расположены между жилками листьев, извилистые, закрученные или змеевидные у вершины. Конидии бесцветные, одноклеточные, от эллипсоидальных до продолговато-яйцевидных мелкошероховатые, верхушечные.

На обеих поверхностях листьев больного растения появляются продолговатые пятна, в виде полосок, $10 - 30 \times 1 - 2$ мм, от соломенного до темно-желтого цвета, затем бледно-коричневые, сливающиеся.

Развитию болезни способствуют высокая температура и низкая влажность воздуха.

Источник инфекции — мицелий, зимующий на пораженных растительных остатках.

Болезнь приводит к угнетению растений и снижению их продуктивности.

Распространение: европейская часть СССР.

Меры борьбы: такие же, как против *Erysiphe graminis*.

Другие вредоносные виды: *O. brassicae* Bres. et Allesch. — о. репы, поражает репу; *O. cucurbitae* Sacc. — о. тыквы, поражает тыкву; *O. medicaginis* Br. et Cav. — о. люцерны, поражает люцерну; *O. monosporia* (West.) Sacc. — о. щавеля, поражает щавель; *O. vitis* Rich. — о. винограда, поражает виноград. [39, 41, 44, 51]

Род *Acremonium* Lk: Fr. — Акремоний

Колонии медленнорастущие. Гифы ползучие, образуют дерновинки. Конидиеносцы простые, в виде прямых ответвлений, равномерно утончающиеся к верхушке. Верхушка их гладкая, реже с маленьким воротничком. Конидии овально-цилиндрические, бесцветные или окрашенные, образуют цепочки или склеенные слизью головки.

Виды рода паразитируют на различных растениях, вызывают увядания и гнили.

***Acremonium sclerotigenum* (F. et R. Moreau ex Valenta) Gams. — Акремоний склероцийный**

Син.: *Cephalosporium sclerotigenum* F. et R. Moreau.

Возбудитель увядания.

Колонии хлопьевидно-косматые, белые или бледно-розовые, обильно спороносящие. Фиалиды многочисленные, расположены на гифальных тяжах, 25 — 55 × 1, 2—2 мкм, на верхушке с хорошо заметным воротничком до 1 мкм дл. Фиалоконидии цилиндрические, к концам утончающиеся, гладкие, бесцветные, 3,5 — 5 × 1 — 1,6 мкм. Вид образует твердые шаровидные гладкие бесцветные склероции, 15—50 мкм в диам.

Поражает огурцы, хлопчатник и другие растения. Проводящие сосуды больных растений темнеют, что видно невооруженным глазом на срезе стебля, растения увядают.

Источник инфекции — мицелий, сохраняющийся на пораженных растительных остатках и в почве.

Болезнь приводит к значительным потерям урожая.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: уничтожение пораженных растений; соблюдение севооборота; протравливание семян ТМТД (1,5—2 кг/т), тигамом или фентиурамом (2 кг/т).

Другие вредоносные виды: *A. charticola* (син.: *Cephalosporium charticola* Lind., *C. malorum* Kidd. et Beaum) — а. бумажный, поражает плоды яблок (рис. 1.41); *A. diospyri* (Grandall) Gams (син.: *Cephalosporium diospyri* Grandall) — а. хурмы, поражает хурму; *A. appii* (Sm. et Ramsey) Gams. — а. сельдерея, поражает листья сельдерея. [41, 44]

Род *Gliocladium* Cda — Глиокладий

Воздушный мицелий хорошо развит, рыхлопушистый, сначала белый, затем розовый или лососево-зеленого цвета. Конидиеносцы самые разнообразные, в виде коротких веточек, отходящих перпендикулярно от

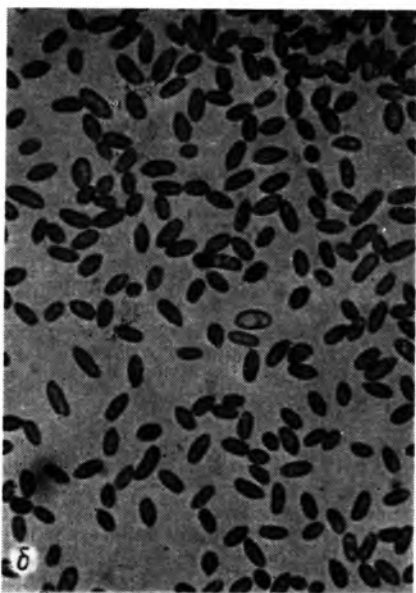
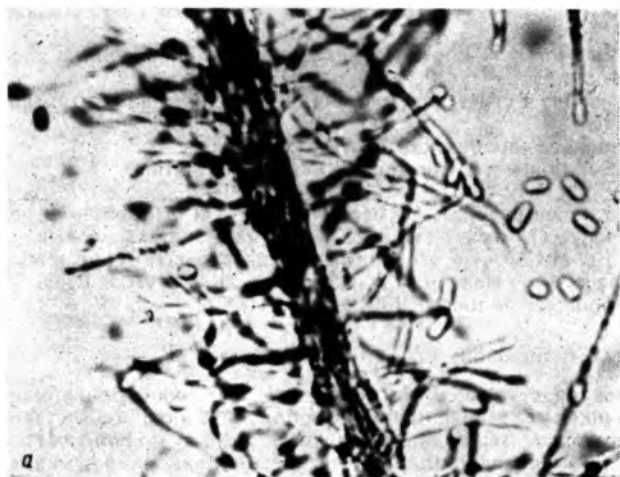


Рис. 1.41. *Acremonium charticola*:

а — тяж с конидиеносцами; б — конидии

воздушных гиф или тяжей. Впоследствии эти веточки мутовчато разветвляются, образуя кисточку с пучками фиалид, часто расположенных на веточках второго порядка. Конидии эллипсоидальные или неправильно эллипсоидальные, яйцевидные, одноклеточные, склеенные в головку или колонку.

Виды рода являются возбудителями различного рода гнилей растений.

Gliocladium roseum (Lk) Bain. — Глиокладий розовый (рис. 1.42)

Син.: *Penicillium roseum* Link, *Gliocladium salmonicolor* Raitto, *G. chlodnyi* Pidopl., *G. verticilloides* Pidopl., *G. beticola* Pidopl.

Возбудитель корневой гнили.

Воздушный мицелий белый, с тяжами. Конидиеносцы 80—190 (320) мкм дл. (вместе с кисточкой), нерегулярно (однажды или трижды) очередно- или мутовчато-ветвистые. Обычно 3—5 веточки 3,2 мкм толщ., образуют сложную кисточку (метелу), 8—18 × 2,2—3,2 мкм, с фиалидами; в пучках обычно 3—5 (7) фиалид, 14—24 × 2,4—3,2 мкм. Конидии яйцевидно-эллипсоидальные, непра-

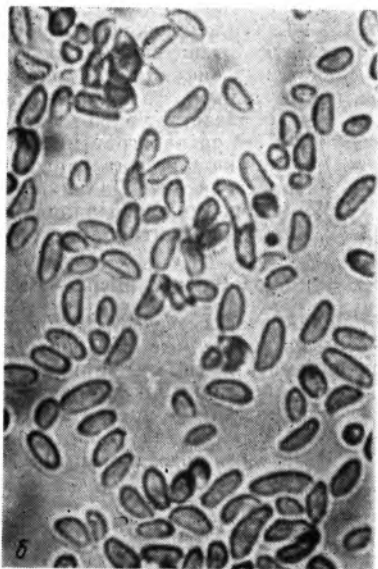


Рис. 1.42. *Gliocladium roseum*:

а — конидиеносцы; б — конидии

வில்லிо эллипсоидальные, (3,4) $4 - 8,5 \times 2,5 - 4,5$ мкм, в массе розовые или оранжево-розовые, склеенные в головки (на молодых конидиеносцах) или в колонки.

Гриб относится к слабым паразитам высших растений. Поражает семена, всходы, корни сои в годы с затяжной и холодной весной. Внешние признаки поражения сходны с фузариозом, от которого данное заболевание отличают при микроскопировании препаратов растений.

Чаще всего заболевание проявляется в виде корневой гнили. Корневая система всходов, молодых и взрослых растений не развивается, клубеньки почти не образуются. На тканях пораженного корня развивается белый или бледно-розовый налет. У пораженных всходов темнеют корни, стебли и семядоли, нередко отмечается гибель точки роста.

На пораженных бобах сои образуются бурые или светло-бурые расплывчатые пятна. Нередко заболевание носит скрытый характер и проявляется только во влажной камере. При этом на семядолях образуются несколько вдавленные, округлые или неправильные, темно-коричневые, ограниченные черной каймой, блестящие пятна различной величины, на которых развивается пышный белый, затем уплотняющийся и розовеющий налет, состоящий из массы тесно скупенных конидиеносцев и конидий гриба.

В фазе цветения заболевание проявляется в виде хронического или скоротечного увядания. При этом поражаются ткани корневой шейки и основания стебля, на которых образуются перетяжки. Сначала в месте поражения появляются удлиненные пурпурные пятна, которые опоясывают постепенно весь стебель. Ткани темнеют и растрескиваются, растения увядают и засыхают в течение нескольких дней.

Оптимальная температура для развития гриба 25 °С, минимальная 4—8. Теплая дождливая погода и переувлажнение почвы благоприятствуют развитию этого заболевания.

Источник инфекции — мицелий и конидии, сохраняющиеся в почве, растительных остатках, семенах.

Гриб обладает высокой антагонистической активностью, что и обуславливает его распространение в почве.

Болезнь не приводит к значительным потерям урожая.

Распространение: Дальний Восток, Украинская ССР.

Меры борьбы: протравливание семян 80 %-ным раствором ТМТД (2—2,5 кг/т) или фентиурамом (4—6 кг/т). [9, 41, 44]

Род *Botrytis* Mich. — Ботритис

Мицелий распростертый, пушисто-паутинистый, дымчатый. Конидиеносцы разветвленные (древовидные), их концы вздутые, с маленькими зубчиками, несущими конидии и сгруппированные головки. Конидии овально-яйцевидные, как правило, темноокрашенные. Часто образуют склероции, которые прорастают после перезимовки в мицелий или образуют плодовые тела — апотеции.

Виды этого рода паразитируют на различных растениях, вызывая серую гниль.

Botrytis cinerea Pers. — Ботритис серый (рис. 1.43).

Мицелий серо-оливковый.

Возбудитель серой гнили.

Конидиеносцы разнообразного вида, 300 — 1000 × 6 — 17,5 мкм, с толстой оболочкой, древовидно разветвленные, с короткими конечными веточками, снабженными мелкими зубчиками, на которых гроздьями расположены тесно сгруппированные конидии. Конидии яйцевидно-эллипсоидальные, 9 — 15 × 6, 5 — 10 мкм, в массе дымчатые. Собранные в клубочки склероции серовато-бурые, потом черные, 2—7 мм дл., с бородавчатой поверхностью. Склероции образуются при пониженной температуре (до 2 °С). Весной из них развиваются конидиальное и сумчатое спороношение. Для нормального развития



Рис. 1.43. *Botrytis cinerea*:

1 — конидии; 2 — конидиеносец

склероциев необходимо, чтобы они хотя бы раз в течение зимы подверглись действию отрицательных температур.

Телеоморфа — *Botryotinia fuckeliana* (DB.) Whet., *B. ranunculi* Henn. et Grov., *B. ficariae* P. Henn.

Поражает свыше 200 видов из различных семейств, чаще всего — сложноцветных, пасленовых, бобовых, зонтичных. Особенно часто поражаются корни свеклы, моркови, капусты. Один из наиболее агрессивных возбудителей кагатной гнили.

Пораженные растения увядают или преждевременно теряют листья и постепенно отмирают. Болезнь развивается на растениях не только в период вегетации, но и после уборки урожая. При заболевании корнеплодов сахарной свеклы и моркови во время хране-

ния болезнь проявляется в их побурении, образовании налета спороношения гриба, а затем в отмирании и разложении тканей корнеплода. Загнившие участки или целые корнеплоды покрываются плесенью разного цвета, со временем приобретающей сероватую, бурую, иногда почти черную окраску. Ткань корнеплода теряет прочность, легко разрушается, быстро подсыхает при сухой гнили или ослизняется при мокрой.

Для развития гриба оптимальны: температура воздуха 25—30 °C, (минимальная 1—3), влажность 100 %.

Болезнь приводит к потере 10—15 % урожая, а на отдельных сахарных заводах — 30—40 %.

На подсолнечнике болезнь проявляется в течение всего вегетационного периода. Весной у основания листьев и стеблей появляются бурые участки, на которых позже развиваются мелкие черные склероции. Растения, как правило, погибают. При выпадении обильных осадков у взрослых растений верхние листья привядают, нижние усыхают, ткани разрушаются, растение надламывается. В период созревания и уборки урожая поражаются корзинки. На их тыльной стороне образуется темное маслянистое пятно, ткань цветоложа размягчается, поверхность корзинки покрывается обильным серым налетом, через 7—10 дней после заражения корзинка загнивает. При сильном поражении корзинок оболочка семян становится рыхлой, на их поверхности и внутри образуются склероции.

Болезнь приводит к ухудшению качества и заплесневению семян (ядра), снижению всхожести и выпадению всходов, потере урожая.

Плоды и стебли томатов и огурцов поражаются в период вегетации, особенно в условиях закрытого грунта (в местах ранений). Во влажную погоду чаще всего поражаются молодые надземные органы растений (верхушки побегов, соцветия, бутоны, цветки).

У люпина поражаются зеленые побеги, на которых образуются вдавленные ранки, а также основание стебля, верхние участки.

Капуста заражается еще в поле, в конце лета в дождливую погоду или при обильных росах. Заболевание начинается с нижних листьев, часто в местах прикрепления черешка листа к кочерыжке. При хранении поверхность качана покрывается серым пушистым налетом.

У хмеля поражаются листья и шишки, у конопли — нижние листья, позже — стебли, у рапса — стебли, соцветия, стручки, на которых образуются бурые пятна, покрытые серым налетом. На листьях и стеблях этих растений образуются мелкие черные склероции. Растения с пораженным стеблем желтеют и увядают. Пораженные соцветия поникают, а в больных стручках образуются недоразвитые семена.

У хлопчатника поражаются коробочки, их поверхность покрывается пушистым серым налетом, на месте которого развивается мокрая гниль.

Меры борьбы: уничтожение растительных остатков; внесение фосфорно-калийных удобрений, повышающих устойчивость растений; протравливание семян ТМТД или фентиурамом (3 кг/т), фундазолом, топсином или каптаном (по 1—3 кг/т); создание оптимальных условий хранения.

Известна одна форма *B. cinerea* f. *lini* v. *Beyma et Kingm.* — ф. льняная.

Возбудитель серой плесени льна.

Болезнь проявляется во влажные годы, после засухи или холодов. На корневой шейке всходов образуются коричневые пятна, на семядолях и листьях — серовато-коричневые. У более старых растений поражается верхушка. При сильном поражении растений коробочки не раз-

виваются. Проростки зараженных семян загнивают и погибают, на стеблях образуются обесцвеченные пятна, которые со временем белеют и на них развиваются выпуклые черные склероции, которые зимуют на растительных остатках.

Источник инфекции — зараженные склероциями семена.

Болезнь приводит к разрушению волокна соломки и тресты и значительным потерям урожая.

Меры борьбы: соблюдение севооборота; уничтожение растительных остатков. [41, 42, 44]

Botrytis allii* Munn — Ботритис луковый

Возбудитель серой гнили шейки луковиц лука репчатого.

Колонии плотноволочные, дымчато-серые. Конидиеносцы прямые, 0,5—1 мкм выс., с перегородками. Конидии в пучках только в верхней четверти или трети конидиеносца, эллипсоидальные, на концах слегка заостренные, 7,1 — 16,2 × 3,8 — 6,3 мкм. Склероции плотные, матово-черные, в середине белые, неправильной формы, 1—5 мм в диам.

Телеоморфа — *Botryotinia allii* (Budd. et Wakef). Seaver.

На шейке луковиц образуется серый пушистый налет, затем он становится порошистым и на нем образуются мелкие черные склероции, часто сливающиеся в сплошную черную корочку. Листья бледноокрашенные, быстро увядают. Цветоносы и соцветия покрываются тоже серым налетом. Семена не созревают. Чаще поражаются сорта белого лука, реже — желтого и красного.

Гриб развивается в широких пределах температуры (3—33 °C), заражение происходит при 20 °C.

Источник инфекции — склероции в зараженных луковицах, почве, семенах.

Болезнь приводит к потере до 50 % и более лука при хранении.

Распространение: южные районы СССР с засушливым климатом.

Меры борьбы: соблюдение режима хранения лука (температура 0—2 °C, относительная влажность воздуха 70—75 %); выбраковка пораженных луковиц; протравливание семян 80 %-ным ТМТД (6 кг/т) гранозаном с красителем (3 кг/т). [27, 34, 35, 39, 42]

***Botrytis fabae* Sardina — Ботритис бобовый**

Возбудитель серой гнили бобовых культур.

Мицелий коричневый. Конидиеносцы прямостоячие, темно-коричневые, 162—351 мкм дл., 3—4 раза разветвленные. Конидии яйцевидные, несимметричные 15,2 — 24,3 × 10,9 — 18,2 мкм, образуют головки. Склероции в естественных условиях не образуются.

На листьях появляются мелкие округлые коричневые, с серо-зеленой или красно-коричневой каймой, сливающиеся пятна. Сильно пораженные листья засыхают.

Источник инфекции, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *B. cinerea*.

***Botrytis anthophila* Bond. — Ботритис цветколюбный**

Возбудитель серой гнили цветков клевера.

Конидиеносцы разветвленные, 100 — 130 × 7—10 мкм, бледно-бурые. Конидии сначала эллипсоидальные, потом продолговато-эллипсоидальные, 8 — 22 × 3,8 — 7 мкм, бесцветные.

Поражает тычинки красного клевера.

* Наряду с *B. allii* лук репчатый поражается *B. byssoidea* Walk. — б. ватообразным, который вызывает гниль лука, отличающуюся от серой гнили шейки луковиц более светлым и рыхлым воздушным мицелием и более длинными и разветвленными, склонными к пролиферации конидиеносцами, а также *B. squamosa* Walk — б. чешуйчатым (телеоморфа *Botryotinia squamosa* Vien.-Bourg.) и *B. septospora* El-Nejaly — б. перегородчатым, которые помимо луковиц поражают соцветия семенников и цветоносные побеги.

Болезнь обнаруживается при раскрытии соцветий, на которых вместо пыльцы образуется серый налет, состоящий из мицелия и конидий гриба.

Источник инфекции — конидии, сохраняющиеся в семенах.

Болезнь приводит к изреживанию посевов и снижению урожая семян (из-за уменьшения возможности опыления цветков).

Распространение: повсеместно.

Меры борьбы: при сильном поражении — скашивание клевера на сено; протравливание семян гранозаном (1,5 кг/т), ТМТД (3 кг/т).

Род *Botryosporium* Cda — Ботриоспорий

Воздушный мицелий пушисто-паутинистый, белый. Конидиеносцы удлиненные, нитевидные, простые или вилкообразные, с боковыми, односторонними или противоположными, но не кольцеобразно расположенными

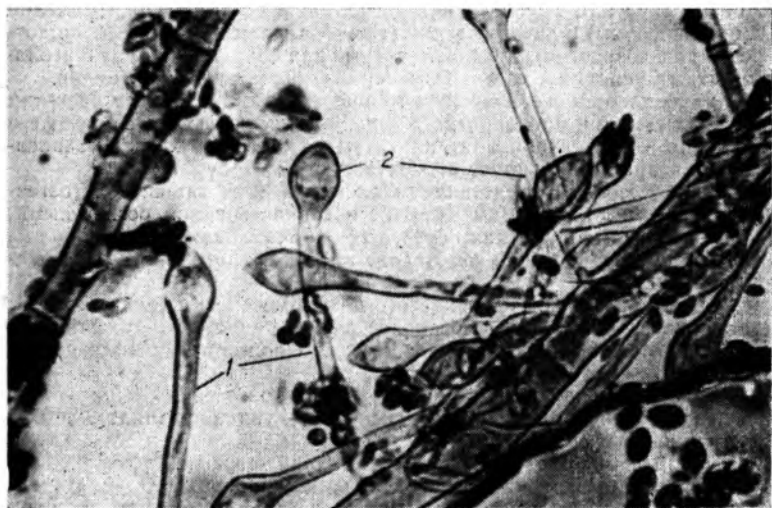


Рис. 1.44. *Botryosporium diffusum*:

1 — конидиеносцы; 2 — конидии [44]

ми веточками с булавовидными вздутиями на концах, с короткими стеригмами. Конидии круглые или яйцевидные, одноклеточные, неокрашенные.

Виды этого рода паразитируют на многих растениях, вызывают корневую гниль.

Botryosporium diffusum Corda — Ботриоспорий распростертый (рис. 1.44)

Возбудитель корневой гнили огурцов.

Мицелий белый, разветвленный, пушистый. Конидиеносцы со спиральными боковыми веточками, несущими на концах 3—5 булабовидных вздутия, 10—12 мкм в диам., на которых образуются мелкие цилиндрические стеригмы с одной яйцевидной или эллипсоидальной бесцветной конидией, 6—8 × 4—5 мкм.

Корень пораженного растения чернеет и гнивает.

Заболевание наблюдается в условиях закрытого грунта.

Источник инфекции — мицелий, сохраняющийся в пораженных растительных остатках и в почве.

Болезнь приводит к значительным потерям урожая.

Распространение: Украинская ССР (в условиях закрытого грунта)

Меры борьбы: такие же, как против *V. cinerea*.

Род *Verticillium* Nees — Вертициллий

Мицелий белый или кирпично-красный. Конидиеносцы прямостоячие, мутовчато-разветвленные. Веточки первого порядка расположены или поочередно, или супротивно. Фиалиды бутылковидные, на концах заостренные. Фиалкоконидии эллипсоидальные, овальные, шаровидные, бесцветные или окрашенные. В мицелии образуются следующие морфологические структуры: хламидоспоры, геммы, склероции, микросклероции (мелкие или крупные, иногда удлинённые уплотнения мицелия различной формы) и дауэрмицелий (темные толстостенные гифы, уплотняющиеся с возрастом), предназначенный для сохранения вида в неблагоприятных условиях; из видоизменений мицелия известны оидии.

Микросклероции образуются только в отмерших частях растений путем утолщения и многократного деления клеток гиф и последующего утолщения и пигментирования клеточных оболочек. Их цвет в зависимости от возраста варьирует от желтого до черно-бурого.

Микросклероции представлены клетками двух типов: толстостенными, темными, 15—25 мкм в диам., и тонкостенными, бесцветными, 5—15 мкм в диам. В клетках первого типа накапливаются питательные вещества, обеспечивающие выживание клеток второго типа в неблагоприятных условиях.

В цикле развития грибов этого рода отмечено несколько стадий: вегетативный рост мицелия, бесполое размножение (конидиями) и покоящиеся стадии (геммы, хламидоспоры, склероции и микросклероции) (рис. 1.45).

Из большого числа видов рода — паразитов и сапрофитов — наибольшее значение имеют виды, вызывающие увядание (вилт), усыхание и гниль растений.

Verticillium dahliae Kleb. — Вертициллий георгины

Возбудитель вертициллезного увядания, или вилта.

Мицелий бесцветный, гифы септированные, 2—4 мкм в диам. Конидиеносцы мутовчатые, 80—160 мкм дл., несущие 1—3 (обычно 1—2) мутовки с 1—5 (обычно 3—4) стеригмами. Стеригмы прямые, 14—26 мкм дл. Конидии одноклеточные, редко с одной перегородкой, бесцветные, эллипсоидальные, образующиеся по одной на верхушке стеригмы и по мере образования соединяющиеся в головки, $3 - 5,5 \times 1,5 - 2$ мкм. Дауэрмицелий темно-коричневый, почкующийся и чернеющий. Микросклероции четковидные, овальные, состоят из гроздей толстостенных и тонкостенных клеток; первые 15—25 мкм в диам., вторые — 5—15 мкм. Микросклероции образуются в отмерших частях растений независимо от стадии вегетативного развития. Оптимальная температура воздуха для прорастания микросклероций 24—26 °C, влажность 60—70 %; сохраняют жизнеспособность в широких пределах температур (от 80 до 30 °C). Оптимальное значение pH почвы для развития гриба 7—8.

Поражает около 700 видов растений, относящихся к различным семействам, в частности хлопчатник, картофель, томаты, баклажаны. Почвенный полифаг.

Характерным признаком вертициллеза хлопчатника является побурение внутренних тканей черешка листа на расстоянии 3—4 мм от основания листовой пластинки. На светло-зеленом фоне среза центрального цилиндра черешка отмечается точечное побурение сосудистых пучков с размытым потемнением окружающих тканей. В них обнаруживается мицелий гриба, скопление камеди, закупоривающей сосуды; иногда образуются тиллы — пузырьковидные выросты боковых стенок сосудов, которые закупоривают их.

Первый признак болезни — появление на листьях нижнего яруса желтоватых округлых или угловатых пятен, которые беспорядочно раз-

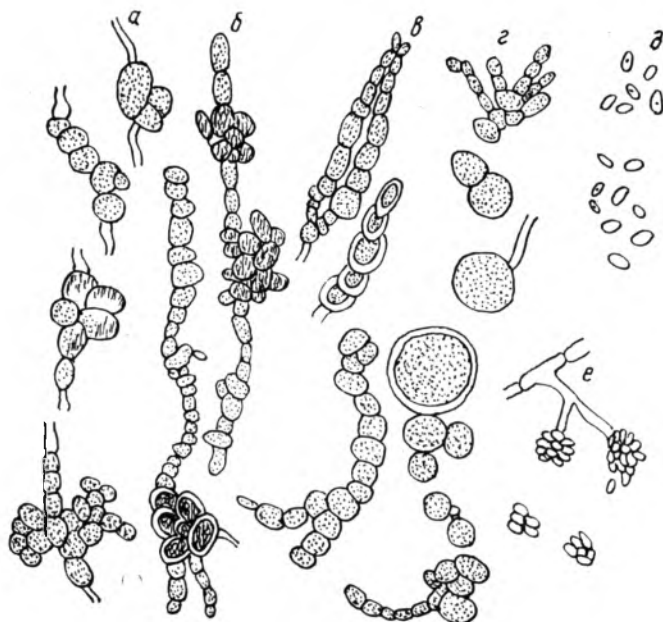


Рис. 1.45. Типы спороношения и мицелия грибов рода *Verticillium*:

а — микросклеротии; *б* — дауэрмицелий с микросклеротиями; *в* — дауэрмицелий; *г* — оидиоподобные образования; *д* — фиалспоры; *е* — конидиеносец и конидии [21]

бросаны по листовой пластинке. Сохраняется лишь небольшая зеленая часть листа в виде узких полосок вдоль жилок. Затем пятна буреют и подсыхают, листья опадают. Рост растения прекращается и оно погибает. Болезнь проявляется во всех фазах развития хлопчатника, массовое проявление — в фазах бутонизации — цветения. Болезнь распространяется по растению снизу вверх, охватывая все новые листья. При хронической форме образуются укороченные междоузлия, растение теряет всю листву, коробочки преждевременно засыхают и раскрываются.

В конце вегетации нередко проявляется молниеносная форма вилта, при которой все листья на кусте бледнеют, а затем одновременно поникают, растение засыхает без признаков некроза в течение 2—3 дней, листья при этом не опадают. Волокно и семена во многих коробочках остаются недоразвитыми.

Заражение происходит микросклероциями через корневую систему при ее механическом повреждении, образовании боковых корней и разрыве коры стебля.

Микросклероции сохраняются в почве 10—13 лет.

На подсолнечнике вертициллезное увядание проявляется с момента образования корзинки: сначала увядают отдельные участки листьев (обычно в середине), которые бледнеют, желтеют и усыхают, приобретая коричневый цвет. Во влажную погоду на них образуется легкий беловатый налет, состоящий из спороношения гриба. Микросклероции образуются в стеблях, иногда мицелий проникает и в семена.

Источник инфекции — микросклероции и дауэрмицелий, сохраняющиеся в почве, растительных остатках, семенах.

Болезнь приводит к значительному снижению урожая хлопка (до 50 %), к ухудшению качества волокна (длины, крепости, растяжимости), уменьшению маслячности семян, а также их всхожести. Урожай подсолнечника снижается на 19—48 %, масса семян — на 11—24 %, количество масла в ядрах и семянках — на 4—16 %.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: сжигание растительных остатков; соблюдение севооборота; уничтожение сорняков; культивирование устойчивых сортов, правильное применение удобрений, расположение посевов хлопчатника рядом с непоражаемыми вилтом культурами — кукурузой, сорго, рапсом, пшеницей, ячменем, рожью; подкормка растений в фазе 2—5 листьев 1 %-ным раствором карбамида; внесение в почву под зяблевую вспашку на глубину 15—20 см 50 %-ного раствора пентахлорнитробензола (100—200 кг/га). [21,41, 42, 48, 51]

Verticillium albo-atrum Rke et Berth.— Вертициллий белый.

Возбудитель увядания.

Мицелий бесцветный. Конидиеносцы мутовчатые, 100—800 мкм дл. Стеригмы прямые или слегка согнутые, с перегородкой у основания, 24—30 мкм дл. Конидии одноклеточные, 6 — 12 × 2,5 — 3 мкм, часто с одной перегородкой, бесцветные, эллипсоидальные, собраны в головки. Дауэрмицелий сначала бесцветный, затем темно-коричневый, при старении с толстой оболочкой. В культуре часто образует цепочки хламидоспор и черные узелки мицелия, отличающиеся от микросклероций.

Поражает многие культурные растения: картофель, томаты, лен, люцерну, табак, огурцы, землянику, хмель, дыни и др. Отмечен на 66 видах сорняков из 15 семейств.

Гриб развивается в сосудисто-волокнистых пучках. Листья у больных растений желтеют, сморщиваются и увядают, проводящие сосуды чернеют. На черешках и главной жилке увядших листьев образуется серовато-грязный налет спороношения. Стебли отмирают. У хмеля листья желтеют, шишки буреют и отмирают. У льна изменяется цвет стебля, он становится свинцово-серым, корни разрушаются. Лубяная часть растений разрушается и волокно становится непригодным для использования. Такие же признаки заболевания наблюдаются и при хранении льна. Изменение окраски (обесцвечивание) начинается у корневой шейки и распространяется по стеблю. В паренхиме коры, в древесине и полостях образуются микросклероции, соединенные между собой гифами, проникающими в волокнистые пучки.

Картофель поражается чаще при бессменной культуре в период цветения и после него. В сухую погоду листья желтеют, буреют, засыхают и опадают, во влажную — повисают вдоль стебля. На черешках и главной жилке увядших листьев появляется серовато-грязный налет.

Стебли отмирают. На их поперечном срезе можно обнаружить потемнение сосудов.

Источник инфекции — микросклероции и дауэрмицелий, сохраняющиеся в клубнях, растительных остатках, почве.

Болезнь приводит к потере 30—50 % урожая в засушливых районах.

Распространение: южные районы СССР.

Меры борьбы: такие же, как против *V. dahliae*. [17, 44]

***Verticillium lateritium* Berk.** — Вертициллий кирпично-красный (рис. 146).

Один из возбудителей сухой гнили клубней картофеля и корнеплодов сахарной свеклы.

Мицелий кирпично-красный, бархатистый. Конидиеносцы до 200 мкм дл., мутовчато-разветвленные. Веточки клиновидные, 7,5 — 15 (29) × 2,45 — 3,4 мкм. Конидии почти цилиндрические, несимметричные, 3,2 — 7 × 2 — 3,2 мкм, часто склеены в головки, в массе кирпично-красного цвета.

Симптомы заболевания, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *Fusarium sambucinum*.

Источник инфекции — дауэрмицелий, сохраняющийся в пораженных растительных остатках и почве.

***Verticillium foexii* v. Веума** — Вертициллий Фозкса

Один из возбудителей сухой гнили клубней картофеля, луковиц нарцисса и сои.

Мицелий кирпично-красный, бархатистый.

Конидиеносцы до 200 мкм дл., мутовчато-разветвленные. Веточки клиновидные, 7,5 — 15 (29) × 2,45 — 3,4 мкм. Конидии неправильно эллипсоидальные или фасолевидные, часто на одном конце с маленьким острием с 1—2 каплями масла, 6,66 × 3,28 мкм.

У зараженных семян сои семядоли покрываются вдавленными сухими язвами, на которых развивается белый, быстро розовеющий плотный налет. В сырую погоду ростки темнеют, точка роста чернеет и загнивает.

У картофеля и нарцисса симптомы заболевания, вредоносность, и меры борьбы такие же, как у *Fusarium sambucinum*.

Источник инфекции — дауэрмицелий, сохраняющийся в почве и растительных остатках.

Распространение: Приморский край. [9]

Другие вредоносные виды: *V. nigrescens* Pethybr. — в. черный, поражает всходы хлопчатника, клубни и стебли картофеля, стебли томатов; *V. prolificans* Pidopl. — в. пролифилирующий, поражает корни сахарной свеклы; *V. lycopersici* Pitchard et Porte — в. помидоровый, поражает сеянцы томатов; *V. nubilum* Pethybr. — в. хмурый, поражает стебли и клубни картофеля; *V. cornicolor* Mschvidobadze — в. кизилоцветный, поражает кизил; *V. ibericum* Mschvidobadze — в. грузинский, поражает яблоню, сливу, черешню, абрикос.



Рис. 1. 46. *Verticillium lateritium*:

1 — конидии; 2 — конидиеносец [44]

Род *Rhynchosporium* — Ринхоспорий

Мицелий межклеточный. Конидиеносцы простые, заостренные у вершины, выходят пучком из устьиц на нижней поверхности пораженных листьев. Конидии двухклеточные, верхняя клетка — клювовидная, нижняя — прямая.

Виды рода паразитируют на злаках, вызывая пятнистость.

***Rhynchosporium graminicola* Heiny. — Ринхоспорий злаковый**

Син.: *Marssonina secalis* Oud.

Возбудитель окаймленной пятнистости, или ринхоспориоза, злаков.

Спороножки расположены под эпидермисом. Конидиеносцы простые, заостренные у вершины, одноклеточные, бесцветные, мелкие, образуют плотный слой. Конидии бесцветные, двухклеточные, верхняя клетка клювовидная, нижняя — прямая, заостренная книзу, $16 - 18 \times 3 - 5$ мкм.

Поражает ячмень, рожь и многие злаковые травы.

На влагалищах и обеих поверхностях листьев образуются овальные или неправильной формы водянистые, серо-зеленые пятна с темно-бурым окаймлением. Спороншение образуется на нижней поверхности листьев в виде белых подушечек. Пораженные листья скручиваются и усыхают.

Источник инфекции — мицелий, сохраняющийся в пораженных растительных остатках, семенах, зараженных посевах озимых.

Болезнь приводит к недобору урожая на 3—4 ц/га.

Распространение: западные области Украинской ССР, Белорусская ССР, Прибалтика, предгорные районы Северного Кавказа.

Меры борьбы: очистка и протравливание семян гранозаном с красителем (1,5 кг/т) или меркурбензолом (1,5—2 кг/т). [39, 41]

Род *Trichothecium* Lk — Трихотеций

Воздушный мицелий распростертый, пушисто-мучнистый, сначала белый, потом розовый, образует густой порошистый налет. Конидиеносцы прямые, простые, цилиндрические, на верхушке слегка вздутые. Конидии грушевидные, продолговатые с одной перегородкой, слегка перетянутые, к основанию немного вытянутые, с нижней (меньшей) несимметричной клеткой, отчленяются по одной, обычно сгруппированы в головку на верхушке конидиеносца, в массе розовые.

Виды рода паразитируют на высших растениях, вызывают гнили. [44]

***Trichothecium roseum* Lk — Трихотеций розовый (рис. 1.47)**

Возбудитель гнили. Один из возбудителей кагатной гнили сахарной свеклы, а также плесневения семян и проростков кукурузы.

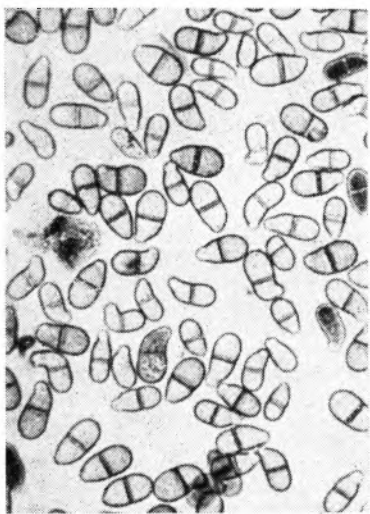


Рис. 1.47. *Trichothecium roseum*: конидии

Воздушный мицелий хорошо развит, паутинистый. Конидиеносцы простые, прямостоячие, цилиндрические, $120 - 130 \times 4 - 5$ мкм. Конидии грушевидные, несимметричные, бесцветные, в массе розовые, двухклеточные, $12 - 23 \times 8 - 11$ мкм, часто собраны в головку.

Поражает хлопчатник, рис, подсолнечник, сою.

На листьях, стеблях, зерне, бобах появляется порошистый розовый налет. Развитию болезни способствует повышенная влажность воздуха. У хлопчатника поражаются коробочки разной зрелости. На створках сначала образуются темно-зеленые пятна, а через неделю — розовый, легко распыляющийся налет. Волокно в коробочке загнивает и превращается в порошоквидную массу. Коробочки не раскрываются или слегка растрескиваются, часто подсыхают и опадают. У риса развивается розовое плесневение семян, у подсолнечника — розовая гниль коробочек и семян.

Источник инфекции — конидии и мицелий, сохраняющиеся в пораженных растительных остатках.

Болезнь приводит к незначительным потерям урожая.

Распространение: повсеместно, особенно в районах с повышенной влажностью и температурой.

Меры борьбы: протравливание семян ТМТД (1,5—2 кг/т), тигамом или фентиурамом (по 2 кг/т), уничтожение растительных остатков. [9, 41, 42, 58]

Род *Piricularia* Sacc. — Пирикулария

Колонии распростерты, мелковолоконистые, серовато- или оливково-коричневые. Мицелий погруженный. Конидиеносцы хорошо выраженные, тонкие, выходят из устьиц по одному или по несколько, простые, прямые или извилистые, кверху коленчатые, бледно-коричневые, гладкие, с цилиндрическими тонкостенными зубчиками, отделяющимися от конидии перегородкой. Конидии одиночные, сухие, образуются как на верхушке конидиеносца, так и на боковых зубчиках. Сначала образуется конидия на верхушке конидиеносца, затем рядом — новая точка роста, развивается веточка конидиеносца, а на ней — следующая конидия; этот процесс повторяется 7—9 раз. Образование последовательных конидий происходит с интервалами около часа. Конидии обратногрушевидные, конусовидные или обратнобулавовидные, бесцветные или бледно-оливково-коричневые, гладкие, с 1—3 (обычно 2) перегородками, часто с выступающим зубчиком.

Представители этого рода паразитируют на злаках, вызывают пятнистость листьев. [44]

Piricularia oryzae Cav Пирикулария риса (рис. 1.48)

Возбудитель пирикуляриоза риса.

Конидиеносцы цилиндрические, к вершине суженные, у основания слегка вздутые, $60 - 120 \times 4 - 5$ мкм. Конидии обратнобулавовидные, к вершине сужающиеся, $17 - 23 \times 8 - 11$ мкм, с двумя перегородками.

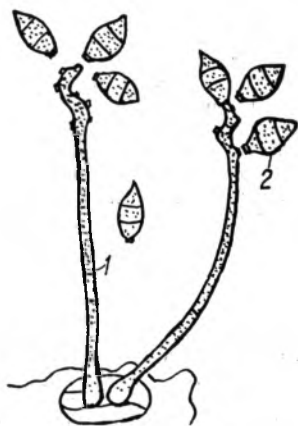


Рис. 1. 48. *Piricularia oryzae*:
1 — конидиеносцы; 2 — конидии
[44]

Один из наиболее вредоносных и распространенных видов. Поражает костер, просо, тимopheевку, пырей, которые служат источником заражения риса. Существуют 32 расы гриба, различающиеся патогенностью для разных сортов риса.

Известны две формы заболевания — листовая и узловая. При листовой форме, развивающейся на ранних стадиях вегетации (до выхода в трубку), на листьях появляются светло-серые пятна. На верхней поверхности листьев образуются удлинённые, сероватые с темно-бурой каймой пятна спороношения гриба, на нижней — почти черные с грязно-серым налетом.

Узловая форма проявляется перед выметыванием метелок, когда гриб поражает узлы стебля. Узлы чернеют, размочаливаются, на них образуются перетяжки и стебель ломается. Наибольший вред приносит заболевание в период колошения и цветения риса. Метелки высыхают до образования зерна, или в них образуются щуплые, недоразвитые зерновки. В сухой соломе мицелий гриба сохраняется 2—4 года (особенно в узлах стеблей).

Развитию болезни способствуют температура 15—35 °C и высокая влажность воздуха (80 %).

Источник инфекции — мицелий, сохраняющийся на растительных остатках.

Болезнь приводит к потере 20—30 % урожая. Возбудитель выделяет фитотоксины — пирикулярин и α -пиколиновую кислоту.

Распространение: повсеместно в районах рисосеяния, чаще на Дальнем Востоке, Северном Кавказе, в Украинской ССР.

Меры борьбы: соблюдение севооборота с ротацией зерновых на прежнее место, не ранее чем через 3 года; протравливание семян гранозаном с красителем (2 кг/т), 3 %-ным раствором родана (0,23 л/т) с последующим томлением в течение 24 ч, а также антибиотиками: бластицидином, касугальцином и др.: опрыскивание посевов цинебом (3 кг/га) или 1 %-ной бордоской жидкостью. [39, 41, 44, 51]

***Piricularia grisea* (Cook.) Sacc. — Пирикулярия серая**

Син.: *Trichoscypha grisea* Cook.

Возбудитель серой пятнистости, или пирикуляриоза.

Конидиеносцы собраны в серые пучки, 150 × 2,5 — 4,5 мкм. Конидии верхоушечные, грушевидные, к основанию заостренные, с тремя перегородками, без перетяжек, 17 — 28 × 6 — 9 мкм. Поражает просо, сорго, рожь, кукурузу и др.

Симптомы заболевания, источник инфекции, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *P. oryzae*. [39, 41, 44, 51]

Род *Ramularia* Ung. — Рамулярия

Конидиеносцы короткие, реже — удлинённые, цилиндрические, у вершины с зубчиками, собраны в пучки, реже одиночные, выступающие из устьиц или прорывающиеся через эпидермис. Конидии яйцевидные или цилиндрические, с закругленными концами, одно-, двухклеточные, бесцветные или слегка окрашенные, иногда в коротких цепочках.

Телеоморфа — *Mycosphaerella*.

Представители этого рода поражают многие виды растений: батат, кориандр, клубнику, землянику, ромашку, люцерну, мяту, нарцисс, эспарцет, ревень, шавель, валериану и др.; вызывают рамуляриоз. [44]

***Ramularia betae* Rostr. — Рамулярия свеклы (рис. 1.49)**

Возбудитель пятнистости листьев, или рамуляриоза, сахарной свеклы.

Конидиеносцы собраны в пучки, находятся на обеих поверхностях листьев. Конидии цилиндрические, $10 - 25 \times 4 - 5$ мкм, на концах суженные или заостренные, одно- или двухклеточные.

Конидиальная стадия дает несколько генераций в год.

На листьях больных растений появляются мелкие, круглые или неправильной формы пятна, которые постепенно увеличиваются в размере. В центре они бурые, с темно-бурой каймой или без нее. Пятна на нижней поверхности листьев опушены белым порошковидным налетом конидиального спороношения гриба. Поврежденные листья усыхают.

Болезнь похожа на церкоспороз, но отличается от него пятнами менее правильной формы и белым, а не серым, налетом.

Источник инфекции — мицелий, сохраняющийся на растительных остатках.

Болезнь приводит к преждевременному усыханию листьев, снижению урожая и сахаристости корнеплодов.

Распространение: Украинская ССР, Литовская ССР, Латвийская ССР.

Меры борьбы: соблюдение севооборота; опрыскивание растений 1 %-ным раствором бордоской жидкости, 0,1 %-ным топсином-М или бенлатом (0,6—0,8 кг/га), поликарбабином, купрозаном (по 2,4—3,2 кг/га), 0,5 %-ным цинебом, хлороксидом меди (3,2—4 кг/га); выращивание устойчивых сортов. [39, 41, 42, 44, 58]

Ramularia tulasnei Sacc.— Рамулярия Тюляна

Возбудитель белой пятнистости листьев земляники.

Конидиеносцы неразветвленные, бесцветные, $30 \times 3 - 4$ мкм, собраны в пучки, выступают из устьиц на обеих поверхностях листьев. Конидии бесцветные, цилиндрические, одно-, трехклеточные, $15 - 45 \times 2,5 - 4,5$ мкм.

Телеоморфа — *Mycosphaerella fragariae* (Tul.) Sacc.

Поражает преимущественно листья, реже черешки, цветоносы и плодоножки. На листьях образуются округлые белые пятна с пурпурной каймой, которые часто сливаются. Со временем центральная часть пятна выпадает. На других пораженных органах пятна вытянутые, бурые, затем в центре белеющие. При сильном поражении образуются перетяжки и органы надламываются. Оптимальная температура для развития болезни $18 - 23^\circ\text{C}$.

Источник инфекции — склероции.

Болезнь приводит к уменьшению ассимиляции листьев и снижению урожая.

Распространение: повсеместно в районах выращивания.

Меры борьбы: такие же, как против *R. betae*.

Другие вредоносные виды: *R. medicaginis* Bond. et Lebed.— р. люцерны, поражает листья люцерны; *R. onobrychidis* Allesch.— р. эспарцета, поражает листья эспарцета; *R. rhei* Allesch.— р. ревеня, поражает листья ревеня. [41, 44, 58]

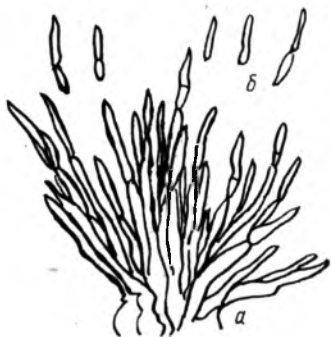


Рис. 1.49. *Ramularia betae*:

а — пучок конидиеносцев; б — конидии [44]

Под *Cercospora* Sacc. — Церкоспорелла

Мицелий развивается внутри ткани питающего растения. Конидиеносцы простые, выходящие пучками из устьиц на нижней стороне пораженных грибом листьев растений. Конидии цилиндрические или булавовидные, удлинённые, с многочисленными поперечными перегородками.

Cercospora herpotrichoides Fron — Церкоспорелла герпотриховидная (рис. 1.50)

Возбудитель церкоспореллезной гнили или эллипсовидной, глазковой пятнистости стеблей злаковых культур.

Мицелий внутри растения сначала бесцветный, затем темнеющий, на поверхность растения прорастают толстостенные, круглые темно-

окрашенные клетки, часто образующие склероции. Конидиеносцы в виде коротких боковых ветвей. Конидии бесцветные, игольчатые, в верхней части согнутые, с перегородками (до 6), 50—70 мкм дл., возле основания 2—3 мкм, около верхушки 1—1,5 мкм толщ., по 2—4 на конидиеносце.

На питательных средах обильно образует темноокрашенные толстостенные клетки, превращающиеся в скопления типа микросклероциев, которые видны невооруженным глазом в виде черных точек (100—500 мкм). В природных условиях такие образования иногда появляются на пятнах и на поверхности стеблей пораженных растений.

Один из самых вредоносных видов. Поражает основание стебля взрослых растений и проростков озимой пшеницы, ребе ячменя и еще реже ржи.

Характерным признаком поражения является образование на нижних листовых влагалищах и на междоузлиях стеб-

лей осенью или поздней весной удлиненных эллипсоидальных пятен, обычно желтоватых или буроватых, окруженных бурой или пурпурной каймой. Иногда пятна покрывают все основание стеблей, вследствие чего ткань теряет тургор и растения полегают, причем беспорядочно, в отличие от полегания, вызванного непаразитными причинами (например, в направлении ветра). Оптимальная температура для заражения ржи и ячменя 10 °С, пшеницы — 7—15 °С.

Источник инфекции — мицелий и склероции, сохраняющиеся в пораженных растительных остатках.

Болезнь приводит к уменьшению размеров колосьев и массы зерна, часто к белоколосости.

Распространение: западные районы европейской части СССР, Северный Кавказ.

Меры борьбы: протравливание семян препаратами, применяемыми против *Tilletia caries*; соблюдение севооборота и агротехники: опрыскивание посевов фундазолом или бенлатом (0,3—0,6 кг/га); выведение устойчивых сортов.

Другие вредоносные виды: *C. valerianae* Siemaszko — ц. валерианы, поражает листья валерианы; *C. inconspiqua* (Wint.) Koch. — ц. не приметная, поражает листья лилии; *C. persicae* Sacc. — ц. персика, поражает листья персика. [39, 41, 44, 51, 58]

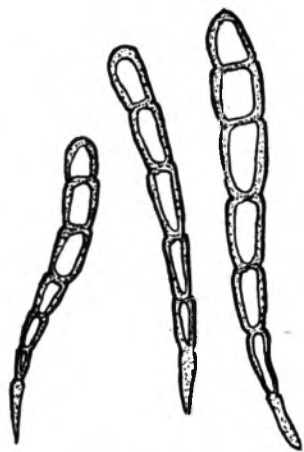


Рис. 1.50. *Cercospora herpotrichoides*: конидии [44]

Семейство Dematiaceae — Дематиевые

Род *Aureobasidium* Viala et Boy. — Авребазидий

Мицелий большей частью погруженный, сначала белый, затем темнеющий. Конидиеносцы слабо обособлены. Конидии полуэндогенные, боковые, одиночные, эллипсоидальные или яйцевидные, бесцветные, гладкие, одноклеточные, почкующиеся, образуют слизистую массу.

Представители рода вызывают пятнистость листьев различных растений.

Aureobasidium pullulans (DB) Arnaud — Авребазидий почкующийся (рис. 1.51)

Син.: *Dematium pullulans* DB, *Pullularia pullulans* Berk., *Aureobasidium vitis* Viala et Boy.

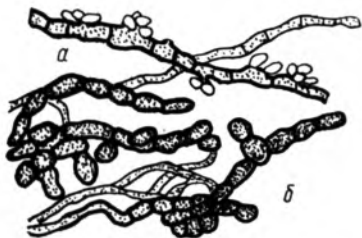
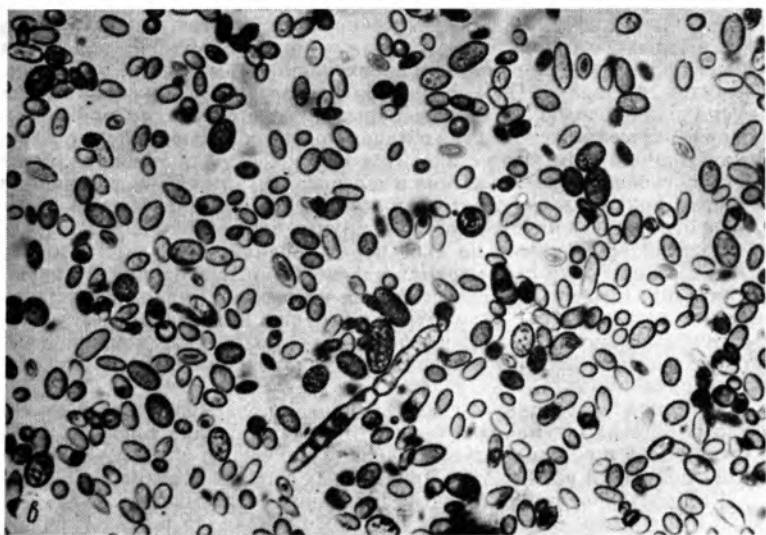


Рис. 1.51. *Aureobasidium pullulans*:

а — образование конидий почкованием;
б — цепочки хламидоспор; в — конидии
[65]



Возбудитель пятнистости, или антракноза, листьев.

Известно несколько биологических форм и рас возбудителя, отличающихся патогенной активностью.

Конидиеносцы 5—8 мкм толщ., коричневые, с маленькими боковыми выступами. Конидии $4-6 \times 2-3$ мкм.

Поражает различные растения.

У клевера повреждаются надземные органы в течение всей вегетации, но особенно сильно в фазе бутонизации. На листьях, стеблях и других органах появляются вытянутые узкие пятна темного цвета, с возрастом светлеющие в центре. На них образуются трещины, язвы. Пораженные органы надламываются, растение буреет, засы-

хает, кажется обожженным. Заболевание сильнее проявляется на кислых почвах. Развитию болезни способствуют температура 14—16 °С, повышенная влажность воздуха.

Источник инфекции — хламидоспоры, сохраняющиеся в семенах и растительных остатках.

Болезнь приводит к снижению урожая клеверного сена на 50 %, семян — на 60 %.

Меры борьбы: протравливание семян 80 %-ным ТМТД или 65 %-ным фентиурамом (3,4 кг/т); ранний укос зараженных участков. [44, 58]

Aureobasidium pullulans var. *lini* (Laff) Cooke — **Ауреобазидий почкующийся разновидность льновая**

Син.: *Polyspora lini* Laff., *Kabatiella lini* (Laff.) Karak.

Возбудитель побурения, или ломкости стеблей (полиспороза), льна.

Конидиеносцы $27 \times 6,5$ мкм, образуют на верхушке и по бокам 3—5 конидий. Конидии разнообразной формы с мелкозернистым содержимым, $9-20 (15) \times 4$ мкм. Когда конидии опадают, на их месте образуются новые. При неблагоприятных условиях мицелий распадается на хламидоспоры. В культуре на питательной среде колонии слизистые, различной окраски (от белых до черных). В сухих семенах патоген сохраняет жизнеспособность до 2,5 лет, на растительных остатках и в почве — до 1 года.

Источник инфекции — хламидоспоры, сохраняющиеся в семенах, растительных остатках, почве. Поражает листья, стебли, коробочки и семена. Болезнь проявляется в образовании бурых пятен, часто сливающихся, и изломов. Первые симптомы заболевания обнаруживаются на семядолях всходов льна в виде бурых пятен с темной каймой. Затем на корневой шейке или подсемядольном колене образуются бурые перетяжки, гкань в этом месте становится хрупкой, стебли ломаются, полегают и погибают. В фазе цветения и зеленой спелости пятна появляются в местах прикрепления листьев к стеблю. Пораженные листья засыхают и отмирают, а на стебле остаются бурые пятна. Массовое проявление болезни наблюдается на льне перед уборкой. Стебель, веточки, метелки и коробочки покрываются вдавленными, шероховатыми бурыми пятнами. Стебель становится бурым и ломким. Бурая пятнистость остается и на волокне в виде «бурой присухи». Развитию болезни способствуют повышенная влажность, резкие колебания температуры, а также избыток фосфора в почве. Оптимальная температура для развития гриба 20—23 °С.

Источник инфекции — хламидоспоры, сохраняющиеся в растительных остатках, семенах и почве. Болезнь приводит к потере 50 % урожая семян и соломы, качество волокна ухудшается на 3—4 номера за счет снижения прочности и прядильных свойств волокна.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: оздоровление семенного материала и почвы; очистка и сортировка семян; протравливание семян 80 %-ным раствором ТМТД (2—3 кг/т); внесение в почву микроэлементов (бора, меди, цинка), повышенных доз калия (90—120 кг/га); агротехнические мероприятия; при первых признаках болезни — двухкратное опрыскивание посевов. [41, 42, 44, 51]

Род *Thielaviopsis* Went. — Твелавиопсис

Колонии распростертые, серые, оливковые, черно-коричневые, бархатистые или порошистые. Мицелий частично погруженный, частично поверхностный. Конидиеносцы простые, неправильно ветвистые, прямые или извилистые, бесцветные или бледно-коричневые, гладкие. В цикле

развития гриба имеется две стадии: 1) образование эндогенных фиалоконидий, обычно цилиндрических, бесцветных, развивающихся цепочками на фиалидах, 2) образование на концах гиф темноцветных бочонковидных или цилиндрических хламидоспор (артроспор) с толстыми стенками, соединенных в цепочки.

Представители этого рода — паразиты или сапротрофы растений, вызывают черную корневую гниль.

***Thielaviopsis basicola* (Berk. et Br.) Ferr. — Тиелавиопсис грунтовой** (рис. 1.52)

Возбудитель черной корневой гнили.

Конидиеносцы $50 \times 6-9$ мкм. Артроспоры обычно в цепочках, длительно остаются вместе, напоминая многоклеточные конидии, потом разделяются. Они продолговатые или короткоцилиндрические, темно-бурые, с толстой бородавчатой оболочкой, $7-2$ мкм дл., $10-17$ мкм толщ. Фиалиды до 100 мкм дл., $5-8$ мкм толщ. Фиалоконидии цилиндрические, на концах усеченные, бесцветные, $7-17 \times 2,5-4,5$ мкм. Фиалоспоры служат только для размножения вида в период вегетации, а артроспоры являются источником инфекции.

Поражает свыше 100 видов растений. Особенно вредоносен для хлопчатника, многих бобовых, табака, льна, фасоли, маша, джута.

У табака особенно сильно поражается рассада. Корешки буреют по всей длине, или с образованием перетяжек: они покрываются тонким темным налетом мицелия и спороношения гриба. Корни отмирают, листья желтеют. Растение погибает. Развитию заболевания способствует температура $16-20^\circ\text{C}$.

Источник инфекции — артроспоры, сохраняющиеся в почве и пораженных растительных остатках.

Болезнь приводит к потере $20-30\%$ урожая.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: обеззараживание почвы 40% -ным раствором карбатиона не позднее чем за 30 дней до высева семян; агротехнические мероприятия. [6, 14, 16, 21, 44]

***Thielaviopsis basicola* Ferr. f. *gossypii* Zarom. — Тиелавиопсис грунтовой ф. хлопчатниковая**

Возбудитель черной корневой гнили хлопчатника.

Морфология органов спороношения подобна таковой *T. basicola*.

Весной поражаются всходы хлопчатника, а осенью — дозревающие растения. Особенно подвержены заболеванию средневолокнистые и тонковолокнистые сорта. Растения теряют тургор и отмирают. Корни их становятся темно-пурпурными или почти черными, поверхностные ткани мацерируются. При поражении в фазе 4—5 листьев тургор хотя и сохраняется, но листья становятся тусклыми с сероватым оттенком. Корневая шейка растрескивается и утолщается. Повышение температуры и уменьшение влажности почвы приводит к выздоровлению растений.

Осенью болезнь проявляется с новой силой и развивается до конца вегетации. Листья теряют тургор, увядают и засыхают, но остаются зелеными, позже буреют и делаются хрупкими. Ткани стебля приобретают ярко-коричневую окраску, подсыхают и становятся ломкими. У корневой шейки появляется вздутие, стебель искривляется.

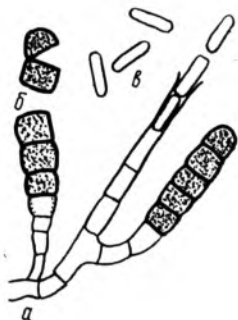


Рис. 1.52. *Thielaviopsis basicola*:

а — конидиеносцы; б — артроспоры; в — фиалоконидии [65]

Источник инфекции — артроспоры, сохраняющиеся в пораженных растительных остатках и почве.

Болезнь приводит не только к снижению урожая, но и к уменьшению в 1,5 раза разрывной прочности волокна, ухудшению качества семян и содержания в них масла.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: соблюдение севооборота; внесение минеральных удобрений в оптимальных дозах; протравливание семян суспензией 65 %-ного фентиурама (10—12 кг/га препарата и 15—20 л воды с прилипательной добавкой на 1 т опущенных и механически делинтивированных семян) или суспензией 20 %-ного дуста либо трихлорфенолята меди (6—7 кг/га препарата и 15—20 л воды с прилипательной добавкой на 1 т семян). [41, 42, 51]

Род *Cladosporium* Link — Кладоспорий

Мицелий темноокрашенный, погруженный в субстрат, или поверхностный. Конидиеносцы древовидной формы, собраны в пучки или одиночные, буроватые или бледно-оливкового цвета, прямостоячие, септированные. Короткие разветвленные цепочки конидий, образуемых по типу бластоспор, расположены на верхушке конидиеносца и формируют боковые ветви. Непосредственно на конидиеносце развиваются длинные цилиндрические конидии, которые называют базальными конидиями, или метаконидиями. Эти конидии дают начало более коротким продолговато-эллипсоидальным или цилиндрическим конидиям, от которых, в свою очередь, отпочковываются одноклеточные яйцевидные или овальные конидии. Образованные на одном конидиеносце конидии различаются по форме и размерам. Оболочка их гладкая или шиповатая. У многих видов при созревании конидий оболочка становится шиповато-бородавчатой. На одном конидиеносце образуется 100—300 конидий (в зависимости от вида).

У паразитических видов конидии более крупные и они образуются в меньшем количестве.

Наличие меланинового пигмента, определяющего окраску мицелия и конидий, определяет их устойчивость к облучению и широкое распространение в различных экологических нишах.

Представители рода — сапротрофы и паразиты растений, вызывают оливковую плесень злаковых культур, паршу, бурую пятнистость листьев, стеблей, всходов и плодов.

***Cladosporium cucumerinum* Ell. et Arth. — Кладоспорий огурцовый**

Син.: *Cladosporium cucumeris* Frank, *Scolecotrichum melophthorum* Prill et Delacr.

Возбудитель гуммоза, или парши огурцов.

Колонии бледно-серовато-оливковые, бархатистые или войлочные. Конидиеносцы до 400 мкм дл., 3—5 мкм толщ., гладкие. Базальные конидии с 1—2 перегородками или одноклеточные, до 30 мкм дл., 3—5 мкм толщ., гладкие. Конидии собраны в длинные разветвленные цепочки, цилиндрические, с закругленными концами, эллипсоидальные, веретеновидные или почти шаровидные, гладкие или мелкобородавчатые, 4—25 × 2—6 мкм, в среднем 4—9 × 3—5 мкм.

Поражаются в основном плоды. Они покрываются сероватыми вдавленными пятнами, быстро увеличивающимися и иногда покрывающимися темно-зеленым бархатистым налетом. Гниль проникает глубоко, ткань разлагается, превращаясь в текучую массу. При поражении стеблей и листьев развитие побега прекращается, он почти перестает расти в длину. Характерными признаками являются стеклянистый вид и большая хрупкость пораженных побегов.

Особенную опасность заболевание представляет для растений, выращиваемых в закрытом грунте при пониженной температуре и высокой влажности.

Оптимальная температура для развития болезни 22—25 °С, влажность — 95 % (при влажности 75 % растения заражаются слабо, а при влажности ниже 60 % заражения не происходит).

Источник инфекции — конидии и мицелий, сохраняющиеся в пораженных растительных остатках, почве, семенах.

Болезнь приводит к потере 30—40 % и более урожая.

Распространение: повсеместно, особенно в закрытом грунте.

Меры борьбы: уничтожение растительных остатков; дезинфекция теплиц; соблюдение режима влажности в теплицах (не выше 70 %); четырех-пятикратное опрыскивание растений 0,4 %-ной суспензией цинеба (2,4—3,2 кг/га). [6, 14, 16, 34, 41, 44, 47, 58]

Cladosporium linicola Pidopl. et Deniak — Кладоспорий льновы

Возбудитель гнили семян льна.

Конидиеносцы до 50 мкм дл. в виде коротких боковых ответвлений гиф. Конидии от продолговатых до короткоэллипсоидальных, 6 — 15 × 3,8 — 6 мкм, оливковые, сначала гладкие, затем мелкобугорчатые, одно-двухклеточные, образуют разветвленные цепочки. Базальные конидии в основном одноклеточные, иногда с одной перегородкой.

На пораженных семенах образуется темно-оливковый налет спороношения гриба. Ткань размягчается и загнивает.

Источник инфекции — конидии и мицелий, сохраняющиеся в семенах.

Развитию болезни способствуют повышенные влажность и температура при хранении.

Болезнь приводит к снижению всхожести и изреживанию посевов.

Распространение: повсеместно, в районах возделывания.

Меры борьбы: такие же, как против *Mucor mucedo*. [7, 16, 41, 44]

Cladosporium herbarum (Pers.) Lk — Кладоспорий травяной (рис. 1.53).

Возбудитель оливковой плесени злаков, один из возбудителей корнеа сахарной свеклы.

Конидиеносцы прямые или извилистые, часто узловатые, гладкие до 250 мкм дл., 3—6 мкм толщ. Конидии в длинных, часто ветвистых цепочках, эллипсоидальные или продолговатые, с толстой оболочкой, мелкобугорчатые, 8—15 × 4—6 мкм, иногда 5—23 × 3—8 мкм, с маленьким рубчиком на концах.

Телеоморфа — *Mycosphaerella tassiana* (deN.) Joh.

Обычный сапрофит, иногда проявляющий фитопатогенные свойства. Поражает хлебные злаки, семена сои, листья и корнеплоды гниющей сахарной свеклы.

Болезнь проявляется в период созревания зерновок. На стеблях, колосьях, зернах и стареющих листьях образуется оливково-черный плотный налет, листья отмирают. При сильном развитии болезни растение погибает. Развитию заболевания способствует высокая влажность воздуха.

Источник инфекции — мицелий и конидии, сохраняющиеся в пораженных растительных остатках и зерне.

Болезнь приводит к недобору 10 % урожая (в годы сильного развития болезни).

Распространение: повсеместно.

Меры борьбы такие же, как против *Tilletia caries*.

Cladosporium griseo-olivaceum Pidopl. et Deniak.— Кладоспорий серо-оливковый

Возбудитель оливковой плесени зерновок кукурузы.

Конидиеносцы с ножкой, $50-150 \times 2,75-4$ мкм. Конидии оливковые, эллипсоидальные или почти шаровидные, $3,8-1,9$ мкм в диам., одноклеточные.

Симптомы проявления болезни, источник инфекции, вредоносность, распространение, меры борьбы такие же, как и у *C. herbarum*.

Cladosporium transchelii var. **semenicola** Pidopl. et Bilai — Кладоспорий Траншеля разновидность семенная

Возбудитель оливковой плесени зерновок овса.

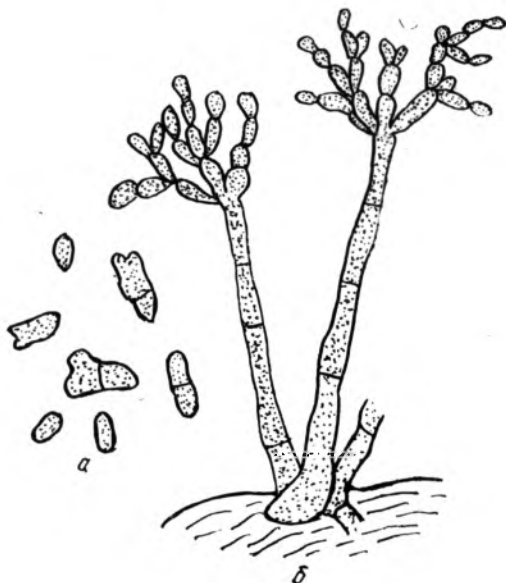


Рис. 1.53. *Cladosporium herbarum*:

а — конидии; б — конидиеносцы [65]

Конидиеносцы до 170 мкм дл., около $4,5-5$ мкм толщ. Конидии одноклеточные, иногда 2—3-клеточные, $4,5-8 \times 2,8-4,2$ мкм, базальные конидии 12—14 мкм дл.

Симптомы болезни, источник инфекции, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *C. herbarum*.

Cladosporium carpophilum Thuem.— Кладоспорий плодовый

Син.: *Fusicladium carpophilum* (Thuem.) Oud.

Возбудитель парши плодово-ягодных культур.

Конидиеносцы прямые или извилистые до 100 мкм дл., 4—6 мкм толщ. Базальные конидии цилиндрические, до 32 мкм дл., 4—5 мкм толщ., мелкобугорчатые. Конидии от цилиндрических до веретеновидных, $12-20 \times 4-5$ мкм, образуют простые и ветвистые цепочки, состоящие из 3—4 конидий.

Телеоморфа *Venturia carpophila* Fisch.

Симптомы болезни, источник инфекции, вредоносность распространение и меры борьбы такие же, как у *Venturia pirina*. [23, 41, 44]

Род *Curvularia* Boed. — Курвулария

Мицелий войлочно-бархатистый, коричневый, серый или черный, погруженный в субстрат. Конидиеносцы прямые или извилистые, часто коленчатые, коричневые, гладкие. Конидии одиночные, часто согнутые или прямые, булабовидные, эллипсоидальные, широковеретеновидные с тремя или большим числом поперечных перегородок, бледно- или темно-коричневые, с более светлыми крайними клетками, гладкие или бородавчатые. У некоторых видов наряду с нормальными образуются трехконечные конидии.

Виды рода паразитируют на злаковых культурах, вызывают черную пятнистость различных органов.

Curvularia trifolii (Kauffm.) Boed. — Курвулария клеверная (рис. 1.54)

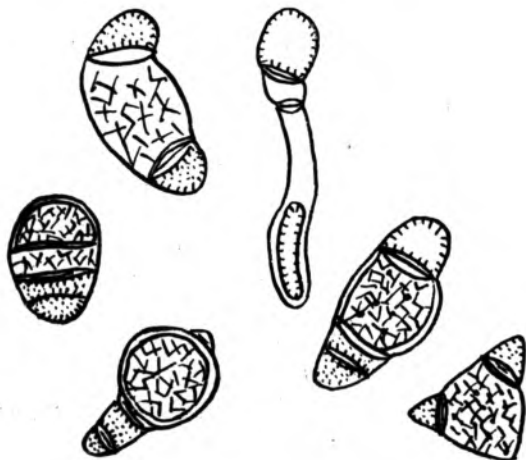


Рис. 1.54. *Curvularia trifolii*:

конидии [65]

Син.: *Brachysporium trifolii* Kauffm.

Возбудитель пятнистости листьев клевера.

Конидиеносцы у вершины коленчатые, 5—6 мкм в диам. Конидии коричневые с тремя перегородками, неравнобоко-брюшковидно-веретеновидные, согнутые, иногда треугольные, $25 - 35 \times 11 - 15$ мкм.

Симптомы заболевания, источник инфекции, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *Cladosporium herbarum*.

Другие вредоносные виды: *C. lunata* (Wakk.) Boed. — к. лунообразная, поражает верхушки риса; *C. inaequalis* (Shear.) Boed. — к. неравнобокая, поражает рожь, кукурузу, пшеницу, горох; *C. tuberculata* Sain. — к. бородавчатая, поражает листья кукурузы, зерно риса на корню. [44]

Род *Alternaria* Nees — Альтернария

Мицелий обычно окрашен в оливковые или оливково-бурые тона, нередко в молодом возрасте белый. Конидиеносцы простые, иногда слабо отдифференцированы от гиф, одиночные или в пучках. Конидии (пороспоры) многоклеточные, темноокрашенные, обратнойцевидные или обратнобулабовидные, с поперечными или продольными перегородками, одиночные или собраны в цепочки акропетального типа раз-

ной длины. У вершины вытянуты в более светлую шейку, часто с поперечными перегородками, нередко нитевидными.

Строение и форма конидий является основным систематическим признаком.

Представители рода широко распространены в природе (более 100 видов), около 25 видов растений являются сапротрофами или факультативными паразитами, вызывают пятнистость листьев, загнивание семян, ингибируют прорастание семян у фасоли, земляники, люцерны, шпината, табака, клевера, пшеницы, мака.

***Alternaria solani* (Ell. et Mart.) Sor. — Альтернария пасленовая**
Син.: *Macrosporium solani* Ell. et Mart., *Alternaria porri* (Ell.)

Neerg. f. sp. *solani* (Ell. et Mart.) Neerg., *A. dauci* (Kuhn.) Grov. et Skolko. sp. *solani* (Ell. et Mart.) Neerg.

Возбудитель пятнистости, или альтернариоза, листьев и клубней картофеля.

Конидиеносцы до 110 мкм дл., 6—10 мкм толщ. Конидии прямые, обратнобулавовидные, сужающиеся к шейке, длина которой такая же, как корпуса конидии или больше, 150—300 мкм, 15—19 мкм толщ., с 1—9 поперечными перегородками и немногими продольными, или без них. Шейка 2,5—5 мкм толщ.

На листьях больших растений образуются коричневые или темно-коричневые пятна, часто концентрические. При благоприятной температуре и влажности пятна заметны уже на 2—3-й день после заражения, а конидии образуются на 3—4-й день, когда пятно достигает около 3 мм.

Рис. 1.55. *Alternaria cucumerina*: конидии [65]

Гриб выделяет альтернариевую кислоту, которая вызывает некроз стеблей, черешков и листьев.

Оптимальная температура для заражения клубней 13—16 °С, при 5—7 и 25 °С развитие болезни незначительно.

Источник инфекции — мицелий и конидии, сохраняющиеся в растительных остатках, почве, клубнях.

Вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *A. brassicae*.

***Alternaria cucumerina* (Ell. et Ev.) Elliot. — Альтернария огурцовая**
(рис. 1.55)

Син.: *Macrosporium cucumerinum* Ell. et Ev.

Возбудитель пятнистости, или альтернариоза, огурцов.

Конидиеносцы коленчатые или прямые, 15 — 72 × 5 — 6 мкм, с 1—6 перегородками, со слегка вздутым основанием. Конидии яйцевидные или обратнобулавовидные с 1—10 продольными и 5—13 поперечными перегородками, гладкие, с возрастом бородавчатые, 33,6 — 129,4 × 13,4 — 33,6 мкм. Шейка прямая, тонкая с 2—6 перегородками, 20 — 336 × 1,3 — 5 мкм, сужающаяся до 1—2,5 мкм.

На листьях и плодах огурцов появляются маленькие округлые мокнущие беловатые или ржавато-коричневые пятна, позже увели-

чивающиеся. Часто на верхней поверхности листа пятна зональные со светло-коричневым краем.

Источник инфекции — как у *A. solani*.

Вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *Cladosporium cucumerinum*.

***Alternaria linicola* Grov. et Skolko. — Альтернария льновая**

Син.: *Alternaria linicola* Neerg.

Возбудитель пятнистости, или альтернариоза, всходов льна.

Конидиеносцы простые, прямые или коленчатые, одиночные или в пучках. Конидии обычно одиночные, гладкие, продолговатые, эллипсоидальные или обратнобулавовидные, $22,5 - 130,5 (175) \times 7,5 - 28,5$ мкм, без шейки, с 4—16 поперечными и несколькими (до 4) продольными перегородками, или без последних, постепенно переходящими в нитевидную шейку с 1—3 перегородками или без них, $14 - 252$ мкм дл.

На корешках и нижней части стеблей молодых растений образуется черный налет, вызывающий часто выпадение всходов льна.

Источник инфекции — мицелий и конидии, сохраняющиеся в семенах.

Болезнь приводит к выпадению всходов.

Распространение: повсеместно в районах с повышенной влажностью.

Меры борьбы: такие же, как против *A. brassicae*.

***Alternaria gossypii* (Jacq.) Nisicado — Альтернария хлопчатника**

Син.: *Macrosporium gossypii* Jacq.

Возбудитель пятнистости, или альтернариоза, волокон и всходов хлопчатника.

Мицелий темно-коричневый. Конидиеносцы короткие, зубчатые. Конидии слегка булавовидные, часто яйцевидные с 2—3 поперечными перегородками, $22 - 27 \times 9 - 11$ мкм, одиночные или в коротких цепочках.

Болезнь начинает проявляться у всходов и прогрессирует в течение вегетации растения. На семядолях, листьях, прицветниках и коробочках образуются буроватые пятна с хорошо выраженной зональностью в виде концентрических кругов. На пятнах появляется оливковый налет спороношения гриба. При сильном поражении листья во второй половине лета опадают, что приводит к недоразвитости коробочек и слабой распушенности волокон. Иногда волокно приобретает коричнево-бурю окраску. Семена теряют или снижают всхожесть. Развитию заболевания способствует температура 15°C и повышенная влажность воздуха.

Инкубационный период болезни 3—5 дней.

Источник инфекции: мицелий и конидии, сохраняющиеся в растительных остатках, семенах, почве.

Меры борьбы: уничтожение растительных остатков и вредителей хлопчатника (тли, люцернового клопа и др.). [14, 44]

***Alternaria brassicae* (Berk.) Sacc. — Альтернария капусты (рис. 1.56)**

Син.: *Macrosporium brassicae* Berk.

Возбудитель альтернариоза капусты.

Конидиеносцы простые, прямые или согнутые, иногда коленчатые, до 70 мкм дл., 5—8 мкм толщ. Конидии в длинных цепочках до 20 и более, выходят через пору в конидиеносце, почти цилиндрические или обратнобулавовидные, со слабо выраженной шейкой, с 1—11 (6) поперечными и не более чем с 6 продольными перегородками, гладкие, при старении слегка бородавчатые, $80 - 130 \times 8 - 20$ мкм.

Поражаются в основном семенники капусты. На кроющих листьях капусты первого года появляются крупные округлые пятна с черным бархатистым налетом. Пораженные листья загнивают. На стручках семенников образуются отдельные черные блестящие пятна, семенники сморщиваются и засыхают. Зараженные семена остаются недоразвитыми, щуплыми, тускнеют, теряют всхожесть. Поражаются и всходы. На семядолях и стеблях образуются черные некротические полосы и пятна. Всходы погибают.

Источник инфекции — мицелий и конидии, сохраняющиеся в растительных остатках, семенах.

Болезнь приводит к снижению всхожести семян (60—100 %).

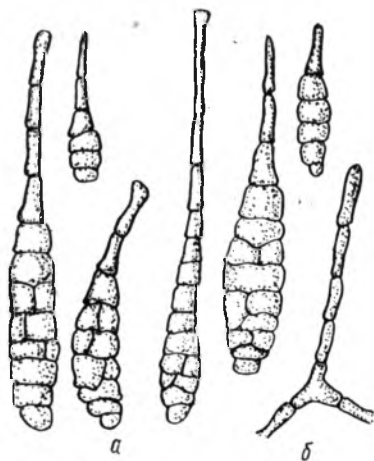
Распространение: повсеместно, особенно в районах с повышенной влажностью (Черноморское побережье Краснодарского края, северо-западные районы СССР).

Меры борьбы: уничтожение растительных остатков; просушка семенников; протравливание семян после обмолота фентиурамом (3 г/кг) или ТМТД (8 г/кг); соблюдение правильного режима хранения семян (2—3 °С, влажность 65 %); при первых признаках болезни — опрыскивание рассады 0,4 %-ной суспензией цинеба (2—3 кг/га) или хлороксидом меди, 1 %-ной бордоской жидкостью с добавлением прилипателя. [6, 14, 16, 44, 50, 51, 58]

Alternaria radicina Meier, Drechs. et Eddy. — Альтернания корневая

Син.: *Stemphylium radicinum* (Meier, Drechs. et Eddy) Neerg.,

Рис. 1.56. *Alternaria brassicae*:
а — конидии; б — конидиеносец [65]



Pseudostemphylium radicinum (Meier, Drechs. et Eddy) Subram.

Возбудитель пятнистости, или альтернариоза, черешков, листьев, стеблей зонтичных.

Конидиеносцы до 200 мкм дл., 3—9 мкм шир., прямые или извилистые. Конидии одиночные или в цепочках по 2, редко 3, очень изменчивые по форме, обычно с 3—7 поперечными и одной или несколькими продольными перегородками, 27—57 (38) × 9—27 (19) мкм.

Поражает морковь, сельдерей, укроп и другие зонтичные. Вызывает также черную сухую гниль моркови при хранении.

На корнеплодах образуются сухие вдавленные пятна, пораженная ткань чернеет, покрывается темным налетом спороношения гриба, мацерируется, на корнях семенников отслаивается кора.

Источник инфекции, вредоносность, распространение такие же, как у *A. tucumana*.

Меры борьбы: соблюдение режима хранения моркови (2—3 °С); закладка на хранение только здоровых корнеплодов. [6, 14, 16, 41, 44, 58]

Alternaria porri (Ell.) Cif. — Альтернания порея

Син.: *Macrosporium porri* Ell., *M. allii* Nolla, *Alternaria allii* Nolla, *A. porri* (Ell.) Saw., *A. dauci* (Kuhn) Grove et Skolkof. f. sp. *porri* (Ell.) Neerg.

Возбудитель пурпурной пятнистости, или альтернариоза, лука.

Конидиеносцы до 120 мкм дл., 5—10 мкм толщ. Конидии обычно одиночные, обратнобулавовидные, суженные к шейке, которая равна длине корпуса, до 300 мкм дл., 15—20 мкм толщ., с 8—12 поперечными перегородками.

Листья пораженных растений покрываются продолговато-яйцевидными пурпурными пятнами, до 2 см дл., с ясно выраженной концентрической зональностью. На стрелках, у их основания и под семенными головками развиваются 3—4 круглых, темно-фиолетовых, с пурпурным оттенком пятна, которые опоясывают стрелки на протяжении 4—6 см. Оптимальная температура для развития гриба 25 °С, влажность воздуха — 90 %.

Источник инфекции, вредоносность, распространение, меры борьбы такие же, как у *A. brassicola*.

***Alternaria dauci* (Kuhn) Grov. et Skolko.** — Альтернария моркови

Син.: *Alternaria carotae* (Ell. et Langl.) Stev. et Wellman, *A. porri* (Ell.) Saw. f. sp. *dauci* (Kuhn) Neerg., *Macrosporium dauci* (Kuhn) Rostr., *M. carotae* Ell. et Langl.

Возбудитель пятнистости, или альтернариоза листьев зонтичных.

Конидиеносцы одиночные или собраны в пучки до 80 мкм дл., 6—10 мкм толщ. Конидии одиночные, иногда в цепочках по 2, обратнобулавовидные, с длинной шейкой (в 3 раза длиннее, чем корпус), гладкие, 100 — 450 × 16 — 25 (20) мкм, с 7—11 поперечными или с одной или несколькими продольными перегородками.

Поражает морковь и другие зонтичные культуры.

Повреждаются все надземные части созревающих семенников: черешки, листья, стебли, семена. На черешках появляются темные точки или полосы, которые постепенно покрывают полностью листовые пластинки. Листья чернеют и засыхают.

Источник инфекции, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *A. brassicae*.

***Alternaria alternata* (Fr.) Keissl.** — Альтернария чередующаяся (рис. 1.57)

Син. *Alternaria tenuis* Nees, *A. grossulariae* Jacz., *A. lini* Dey.

Возбудитель черного зародыша, или альтернариоза, зерна злаков, хлороза и плодовой гнили; один из возбудителей корневой гнили сахарной свеклы, разного рода пятнистостей листьев и стеблей.

Колонии черные или оливково-черные, иногда серые. Гифы бесцветные, оливковые или буроватые. Конидиеносцы до 50 мкм дл., 3—6 мкм толщ. Конидии яйцевидные, обратногрушевидные, с 21—8 поперечными перегородками, 20—63 (32) × 9 — 18 (13) мкм, с короткой конической шейкой, 2—5 мкм толщ.

Телеоморфы — *Clathrospora diplospora* (Ell. et Ev.) Wehm.; *C. elyptae* Rab.; *Leptosphaeria heterospora* Niessl.; *Pleospora infectoria* Fuck.

Поражается зерно пшеницы, ячменя, режа овса и ржи, злаковые травы в период созревания. На зародыше и окружающих его тканях образуются вмятины, ткани темнеют. Развитию болезни способствуют повышенная температура и влажность воздуха.

Источник инфекции, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *A. brassicae*.

Другие вредоносные виды: *A. cucurbitae* Letendre et Roum. — а. тыквенных, поражает листья огурцов, тыквы, патиссонов. *A. capsici-annui* Sav. et Sandu-Ville — а. стручкового перца, поражает плоды перца; *A. dianthi* Stevens et Hall — а. гвоздики, поражает листья и стебли гвоздики; *A. citri* Ell. et Pierce — а. цитрусов, поражает цитрусовые; *A. rudbeckiae* Nelen — а. рудбекии, поражает листья руд-

бекии; *A. brassicae* Sacc. var. *macrospora* Sacc.— а. капустная разновидность крупноспоровая, поражает редьку и редис; *A. brassicicola* Wilt. — а. капустолюбная, поражает рапс; *A. vitis* Cav.— а. винограда, поражает листья винограда.

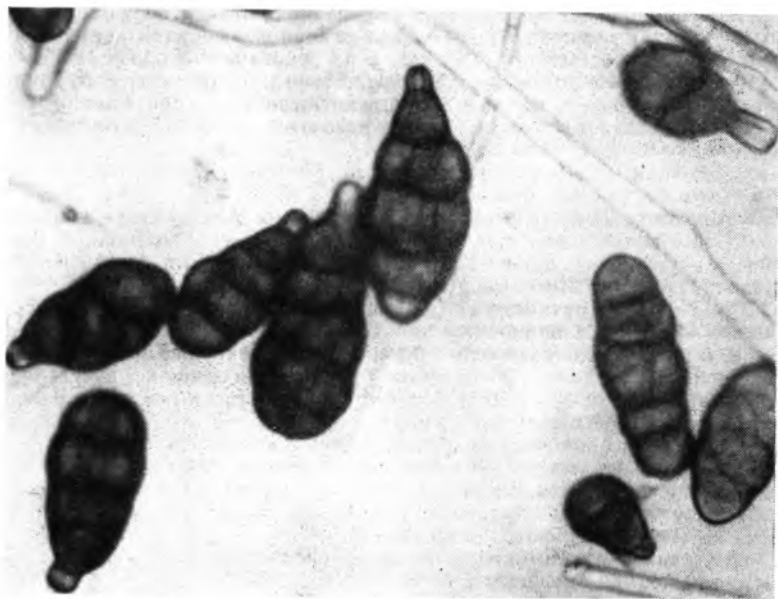


Рис. 1.57. *Alternaria alternata*: конидии [65]

Род *Stemphylium* Wallr. — Стемфилий

Мицелий распростертый, пушистый, темноокрашенный. Конидиеносцы в виде боковых, коротких или удлиненных веточек, прямые или извилистые, септированные. Молодые конидии округлые, яйцевидные или обратнояйцевидные, зрелые — почти шаровидные, оливково-коричневые, гладкие или шиповатые, с поперечными и продольными перегородками, одиночные или в очень коротких цепочках (по две). Конидии одиночные, редко собраны в короткие цепочки, неправильно овальные, округлые или яйцевидные, без удлиненной шейки. Клетка конидиеносца, несущая конидию, вздута у вершины. После образования первой конидии на вершине вздутия конидиеносец продолжает расти, отодвигая первую конидию в сторону. После некоторого роста вершина конидиеносца снова вздувается, образуется следующая конидия и т. д. Таким образом в результате трех или более пролифераций на конидиеносце образуются 3—5 конидий, располагающихся кистевидно.

В основном виды этого рода относятся к сапротрофам, некоторые — к факультативным паразитам, вызывают пятнистость листьев и стеблей растений, гниль семян. [44. 65]

Stemphylium botryosum Wallr. — Стемфилий кистевидный

Син: *Macrosporium sarcina* Berk., *M. commune* Rabenh., *M. parasiticum* Thuem., *M. aliorum* Cooke et Mass.

Возбудитель пятнистости листьев и черной гнили сеянцев, клубней и корнеплодов.

Мицелий темно-коричневый. Конидиеносцы темно-оливково-желтоватые, $10 - 80 \times 3 - 7$ мкм, с верхушечным вздутием, $7 - 10$ мкм шир., с перегородками с интервалом обычно 10 мкм. Конидии одиночные, шиповатые или бородавчатые, округло-квадратные, с $3 - 10$ поперечными и $1 - 10$ и более продольными или косыми перегородками, $13,5 - 66 \times 7 - 28,5$ мкм, суженные в центральной части, от желто-коричневых до оливково-коричневых.

Телеоморфа — *Pseudopeziza trifolii* (Rostr.) Petri.

Поражает лук, морковь, фасоль, капусту, люпин, люцерну, горох и др. Обнаружен на 64 видах растений в качестве слабого паразита. Чаше других растений поражает салат, лук и люцерну (особенно в условиях повышенной влажности). Гифы гриба проникают внутрь листьев через устьица растения и уже через 120 ч листьях появляются спороношения гриба.

Симптомы болезни, вредоносность, источник инфекции, распространение и меры борьбы такие же, как у *Alternaria radicina*. [21, 44, 65]

Stemphyllium solani Weber. — Стемфилий пасленовый (рис. 1. 58)

Возбудитель пятнистости листьев и сухой прикорневой гнили.

Конидиеносцы до 200 мкм. Конидии на верхушке остроконечные с $3 - 6$ поперечными и несколькими продольными перегородками, золотисто-коричневые, гладкие или четко мелкобородавчатые, $35 - 55 \times 18 - 28$ мкм.

Поражает томаты, картофель. На Дальнем Востоке вызывает сухую прикорневую гниль стеблей молодых растений томатов (после приживания рассады в открытом грунте). У основания стеблей появляются светло-коричневые вдавленные пятна с резко выраженной концентрической зональностью, которые постепенно увеличиваются и углубляются.

Стебли в местах поражения часто надламываются, в фазе бутонизации растения засыхают.

Источник инфекции, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *Alternaria solani*.

Stemphyllium allii Oud. — Стемфилий лука

Возбудитель черной плесени лука.

Конидиеносцы разветвленные, переплетенные, бесцветные. Конидии от продолговатых до почти шаровидных, очень мелкошиповатые, сначала фиолетовые, потом буроватые или дымчатые, большей частью с 5 поперечными и одной или несколькими продольными перегородками, $20 - 50 \times 12 - 25$ мкм.

На пораженных листьях образуется бурый налет. При сильной степени поражения листья усыхают и растения погибают.

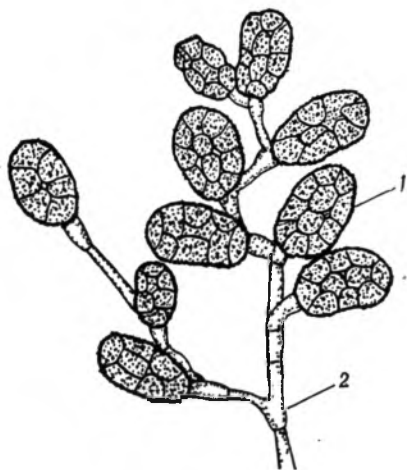


Рис. 1.58. *Stemphyllium solani*:

1 — конидии; 2 — конидиеносцы [65]

Источник инфекции, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *Alternaria porri*.

Другие вредоносные виды: *S. cannabinum* (Bacht. et Gutner) M. Chochr. — с. коноплевый, поражает листья конопли; *S. sarciniforme* (Cav.) Wiltsh. — с. сарциновидный, поражает листья клевера.

Род *Helminthosporium* Lk: Fr. — Гельминтоспорий

Воздушный мицелий слабо развитый, темноокрашенный. Конидиеносцы одиночные, простые, прямые или извилистые, темно-коричневые, цилиндрические или шиловидные, гладкие или слегка бородавчатые с борой на верхушке и сбоку. Конидии (пороспории) одиночные, обратнубулавовидные, от бесцветных до коричневых, гладкие, с ложными поперечными перегородками, верхушечные и боковые; последние часто образуются в мутовках сквозь очень мелкие поры под перегородками, пока верхушка активно растет, а рост конидиеносца прекращается. У основания конидий часто выступает темно-коричневый рубчик.

Это комплексный формальный род, из которого выделилось несколько самостоятельных родов: *Drechslera*, *Bipolaris*, *Curvularia*. К роду *Helminthosporium* относятся грибы, у которых отсутствует телеоморфа и конидии образуются одновременно на вершине и по бокам конидиеносца.

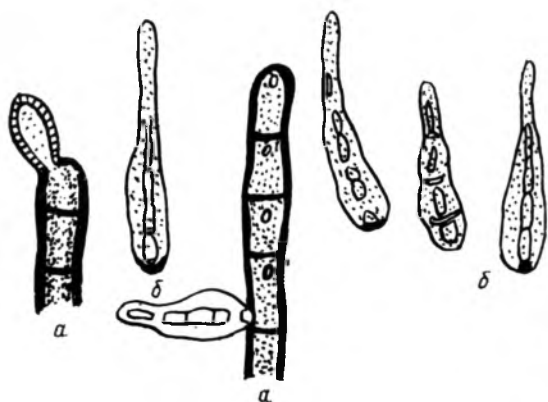


Рис. 1.59. *Helminthosporium solani*:
а — конидиеносцы; б — конидии [65]

***Helminthosporium solani* Dur. et Mont — Гельминтоспорий пасленовый** (рис. 1.59)

Син.: *Spondylocadium atrovirens* Harz. et Sacc.

Возбудитель серебристой парши клубней картофеля.

Колонии от темно-коричневых, до черных; конидиеносцы шиловидные, темноокрашенные, гладкие, иногда мелкобородавчатые, до 600 мкм дл., 9—15 мкм толщ. Конидии прямые или согнутые, обратнубулавовидные, коричневые или бесцветные, с 2—8 ложными перегородками, 24 — 85 × 7 — 11 мкм (39 × 9,4 мкм), суживающиеся до 2—4 мкм у вершины, расположены в несколько ярусов мутовками по 2—4.

Поражает клубни в период вегетации и при хранении. В первом случае кожа их покрывается пятнами темно-серого цвета 1—6 мм в диам., с легкостирающимся налетом, во втором — под кожей образуется белый мицелий, который со временем темнеет и на нем обра-

зуются склероции. Ткань пробковеет и кожа отслаивается от мякоти. Пятна коричневого цвета с серебристым оттенком. При сильном поражении почки клубня отмирают и всходы не образуются. Развитию болезни способствуют высокая температура и влажность воздуха.

Источник инфекции — склероции, сохраняющиеся в пораженных клубнях, почве и растительных остатках.

Распространение: повсеместно в районах выращивания.

Болезнь приводит к ухудшению качества клубней картофеля и значительным потерям урожая при хранении.

Меры борьбы: просушивание клубней перед закладкой на хранение; посадка здоровых клубней; обработка семенных клубней за 2—4 нед. до посадки беномилом или тиabendазолом.

Род *Drechslera* Ito — Дрехслера

Род выделен из комплексного, формального рода *Helminthosporium*, от которого отличается наличием коленчатоподобных конидиеносцев. Мицелий межклеточный, темноокрашенный. Колонии распростертые, серые, коричневые, черные. В культуре часто образуют перитеции и склероции. Конидиеносцы одиночные, прямые или извилистые, часто коленчатые, коричневые, гладкие. Конидии одиночные, у некоторых видов в цепочках, верхушечные и боковые, простые, прямые или согнутые, булавовидные, цилиндрические, на концах закругленные, эллипсоидальные или обратнобулавовидные, соломенного цвета, или бледно-темно- или оливково-коричневые, гладкие, с ложными поперечными перегородками.

Представители этого рода паразитируют преимущественно на злаковых культурах, вызывают разного рода пятнистости, коричневые гнили, сажистые налеты на колосьях, семенах. Один и тот же вид паразита может вызывать несколько типов заболеваний, или разные виды — один тип заболевания.

Drechslera sorokiniana Sacc. Subgam. — Дрехслера Сорокина (рис. 1.63)

Син: *Helminthosporium sativum* Pam., King et Bakke, *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoem.

Один из возбудителей корневой гнили злаков, пятнистости, или гельминтоспориоза листьев, зерновых колосьев, семян. Конидиеносцы выступают из пораженной ткани через устьица или эпидермис, одиночные или в пучках по 2—3, до 220 мкм дл., 6—10 мкм толщ., хорошо развитые, узловатые, с неровными вздутиями, на каждом из которых формируется по одной конидии. Конидии с 5—13 ложными перегородками, ладьевидные или удлинненно-яйцевидные, с закругленными концами, иногда слегка изогнутые, несимметричные, молодые — светло-оливковые, зрелые — от темно-оливковых до почти черных, прорастающие биполярно, 60 — 100 × 18 — 23 мкм.

Телеоморфа — *Cochliobolus sativus* (Ito et Kuribay.) Drechs. et Dastur.

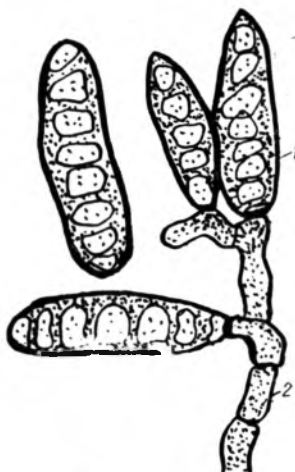


Рис. 1.60. *Drechslera sorokiniana*:

1 — конидии; 2 — конидиеносец [65]

Поражает злаковые растения 90 видов.

Болезнь развивается на протяжении всего периода вегетации, поражаются различные органы. Наиболее ранняя форма — заболевание проростков и всходов. На молодых тканях coleoptily образуются пятна вытянутой формы или штрихи от желтого до светло-коричневого цвета. Побурение, распространяясь, окольцовывает весь орган. Ткани загнивают, разрушаются, стебель изгибается в пораженном месте. Также поражаются первичные корни, затем вторичные и подземные междоузлия. У вторичных корней признаки заболевания наблюдаются чаще на кончиках, реже — у основания, часто — в местах ветвления корней. С начала кущения происходит заражение подземного междоузлия, на нем появляются продольные бурые полосы.

Наиболее разрушительной формой является гниль основания стебля, которая развивается от начала выхода растений в трубку до созревания зерна. При этом на корневой шейке и нижней части стебля появляются темно-бурые пятна, которые затем окольцовывают все основание стебля.

При поражении надземных органов злаков развивается темно-бурая пятнистость.

При кодосковой форме заболевания семенные чешуи приобретают сплошную светло-бурую окраску или на них появляются овальные пятна светло-бурого цвета с более темной каймой. Впоследствии пораженные места покрываются обильным черным бархатистым налетом спороношения гриба. В конце периода восковой и полной спелости происходит почернение зародыша. Эта форма болезни получила название «черный зародыш». Степень пигментации зерна определяется глубиной залегания мицелия. Патогенные свойства гриба обусловлены выделяемыми им токсинами: гельминтоспоролом, гельминтоспоралом, виктоксином, цитокинином. Развитию болезни способствуют повышенная температура и пониженная влажность воздуха в период формирования зерна.

Источники инфекции — мицелий и конидии, сохраняющиеся в пораженных растительных остатках, зерне, почве.

Болезнь приводит к гибели растений, отмиранию продуктивных органов, развитию пустоколосости.

Распространение: зоны с недостаточным и неустойчивым количеством осадков (Казахстан, Западная и Восточная Сибирь, Алтайский край).

Меры борьбы: внесение в почву биопрепарата триходермина; протравливание семян препаратами, содержащими в незначительных количествах ртуть, или безртутными (куртексаном, ТМТД, с увлажнением, выведение устойчивых сортов; комплекс агротехнических мер. [9, 16, 41, 44]

***Drechslera graminea* (Rab.) Ito** — Дрехслера злаковая (рис. 1.61)

Син.: *Helminthosporium gramineum* Rabenh.

Возбудитель полосатой пятнистости, или гельминтоспориоза, листьев ячменя.

Конидиеносцы в пучках по 2—6, прямые или извилистые, бледно-коричневые, до 250 мкм дл. Конидии прямые, почти цилиндрические, но часто шире в нижней части и слегка сужены кверху, с полушаровидными конечными клетками, почти бесцветные до золотисто-коричневых, гладкие, с 1—7 ложными перегородками, делящими конидии на клетки более короткие, чем широкие, 50 — 60 × 18 — 20 мкм. Регулярно образуются вторичные конидии на вторичных конидиеносцах, отходящих от верхушечной и часто также от базальной клетки конидии.

Телеоморфа — *Pyrrenophora graminea* Ito et Kuribayashi (отмечена на территории Украинской ССР и Белорусской ССР).

Узкоспециализированный вид. На молодых, еще не развернувшихся листьях ячменя образуются очень маленькие беловато- или бледно-зеленые пятна, на развернувшихся — бледные полосы, вытянутые по длине листовой пластинки, позднее обычно окруженные коричневой каймой. Пораженные листья желтеют и постепенно отмирают, легко расщепляясь в продольном направлении.

Болезнь приводит к отмиранию листьев, образованию щуплых семян; урожай зерна при сильном поражении снижается в 4,5 раза.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: такие же, как против *Tilletia caries*.

Drechslera teres (Sacc.) Shoem. Ito — Дрехслера вальковатая

Син.: *Helminthosporium teres* Sacc., *H. hordei* Eidam.

Возбудитель сетчатой пятнистости, или гельминтоспориоза, ячменя.

Конидиеносцы одиночные или собраны по 2—3 в пучок, прямые или извилистые, иногда коленчатые, часто вздутые у основания, светло-оливковые, до 200 мкм дл., 7—11 мкм толщ., с 2—7 сложными поперечными перегородками, часто с перетяжками, узкоцилиндрические, некоторые сверху суженные, желто-оливковые, $30 - 175 \times 15 - 23$ мкм.

Телеоморфа — *Pyrenophora teres* (Died.) Drechs.

На пораженных тканях появляются многочисленные коричневые с бледно-желтой каймой пятна, разрастающиеся по всей пластинке листа, но не сливающиеся, с поперечными и продольными полосками, образующие при повышенной влажности характерный сетчатый рисунок. При сухой погоде пятна имеют удлинленную форму в виде небольших полосок с неясным рисунком. На зерновках пятна светло-бурые, с нежным сетчатым рисунком. Жизнеспособность склероциев на стерне — 2 года, в почве — до года.

Источник инфекции — мицелий, склероции и конидии, сохраняющиеся на растительных остатках и семенах.

Болезнь приводит к отмиранию листьев.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: протравливание семян гранозаном, меркураном, меркурбексаном, меркурбензолом, ТМТД (по 1,5—2 кг/т). [41, 51]

Drechslera avenae (Eidam.) Sharif, Ito et Kurib. — Дрехслера овса (рис. 1.62)

Син.: *Helminthosporium avenae* Eidam.

Возбудитель красно-бурой пятнистости, или гельминтоспориоза, листьев овса.

Конидиеносцы одиночные или по 2—4, прямые или извилистые, часто коленчатые, коричневые, гладкие, до 400 мкм дл., 8—12 мкм шир. Конидии одиночные, иногда в цепочках, прямые, цилиндрические, на концах закругленные, оливково-коричневые, гладкие, $30 - 170 \times$

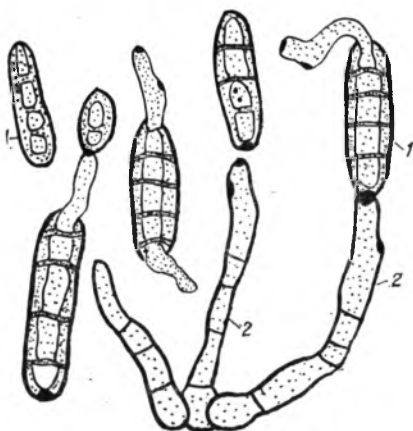


Рис. 1.61. *Drechslera graminea*:

1 — конидии; 2 — конидиеносцы [65]

× 11 — 22 мкм, с 1—9 ложными перегородками, на пораженной ткани растения с 2—6 перегородками, в культуре — с 2—5.

Телеоморфа — *Rugophthora avenae* Ito et Kuribay.

На листьях появляются овальные пятна с красной каймой, затем они сливаются и удлиняются в короткие продольные полосы. Чаше пятна сосредоточены в верхней части листа. Пораженные листья деформируются и засыхают, в дальнейшем происходит усыхание всей листовой пластинки.

Источник инфекции, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *D. graminea*.

Меры борьбы: такие же, как и против других гельминтоспориозов злаков.

Drechslera oryzae (Breda de Haan) Subram — Дрехслера риса

Син.: *Helminthosporium oryzae* Breda de Haan, *Bipolaris oryzae* (Breda de Haan) Shoem.

Возбудитель глазковой пятнистости, или гельминтоспориоза, риса.

Конидиеносцы одиночные или собраны в пучки, прямые или извилистые, иногда колеччатые, 150—600 × 2—8 мкм. Конидии согнутые, челновидные, веретеновидные или обратнубулавовидные, иногда почти цилиндрические, с 4—14 ложными перегородками, 63—153 × 11—17 мкм, бледно-коричневые, гладкие.

Телеоморфа — *Cochliobolus miyabeanus* (Ito et Kuribay.) Drechs.

Симптомы заболевания особенно заметны на листьях и околоцветных чешуйках, покрывающихся коричневыми или пурпурно-коричневыми пятнами, 3—5 мм

Рис. 1.62. *Drechslera avenae*:

1 — конидиеносцы; 2 — конидии [65]

в диам. На семенных чешуях пятна темные или темно-коричневые. Отличаются от пятен физиологической природы наличием коричневого кольца и серого центра, вследствие чего болезнь получила название — «глазковая пятнистость».

Источник инфекции, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *D. graminea*.

Drechslera turcica (Pass.) Subram et Jain. — Дрехслера турецкая
Син.: *Helminthosporium turcicum* Pass., *Bipolaris turcica* Shoem.
Возбудитель северного гельминтоспориоза кукурузы.

Конидиеносцы выходят из устьиц поодиночке или пучком по 2—6, прямые или извилистые, оливково-коричневые, с 2—3 (4) перегородками, до 300 мкм дл., обычно 5,5 мкм толщ. Конидии прямые или слегка согнутые, от продолговато-эллипсоидальных до обратнубулавовидных, соломенного цвета, гладкие, на концах закругленно-заостренные, обычно с 5—8 перегородками, 115—117 × 20—24 мкм, с толстой оболочкой.

Телеоморфа — *Trichomeasphaeria turcica* Luttrell.

Болезнь поражает в основном листья. Заболевание начинается с нижних листьев. Пятна сначала мелкие, эллипсоидальные, серовато-

зеленые, прозрачные, до 1 см дл., окруженные более темной каймой, затем достигают 20—25 см дл. и 1—5 см шир., приобретая веретеновидную форму. Некротическая ткань в центре пятна светлеет и окрашивается в соломенный цвет, кайма становится красно-коричневой. Отдельные пятна сливаются, охватывая почти всю пластинку листа. Листья увядают, потом засыхают и отмирают. Сильно пораженные поля кукурузы выглядят обожженными.

Источники инфекции — мицелий, склероции и конидии, сохраняющиеся в пораженных растительных остатках и почве.

Болезнь при температуре выше 28 °С и влажности воздуха более 97 % может привести к полной гибели посевов в течение 10—14 дней.

Распространение: в северных районах возделывания.

Меры борьбы: выведение устойчивых сортов; протравливание семян 80 %-ным раствором ТМТД (1,5 кг/т), а также гранозаном (1 кг/т), гексатиурамом (2 кг/т), пентатиурамом (2 кг/т), байтаном (2 кг/т), витаваксом (2,5—3 кг/т); при сильном развитии болезни в период вегетации — двукратное опрыскивание посевов фунгицидами — 0,5 %-ной суспензией каптана или цинеба, 0,6 %-ной суспензией фигона. [9, 39, 41, 51]

Drechslera maydis (Hisikado) Subram. — **Дрехслера майсовая**

Син.: *Helminthosporium maydis* Nisikado et Miy.

Возбудитель южной гельминтоспориозной пятнистости листьев кукурузы.

Конидии эллипсоидальные, сильно согнутые, с тонкой оболочкой, расширенные к середине, постепенно суживающиеся к концам, от светло-оливковых и золотистых до бурых, $26 - 115 \times 8,5 - 20,6$ мкм, с перегородками (до 12).

Телеоморфа — *Cochliobolus heterostrophus* Drechs.

Возбудитель характеризуется высокой вирулентностью и поражает растения кукурузы на всех стадиях развития. Поражаются влагалища листьев, наружная часть обертки початка, стебли. Особенно большой вред причиняет всходам. На взрослых растениях основные признаки болезни проявляются в образовании на листьях серовато-рыжеватых или соломенно-желтых вытянутых пятен с параллельными краями, до 4 см дл. и 6 мм шир., ограниченными жилками листа. При сильном заражении пятна сливаются, образуются большие участки отмершей ткани.

Развитию болезни благоприятствуют повышенные температура (более 28 °С) и влажность воздуха (более 97 %).

По внешним признакам сходен с гельминтоспориозами, вызываемыми *D. turcica*.

Распространение: карантинный объект; Северный Кавказ, Грузия, Приморский край.

Меры борьбы: такие же, как против *D. turcica*. [46]

Drechslera carbonum Ulstr. — **Дрехслера углистая**

Син.: *Helminthosporium carbonum* Ulstr.

Возбудитель южного гельминтоспориоза кукурузы.

Конидии удлинненно-эллипсоидальные, прямые или слегка согнутые, оливково-бурые, $25 - 100 \times 7 - 18$ мкм, с 2—12 перегородками (в среднем 7).

Телеоморфа — *Cochliobolus carbonum* Nels.; отмечается очень редко.

Возбудитель поражает все надземные части растения. На листьях различают несколько типов пятнистостей: сначала пятна мелкие, маслянистые, бледно-зеленые или желтоватые, затем они увеличиваются, удлиняясь вдоль жилок, и, достигнув примерно 2 см в дл., расширяются, приобретают округлую или овальную форму. В одних случаях пятна становятся коричневатыми, четкими, с более темными краями,

с характерным концентрическим рисунком, размером до 20×5 мм, в других — пятна овальные, коричневатые, непостоянной формы, сливающиеся в продольном направлении, на них образуется налет мицелия и спороношения гриба. На влагиалищах листьев и обертках початка пятна непостоянной формы, с темно-коричневой каймой, светлой средней частью и налетом спороношения гриба черного цвета. Иногда первые признаки заболевания появляются на верхушке початка. Оптимальная температура для развития возбудителя $25-31^\circ\text{C}$, влажность воздуха не менее 97 %.

Источник инфекции, вредоносность и меры борьбы такие же, как у *D. turcica*.

Распространение: карантинный объект, южные районы возделывания. [46]

Род *Embellisia* E. Simmons — Эмбеллизия

Мицелий коричневый или соломенного цвета. Конидиеносцы простые, с перегородками, прямые или коленчатые. Конидии (пороспоры) одиночные, эллиптические или почти цилиндрические, прямые или разнообразно изогнутые, с поперечными, косыми, иногда продольными перегородками. Перегородки толстые, темноокрашенные, грубые по сравнению с наружной оболочкой.

Виды рода паразитируют на растениях, вызывают гнили и пятнистости различных органов. [44, 69]

Embellisia allii (Campanile) E. Simmons — Эмбеллизия чеснока

Возбудитель гнили лукович чеснока.

Конидиеносцы $30-50 \times 5-7$ мкм. Конидии вначале шаровидные или обратнойцевидные, затем увеличиваются в размерах до почти цилиндрических, с $3-10$ (обычно $4-10$) поперечными и косыми перегородками, обычно $30-40 \times 10-12$ мкм, иногда 56×14 мкм, слегка шероховатые, прямые или согнутые, светло-желтые или желто-коричневые.

Пораженные места темнеют, на них образуется коричневый налет, состоящий из гиф и мицелия возбудителя.

Источник инфекции, вредоносность, распространение такие же, как у *Alternaria cucumerina*.

Меры борьбы: соблюдение севооборота, уничтожение растительных остатков, протравливание семян ТМТД (2, 1—2,5 г/т) или гранозаном с красителем (2—3 кг/т) за 3—5 дней до посева; опрыскивание посевов 1 %-ной бордоской жидкостью или 0,4 %-ной суспензией купроза-на, поликарбацина (по 2,4 кг/га), 0,5 %-ных каптана (3 кг/га) и фталана (3—4 кг/га). [41, 44]

Embellisia helianthi (Hansf.) Pidopl. — Эмбеллизия подсолнечника (рис. 1.63)

Син.: *Helminthosporium helianthi* Hanst., *Alternaria helianthi* (Hansf.) Tubaki et Nishihara.

Возбудитель пятнистости листьев, стеблей, цветов подсолнечника.

Конидиеносцы $25-80 \times 8-11$ мкм. Конидии цилиндрические, от бледно-серо-желтых до бледно-коричневых, в среднем с 5 поперечными перегородками, $40-110 \times 13-28$ мкм (в среднем 74×19 мкм), на концах закругленные.

На листьях больных растений появляются сначала мелкие, затем до 3 см в диам., темно-коричневые пятна с более светлым краем, окруженные желтой зоной. На стеблях пятна черные, от округлых до полосо-видных, на чашелистиках — коричнево-черные, иногда концентрические, на лепестках сначала мелкие, коричневые, потом эллипсоидаль-

ные, 5×2 мкм, сливающиеся. Пораженные растения ломаются и усыхают.

Источник инфекции — мицелий и конидии, сохраняющиеся в пораженных растительных остатках.

Болезнь приводит к большим потерям урожая.

Распространение: карантинный объект; южные районы СССР.

Меры борьбы: строгое соблюдение карантинных мероприятий. [44]

Embellisia chlamydospora (Hoes et al.) E. Simmons — Эмбеллизия хламидоспорная

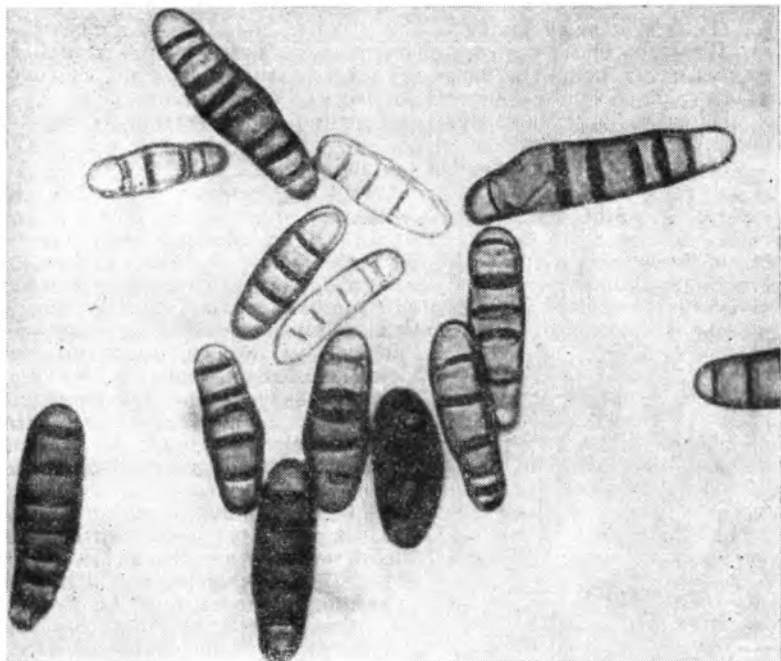


Рис. 1.63. *Embellisia helianthi*: конидии (x 400)

Син.: *Pseudostemphylium chlamydosporium* Hoes, Bruchl et Shaw.
Возбудитель гнили и пятнистости.

Мицелий погруженный, гифы темно-коричневые. Конидиеносцы прямые или коленчатые, до 150 мкм дл., темноокрашенные. Конидии коричневые, одиночные, широкоэллипсоидальные или почти цилиндрические $8,4\text{—}36,2 \times 4,2\text{—}9,8$ мкм, имеют до 8 поперечных перегородок (большей частью 3), с одной продольной перегородкой в предпоследней клетке. Хламидоспоры темноокрашенные.

Поражают подземные органы различных растений, зерна пшеницы, ячменя, стебли льна.

На листьях, стеблях и цветках больных растений появляются сухие, округлые или неправильной формы пятна, светло-коричневые, с более светлым центром, с черным налетом спороношения. Растения погибают.

Источник инфекции, вредоносность, распространение такие же, как у *Alternaria cucumerina*.

Меры борьбы: такие же, как против *E. allii*.

***Embellisia hyacinthi* de Hoog, Muller — Эмбеллизия гиацинта**

Возбудитель гнили луковиц и пятнистости листьев гиацинтов.

Конидиеносцы простые или разветвленные. Конидии овальные эллипсоидальные, цилиндрические, часто с сильнее изогнутой апикальной клеткой, $20-27 \times 8-11$ мкм, с 3—4 поперечными и 1—2 (3) продольными перегородками, либо цилиндрические $32-36 (45) \times 9-10$ мкм, с 5—7 (8) поперечными и с 1—2 продольными перегородками.

Поражают также фрезии.

На пораженных органах растений появляются бурые расплывающиеся пятна, покрывающиеся со временем темным налетом спороношения гриба. Ткань размягчается. Листья увядают и опадают.

Источник инфекции, вредоносность и распространение такие же, как у *Alternaria cucumerina*.

Меры борьбы: такие же, как против *E. allii*.

Род *Stigmina* Sacc. — Стигмина

Син.: *Thyrostroma* Hohnel, *Thyrostromella* Syd.

Мицелий погруженный. Строма прорывающаяся, от бесцветной до темно-коричневой. Конидиеносцы короткие, прямые или извилистые,

гладкие или бородавчатые, оливково-коричневые. Конидии одиночные, булавовидно-цилиндрические, на верхушке закругленные, у основания усеченные, с 5 или более поперечными перегородками, иногда с одной или более косыми или продолговатыми перегородками.

Виды рода паразитируют на плодовых растениях, вызывают пятнистости надземных органов. [44, 65]

***Stigmina carpophila* (Lew.) Ell. — Стигмина плодовая (рис. 1.64)**

Син.: *Clasterosporium carpophilum* Aderh., *C. amygdalearum* Sacc., *Coryneum beyerinkii* Oud.

Возбудитель пятнистости, или кластероспориоза, плодовых растений.

Строма частично погруженная, частично поверхностная, $50-250$ мкм шир. Конидиеносцы $14-45 \times 3-11$ мкм. Конидии цилиндрические, веретеновидные, иногда вильчатые.

Заболевание особенно опасно для абрикоса, персика, миндаля.

На листьях, побегах, почках, цветках, плодах появляются светло-коричневые пятна с бурой или малиновой каймой, которые в дальнейшем исчезают. На сильно пораженных плодах, когда пятна сливаются в сплошной слой, заболевание напоминает паршу. Развитию болезни способствует температура воздуха $18-22^{\circ}\text{C}$.

Источник инфекции — мицелий и конидии, сохраняющиеся в пораженных растительных остатках, плодах, почве.

Болезнь приводит к нарушению ассимиляции листьев, преждевременному их опаданию, снижению товарных качеств плодов и порче их при хранении.

Распространение: Средняя Азия, Закавказье, Молдавская ССР, Украинская ССР.

Меры борьбы: такие же как против *Venturia pirina*. [41, 44]

***Stigmina hippophales* A. Zukov. sp. nov.** — **Стигмина облепиховая**
Возбудитель парши облепихи.

Мицелий межклеточный, бурый, толстостенный. Гифы с перегородками, 4—5 мкм в диам. Боковые ветви мицелия состоят из округлых, толстостенных клеток 16—20 × 8—10 мкм, с каплями масла. От этих клеток почкуются овальные blastospory, 12—15 × 5—6 мкм. Конидиеносцы выходят пучками из устьиц, образуют бурые дерновинки на поверхности субстрата. Конидии светло-коричневые, веретеновидные или цилиндрические, с закругленными или усеченными концами, многоклеточные, с перетяжками у перегородок, двухклеточные — 28—34 × 8—12 мкм, многоклеточные — 48—87 × 8—12 мкм.

На первой стадии заболевания на листьях развиваются неправильной формы черные бархатистые пятна, располагающиеся вдоль жилок листа. Кроме того на листьях образуются темные язвочки. На однолетних побегах куста образуются черные вздутия. На плодах образуются округлые серые пятна, которые по мере созревания плода становятся черными, плотными, с ровным краем. Плоды сморщиваются и усыхают.

Источник инфекции — мицелий и конидии, сохраняющиеся в пораженных органах растения.

Болезнь приводит к усыханию побегов и всего растения.

Распространение: Тувинская АССР, Горный Алтай, Бурятская АССР.

Меры борьбы: обрезка и сжигание пораженных веток; до распускания почек — опрыскивание деревьев и почвы под ними 3—4 %-ной бордоской жидкостью или 1 %-ным растворами медного купороса (15—20 кг/га), ДНОК (10—20 кг/га), 2—3 %-ным раствором нитрафена (40—60 кг/га), в период после цветения, через 20 дней после цветения и после сбора урожая — опрыскивание 0,4 %-ной суспензией хлороксида меди, цинеба (по 4—8 кг/га), купрозана (6—8 кг/га). [22]

Род *Cercospora* Fres. — Церкоспора

Мицелий темного цвета. Конидии у многих видов светлоокрашенные, образуются на вершине простых, прямых или извилистых, поверхностных конидиеносцев, обычно окрашенных, одиночных или соединенных в пучки, образующих коремии или сближенные в нижней части ложа. Конидии цилиндрические, палочковидные, веретеновидные, булаво-видные, обратнобулаво-видные, с поперечными перегородками, прямые или согнутые, сверху обычно утончающиеся. Молодые конидии иногда одноклеточные.

Все представители этого рода паразитируют на растениях, вызывают образование пятен на листьях, черешках, стеблях и плодах. Пятнистость может быть слабо выражена, но чаще — это четко ограниченные пятна. Настоящих сапрофитов в этом роде нет, хотя некоторые виды его встречаются как вторичные паразиты на растениях, ослабленных другими патогенами.

***Cercospora beticola* Sacc.** — **Церкоспора свекловичная** (рис. 1.65)

Син.: *Cercospora betae* (Rabenh.) Frank.

Возбудитель пятнистости, или церкоспороза, сахарной свеклы. Один из вредоносных, наиболее опасных и распространенных ви-

дов. Конидиеносцы светло-коричневые $30\text{--}235 \times 4\text{--}5$ мкм, в пучках, выступающие из устьиц или через прорванную кожицу на обеих поверхностях листьев. Конидии бесцветные, обратнобулавовидные или почти шиловидные, с многочисленными (до 35) перегородками, $30\text{--}360 \times 3\text{--}5$ мкм.

На листьях, черешках, стеблях и семенниках пораженных растений образуются сероватые или беловатые пятна с буровато-коричневой или красноватой каймой, 3—6 мм в диам. Во влажную погоду на нижней поверхности листьев развивается сероватый налет, состоящий из неветвящихся, буроватых у основания конидиеносцев с бесцветными многоклеточными, слегка изогнутыми конидиями. В ткани листа развивается бесцветный мицелий, затем буреющий и утолщающийся в строму.

По мере отмирания листьев образуются новые; нормальный рост корней задерживается. У семенной свеклы болезнь проявляется раньше, чем у свеклы первого года жизни. При сильном поражении листья быстро усыхают, скручиваются книзу, ботва ложится на землю, междурядья размыкаются, вегетируют только самые молодые листья в центре розетки. Оптимальная температура для развития гриба: ночью выше 15°C , днем $20\text{--}25^\circ\text{C}$, влажность воздуха 69 %.

Инкубационный период при благоприятных условиях около недели, в других случаях — 15—40 дней. Эпифитотии отмечаются в годы с чередованием сухой, жаркой и умеренно теплой, влажной погоды.

Источник инфекции — конидии и мицелий, сохраняющиеся в пораженных листьях, черешках, околоплодниках, корнеплодах.

Рис. 1.65. *Cercospora beticola*:
1 — конидии; 2 — конидиеносцы [65]

Болезнь приводит при сильном и раннем заражении к потере 30—70 % урожая, снижению сахаристости на 3—7 %, ухудшению технологических качеств сырья, повышению содержания небелкового азота.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: при первых признаках заболевания — опрыскивание растений 1 %-ной бордоской жидкостью, 0,1 %-ным топсином-М (каждые 8—10 дней) или бенталатом (0,6—0,8 кг/га), 0,4 %-ным полихомом (2,4 кг/га), поликарбацином, купрозаном (по 2,4 — 3,2 кг/га), купроцином (3,2 кг/га), 0,5 %-ным цинебом, хлороксидом меди (3,2—4 кг/га).

Cercospora helianthi Ell. et Ev. — Церкоспора подсолнечника

Возбудитель церкоспороза подсолнечника.

Болезнь проявляется обычно во второй половине лета. На листьях больных растений с обеих сторон появляются небольшие, сначала желтоватые, позже буроватые пятна, на которых появляются споронотии гриба. Конидии образуются при влажности воздуха 98—100 % и температуре $15\text{--}28^\circ\text{C}$. Для их прорастания и заражения растений нужна капельная влага и такая же температура. Обильное развитие гриба отмечается в условиях частых дождей или обильных туманов.

Источник инфекции — конидии, сохраняющиеся на опавших, пораженных болезнью листьях.

Болезнь приводит к потере в среднем 5 % урожая.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: такие же, как против *C. beticola*. [41, 42]

***Cercospora rachyus* Ell. et Kell. — Церкоспора подсолнечника**

Конидиеносцы в пучках по 12—15, зубчатые, оливково-коричневые, 20—30 × 6—8 мкм. Конидии оливковые, цилиндрические, сверху изогнутые, 25—70 × 5—7 мкм, с одной перегородкой.

Симптомы заболевания, источник инфекции, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же как у *C. helianthi*.

***Cercospora carotae* (Pass.) Kasp. et Siem. — Церкоспора моркови**

Возбудитель церкоспороза моркови.

Конидиеносцы собраны в пучки, бледно-оливковые, прямые или слегка согнутые, 15—25 × 3,5—4 мкм. Конидии бесцветные, слегка булабовидные, одноклеточные, иногда с несколькими перегородками, 30—70 × 3,5—4 мкм.

На листьях, часто на верхушках и стеблях моркови появляются бурые мелкие пятна. Листья засыхают, развитие растений замедляется.

Симптомы болезни, источник инфекции, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *C. beticola*.

***Cercospora sojae* Naga — Церкоспора соевая**

Син.: *Cercospora daizu* Miura.

Возбудитель церкоспороза сои.

Конидиеносцы дымчатые, без перегородок, 75 — 310 × 6 мкм. Конидии бесцветные, цилиндрические или веретеновидные, на верхушке закругленные, книзу заостренные, с 6—7 перегородками, 39—70 × 5—7 мкм.

Телеоморфа — *Mycosphaerella phaseolicola* (Desm.) Sacc.; встречается очень редко.

Узкоспециализированный патоген. Поражает только культурную и дикорастущую сою. Известна листовая и семенная формы заболевания. При листовой форме на простых и сложных листьях образуются белесовато-серые пятна с резко выраженным коричневым ободком. На нижней поверхности листьев на пятнах развивается темно-серый налет. Наиболее интенсивное развитие болезни наблюдается в период налива бобов. На стеблях пятна фиолетово-красные, вытянутые, с сероватым центром и коричневым ободком. На бобах пятна такие же, как и на листьях.

При семенной форме образуются пятна двух типов: с резким коричневым ободком, 1—2 пятна на семени и темно-коричневые без ободка, с расплывчатыми краями. Поражаются чаще всего крупные семена. Развитию болезни способствует температура 20—30 °С и влажность воздуха 100 %. Источник инфекции — мицелий, сохраняющийся в листьях и семенах.

Болезнь приводит к недоразвитию бобов и некоторому снижению урожая.

Распространение: Дальний Восток.

Меры борьбы: соблюдение севооборота (сою не следует возвращать на прежнее место раньше чем через год); уничтожение дикорастущей сои как источника инфекции; правильная агротехника; использование устойчивых сортов.

***Cercospora fragariae* Lob. — Церкоспора земляники**

Возбудитель церкоспороза земляники.

Конидиеносцы в основном сосредоточены на нижней поверхности листьев, оливково-бурые, изогнутые, с 1—2 перегородками, 32,0 — 98,7 × 3,9—5,9 мкм. Конидии кверху утончающиеся, в середине — слабовздутые, с 1—3 перегородками, 36,2—49,4 × 6,6—6,9 мкм.

На листьях появляются буроватые, потом белеющие пятна, окруженные темно-пурпурной зоной. Пораженные листья отмирают, продуктивность растений уменьшается.

Источник инфекции — мицелий, сохраняющийся в пораженных растительных остатках.

Болезнь приводит к некоторому снижению урожая.

Распространение: повсеместно в районах возделывания, особенно в Приморском крае.

Меры борьбы: уничтожение растительных остатков; опрыскивание плантаций 1 %-ной бордоской жидкостью или ее заменителями; выращивание устойчивых сортов. [41, 44]

***Cercospora medicaginis* Ell. et Ev. — Церкоспора люцерны**

Возбудитель церкоспороза люцерны.

Конидиеносцы прямые или слегка изогнуты, 20—70 × 3,5—5 мкм, собраны в пучки, образуют бледно-оливковый или серый налет на верхней поверхности листьев. Конидии бесцветные, с 3—15 перегородками, 30 — 165 × 2 — 4 мкм.

Поражают люцерну посевную и другие виды. На листьях больных растений появляются ржаво-бурые, неясно ограниченные пятна, 1,5—8 мм шир., иногда сливающиеся.

Симптомы болезни, источник инфекции, вредоносность и меры борьбы такие же, как у *C. sojae*.

Распространение: южные районы СССР. [6, 44]

***Cercospora ribicola* Ell. et Ev. — Церкоспора смородиновая**

Возбудитель церкоспороза смородины.

Конидиеносцы бледно-бурые, 25—50 × 3,5—4 мкм, собраны в мелкие пучки, чаще на верхней поверхности листа. Конидии бесцветные, ланцетовидные, булавовидные, слегка изогнутые, с 1—3 перегородками, 35—95 × 3—4 мкм.

На пораженных листьях появляются круглые или неправильной формы пятна, сначала грязновато-зеленые, малозаметные, затем бурые или коричневые, в середине серые.

Источник инфекции, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *C. vitis*.

***Cercospora concors* (Casp.) Sacc. — Церкоспора картофеля**

Син.: *Cercospora heterosperma* Bres.

Возбудитель желтой пятнистости, или церкоспороза, листьев картофеля.

Конидиеносцы бледно-оливковые, в пучках, искривленные, ползучие, 3,5—6 мкм толщ., образующие на нижней поверхности листьев темно-оливковый налет. Конидии с желтоватым оттенком, обратно-булавовидные, с 1—5 перегородками, иногда с перетяжкой, 26—55 × 3—6 мкм.

Во второй половине лета, преимущественно на нижних листьях, появляются расплывчатые зеленовато-желтые пятна, сначала мелкие, затем увеличивающиеся до 1 см в диам., нижняя поверхность листьев покрывается серо-зеленым — грязно-фиолетовым налетом конидий гриба. Развитию болезни способствует повышенная влажность, повышенные дозы азотных удобрений. Особенно поражаются растения, выращиваемые в затененных влажных местах, в загущенных посадках, с сильно развитой ботвой.

Источник инфекции — конидии, сохраняющиеся в зараженных растительных остатках.

Болезнь приводит к ослаблению растений и снижению их продуктивности.

Распространение: Дальний Восток, Сибирь.

Меры борьбы: такие же, как против *Phytophthora infestans*. [6, 39, 41, 42]

***Cercospora zebrina* Pass.** — Церкоспора полосатая

Син.: *Cercospora helvola* Sacc., *C. stolziana* Magn.

Возбудитель церкоспороза клевера.

Конидиеносцы собраны в пучки, светло-бурые, $35-80 \times 5-6$ мкм. Конидии бесцветные, удлинненно-цилиндрические, со многими перегородками, $21-150 \times 2-6$ мкм.

Поражает разные виды клевера.

На обеих поверхностях листьев больных растений появляются темно-бурые пятна конидиального спороношения, ограниченные жилками листа. Листья усыхают.

Источник инфекции, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *C. sojae*. [44]

***Cercospora vitis* (Lev.) Sacc.** — Церкоспора винограда

Син.: *Septonema vitis* Lev., *Cladosporium viticolum* Ces., *Cercospora vitis* Sacc., *C. viticola* (Ces.) Sacc.

Возбудитель церкоспороза винограда.

Конидиеносцы буровато-оливковые, собранные в плотные пучки, $50-200 \times 4-5,5$ мкм. Конидии темноокрашенные, $30-90 \times 6-8$ мкм, веретеновидные, обратнобулавовидные, с 3-11 перегородками.

На нижней поверхности листьев, плодоножках и ягодах ослабленных старых кустов винограда появляются грязно-бурые пятна 0,2—1 см в диам., с бархатистым оливковым или коричневым налетом конидиального спороношения гриба. Листья желтеют, опадают. С повышением температуры воздуха болезнь усиливается.

Источник инфекции — мицелий, сохраняющийся на растительных остатках и пораженных побегах.

Болезнь приводит к ослаблению растений и потере зимостойкости.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: уничтожение опавших листьев; опрыскивание кустов до распускания почек 1 %-ным раствором ДНОК (10—20 кг/га), при появлении первых признаков болезни — опрыскивание 1 %-ным раствором бордоской жидкости. [41, 44]

Другие вредоносные виды: *C. armogaciae* Sacc. — ц. хрена, поражает листья хрена; *C. cannabina* Wakeff. — ц. конопляная, поражает листья конопли; *C. capsici* Heald et Wolf — ц. стручкового перца, поражает стебли, веточки, плоды и листья перца; *C. kaki* Ell. et Ev. — ц. хурмы, поражает листья хурмы; *C. bolleana* (Thuem.) Speg. — ц. Болле, поражает листья инжира; *C. moricola* Cooke — ц. шелковичная, поражает листья шелковиц; *C. ricinella* Sacc. et Berl. — ц. клещевины, поражает листья клещевины.

Род *Nakataea* Nara — Накатея

Мицелий погруженный или поверхностный, на природных субстратах на нем образуются шаровидные или полушаровидные склероции. Конидиеносцы одиночные, простые, коричневые, гладкие. Конидии одиночные, верхушечные и боковые, серповидные, часто сигмовидные, гладкие, с 3 перегородками, с концевыми бесцветными или бледно-коричневыми клетками, образуются на зубчиках конидиеносца.

Виды рода паразитируют на злаках, вызывают пятнистость листьев.

***Nakataea sigmoidea* (Cav.) Subram.** — **Накатея сигмовидная** (рис. 1.66)
 Син.: *Helminthosporium sigmoideum* Cav., *Vakrabeeja sigmoideum* Cav., *Vakrabeeja sigmoidea* (Cav.) Subram., *Curvularia sigmoidea* (Cav.) Nara.

Возбудитель склероциальный гнили риса.

Конидиеносцы до 200 мкм дл., 4—6 мкм толщ. Конидии 40—83 мкм дл., 11—14 мкм шир., внезапно суживающиеся к концам.

Склероциальная стадия — *Sclerotium oryzae* Cat.

Телеоморфа — *Leptosphaeria salvinii* Cat.

Заболевание начинается с образования небольших черных пятен неопределенной формы на влагалищах листьев (после выметывания метелок), постепенно увеличивающихся. Пораженные стебли желтеют, надламываются и отмирают. Развитию болезни способствуют травмы растений, в связи с чем грибок активно проникает в ткани, а также высокие дозы азотных и фосфорных удобрений. Зерновки остаются недоразвитыми.

Источник инфекции — склероции, сохраняющиеся в почве на глубине 5—10 см.

Болезнь приводит к недобору урожая.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: сжигание соломы и пожнивных остатков; соблюдение севооборота; внесение повышенных доз калия и кремнезема. [9]

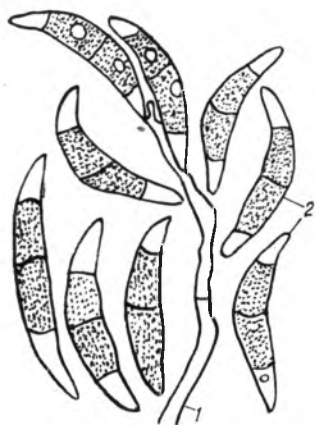


Рис. 1.66. *Nakataea sigmoidea*:

1 — конидиеносцы; 2 — конидии [65]

Род *Heterosporium* Klotzsch. — Гетероспорий

Мицелий погруженный. Конидиеносцы цилиндрические, зубчатые, простые, темноокрашенные, собраны в пучки. Конидии цилиндрические или удлинено-эллипсоидальные, на концах закругленные, с 3 или большим количеством перегородок, шиповатые, бородавчатые, темноокрашенные.

Телеоморфа — *Didymellina* Burt.

Большинство видов рода — паразиты различных растений, вызывают пятнистость листьев.

***Heterosporium avenae* Oudem.** — **Гетероспорий овсовый**

Возбудитель пятнистости листьев овса.

Конидиеносцы собраны в пучки по 6—10, простые, выходящие из общего основания, с 3—5 перегородками, светло-дымчатые. Конидии сначала одноклеточные, впоследствии двухклеточные, на концах заостренные, 18—35 × 9—14 мкм, густо-мелкошиповатые.

Поражает также ячмень и рожь.

На листьях появляются продолговатые пятна, постепенно охватывающие весь лист, который отмирает.

Источник инфекции — мицелий и конидии, сохраняющиеся на пораженных растительных остатках.

Болезнь приводит к снижению продуктивности растений и недобору урожая.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы такие же, как против *Drechslera graminea*. [41, 44]

***Heterosporium maydis* Lob. — Гетероспорий кукурузный**

Возбудитель пятнистости листьев кукурузы.

Конидиеносцы прямые, зеленовато-бурые, $45,5-87 \times 4,2-5,7$ мкм, собраны в пучки. Конидии бледнее конидиеносцев, цилиндрические или посредине шире, с одной, реже с 2—5 перегородками, на концах широкозакругленные или суженные, бородавчатые, $13-23 \times 5,8-7,6$ мкм.

Симптомы болезни, источник инфекции, вредоносность и меры борьбы такие же, как у *H. avenae*.

Распространение: Северный Кавказ.

***Heterosporium syringae* Kleb. — Гетероспорий облепиховый (рис. 1.67)**

Возбудитель пятнистости листьев облепихи.

Конидиеносцы прямые или извилистые, на вершине коленчато изогнутые или заостренные, 6 мкм толщ. Конидии с 1—3 перегородками, цилиндрические, эллипсоидальные, с перетяжками возле перегородок, от дымчатых до желто-коричневых, тонкошиповатые.

Поражает плоды, листья и живые ветви облепихи. На коре гриб развивается в виде оливково-бурого или коричневого войлочного налета в местах ее повреждений. На нижней поверхности листьев появляются угловатые пятна, ткань отмирает. На ягодах образуются темные пятна, уплотняющиеся со временем и захватывающие большую часть ягоды. Развитие гриба на листьях и ягодах существенного ущерба не приносит, особенно опасно повреждение коры.

Источник инфекции, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *Stigmia carporhila*. [22, 44]

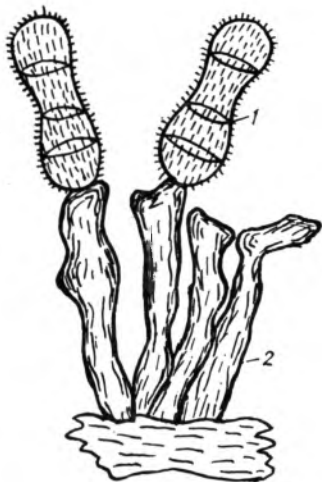


Рис. 1.67. *Heterosporium syringae*:

1 — конидии; 2 — конидиеносцы [65]

Другие вредоносные виды: *H. betae* Dows — г. свекловичный, поражает листья свеклы; *H. variabile* Ske. — г. изменчивый, поражает листья шпината; *H. phlei* Greg. — г. тимopheевки, поражает листья тимopheевки; *H. hordei* Bub. — г. ячменевый, поражает листья ячменя; *H. echinulatum* (Berk.) Cooke (син. *Helminthosporium echinulatum* Berk., *H. dianthi* Sacc. et Roum.) — г. шиповатый, поражает листья гвоздик и других цветковых растений.

Род *Corynespora* Guss. — Коринеспора

Мицелий погруженный или поверхностный. Конидиеносцы длинные, собраны в пучки или одиночные. Конидии обратнобулавовидные, с многочисленными поперечными перегородками, с толстой оболочкой, серые или черно-серые, образуют цепочки, соединяясь между собой маленькими бесцветными члениками.

Виды рода паразитируют на разных растениях, вызывают пятнистость различных органов.

Corynespora melonis (Cooke) Lind. — **Коринеспора дынная** (рис. 1.68)

Возбудитель пятнистости листьев и плодов дыни.

Конидиеносцы длинные, многоклеточные, коричневые, к вершине светло-зеленые, $500 \times 5-11$ мкм. Конидии удлинненно-булавовидные, 15 мкм толщ., с 3—23 поперечными перегородками, более широким концом прикрепляются к конидиеносцу.

Поражает также огурцы и дыни.

Первые признаки заболевания проявляются на семядольных листьях молодых растений в виде пятен соломенно-желтого или свинцово-серого цвета, часто с темным ободком. По мере старения пятна засыхают, вокруг них образуется коричневый ободок и хлоротичная кайма тканей листа. Гриб пронизывает жилки листа. Листья преждевременно засыхают. Пораженные молодые плоды обесцвечиваются, затем покрываются коричневыми пятнами, сморщиваются. Плоды остаются недоразвитыми. Растения погибают. Болезнь особенно опасна в теплицах для ранних огурцов. Развитию болезни способствуют температура $28-30^\circ\text{C}$ и повышенная влажность воздуха.

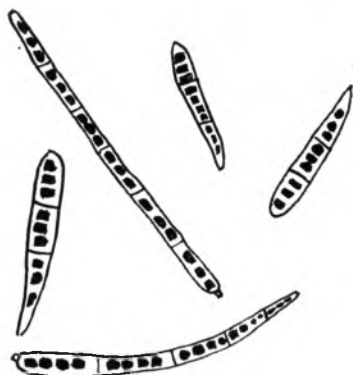


Рис. 1.68. *Corynespora melonis*: конидии [44]

Источником инфекции — хламидоспоры, сохраняющиеся в пораженных растительных остатках, семенах, почве.

Болезнь приводит к значительным потерям урожая.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: такие же, как и против *Cladosporium cucumerinum*. [6, 34, 44]

Corynespora cassicola (Berk. et Curt.) Well. — **Коринеспора кассий**

Возбудитель корневой гнили сои.

Мицелий преимущественно погруженный, пушистый, тонковолочный или бархатисто-шерстистый, сначала белый, затем серый, позднее темно-оливковый. Конидиеносцы темно-оливковые, 50×270 мкм дл., 4—10 мкм толщ., одиночные или в небольших пучках (по 2—5), отходят преимущественно от погруженных гиф, с расширением или без него у основания, неоднократно пролиферируют (образуя до 9 последовательных пролифераций, варьирующих по длине). Конидии в виде простых или дихотомически разветвленных акропетальных цепочек, от почти бесцветных до светло-коричнево-оливковых или оливковых, очень варьируют по форме, почти булавовидные, цилиндрические, V-образные, нередко суженные к обоим концам, прямые или изогнутые, с 3—25 (32) псевдоперегородками, $125-240 \times 10-16$ мкм. Хламидоспоры бесцветные, почти шаровидные, с каплями масла, конечные или промежуточные, $16-30 \times 14-20$ мкм.

Симптомы заболевания такие же, как у *Fusarium solani*. Гриб заражает корни вегетирующих растений сои до того, как происходит их заселение другими, менее патогенными видами. Не поражает дикую сою в естественных условиях, в то же время при посеве ее в питомни-

ках обнаруживается налет спороношения гриба на корнях отдельных растений.

Источник инфекции — хламидоспоры, сохраняющиеся на растительных остатках.

Болезнь приводит к значительным потерям урожая.

Распространение: Приморский край.

Меры борьбы: соблюдение севооборота; уничтожение пораженных растительных остатков; протравливание семян; обработка посевов фунгицидами такими же, как против *Fusarium avenaceum*.

Род *Acremoniella* Sacc. — Акремониелла

Син.: *Harzia* Costantin, *Monopodium* Delacr., *Eidamia* Lind.

Мицелий поверхностный или погруженный. Конидиеносцы простые или разветвленные, суженные к заостренной верхушке, бесцветные, тесно скученные у верхушки. Конидии одиночные, одноклеточные, яйцевидные, обратнойцевидные, или почти шаровидные, золотисто- или светло-коричневые, гладкие или бородавчатые, с двойной оболочкой, с порой у основания.

Виды рода паразитируют на различных растениях, вызывают гнили.

***Acremoniella atra* (Cda) Sacc. — Акремониелла черная (рис. 1.69)**

Син.: *Monopodium uredopsis* Delacr.

Возбудитель гнили.

Воздушный мицелий пушисто-войлочный, сначала бесцветный, затем коричневый. Конидиеносцы двух типов. Конидиеносцы первого типа более скученные, простые или рыхловетвистые, с веточками, отходящими под прямым углом, суживающиеся к тонкой верхушке, бесцветные, гладкие, $100 \times 4-8$ мкм, с немногими перегородками, одиночными одноклеточными яйцевидными, обратнойцевидными или почти шаровидными, золотисто-коричневыми гладкими конидиями, $20-30 \times 15-25$ мкм. Конидиеносцы второго типа редкие, одиночные, бесцветные, с шаровидным вздутием, $7-12$ мкм в диам., несущие на поверхности многочисленные буглковидные фиалиды, $4-10 \times 3,5-5$ мкм.

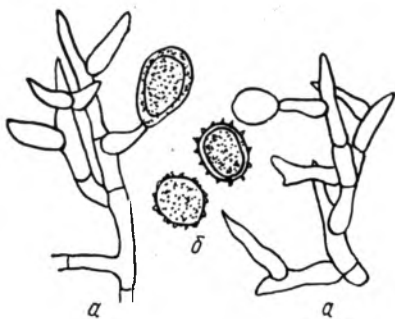


Рис. 1.69. *Acremoniella atra*:
а — конидиеносцы; б — конидии [65]

Поражается корневая система различных растений. На поверхности корней образуется светло-бурый налет спороношения гриба. Пораженная ткань буреет, мацерируется, отмирает.

Источник инфекции — мицелий, сохраняющийся на пораженных растительных остатках и в почве.

Болезнь приводит к снижению урожая.

Распространение: повсеместно.

Меры борьбы: такие же, как против *Thielaviopsis basicola*. [44]

***Acremoniella verrucosa* Tognini — Акремониелла бородавчатая**

Син.: *Monopodium verrucosum* Morozzk.

Возбудитель гнили.

Отличается от *A. atra* наличием бородавчатых конидий, чаще шаровидной формы.

Поражает различные органы, но чаще корни клевера, кукурузы, гороха, картофеля и других растений.

Симптомы болезни, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *A. atra*. [44].

Род *Fulvia* Ciferri — Фульвия

Воздушный мицелий распростертый, бархатистый. Колонии от темно-желтых до коричневых или пурпурных. Конидиеносцы хорошо или плохо выражены, выходят из устьиц, простые, иногда ветвистые, прямые или извилистые, у основания узкие, кверху утолщающиеся, с односторонними узловатыми вздутиями. Конидии в цепочках, часто ветвистые, верхушечные и боковые, цилиндрические, на концах закругленные, светло-коричневые, гладкие, одноклеточные или с 1—3 поперечными перегородками, иногда со слабо выступающим зубчиком.

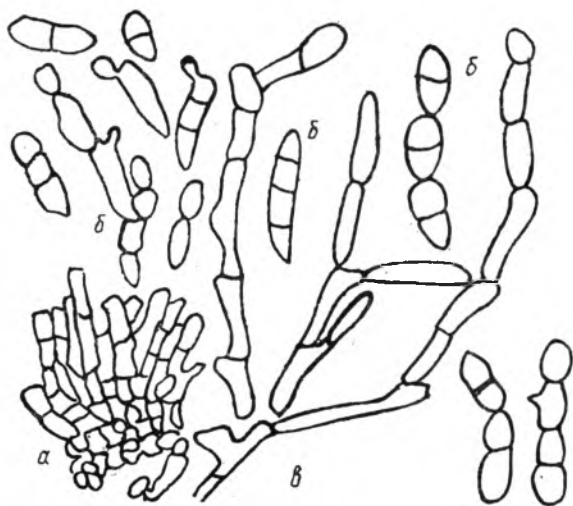


Рис. 1.70. *Fulvia fulva*:

а — пучок конидиеносцев; б — конидии; в — конидиеносцы [65]

Виды рода паразитируют на разных растениях, вызывают гнили и пятнистости.

***Fulvia fulva* (Cooke) Ciferri — Фульвия буро-желтая** (рис. 1.70)

Син.: *Cladosporium fulvum* Cooke.

Возбудитель пятнистости листьев томата.

Колонии бархатистые, сначала бледно-рыжевато-желтые с белым краем, позже коричневые и, наконец, пурпурные. На листьях конидиеносцы до 200 мкм дл., в культуре до 100 мкм дл., 2—4 мкм толщ. Конидии 12—47 × 4—10 мкм.

Поражает также плоды огурца, вызывая изъязвления.

Болезнь развивается чаще всего в теплицах. Первые признаки болезни обнаруживаются на нижних листьях, затем поражается все растение. На верхней поверхности листьев образуются желтовато-ко-

ричневые пятна, на нижней (под этими пятнами) — бархатистый налет (сначала желтоватый, затем буровато-коричневый) спороношения гриба. Развитию болезни способствуют температура 20—25 °C и влажность воздуха до 95 %.

Источники инфекции — мицелий и конидии, сохраняющиеся в почве и растительных остатках.

Болезнь приводит к угнетению развития растений и снижению их продуктивности.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: уничтожение пораженных листьев и плодов; соблюдение оптимальных условий влажности и температуры; профилактическое опрыскивание растений 0,3—0,5 %-ной суспензией цинеба, в период фазы массового цветения томатов, при появлении первых признаков болезни — опрыскивания каждые 10—12 дней. Обработку растений прекращают за 20 дней до сбора урожая. [16, 44]

Род *Fumago* Pers. — Фумаго

Мицелий поверхностный, часто образует тяжи, бурый или черный. Конидиеносцы прямые, часто собраны в коремии. Конидии в цепочках, оливковые, вначале одно-, затем многоклеточные, разнообразной формы, продолговатые, с перегородками.

Виды рода паразитируют на многих растениях, вызывают черную пятнистость

***Fumago vagans* Pers. — Фумаго раскидистый**

Возбудитель черной пятнистости.

Мицелий темно-оливковый, распадается на оидии. Конидиеносцы разветвленные, часто собраны в коремии. Конидии темно-оливковые, многоклеточные, с перетяжками, с разнообразно расположенными перегородками.

Телеоморфа — *Carpodium salicinum* Mont.

Поражает различные растения.

На листьях, черешках и зеленых побегах развивается черный бархатистый налет, особенно в местах сахаристых выделений растений. Болезнь развивается на растениях, пораженных сосущими вредителями (тлями, щитовками, паутинистым клещом).

Источник инфекции — мицелий и конидии, сохраняющиеся в пораженных растительных остатках.

Болезнь приводит к снижению фотосинтеза и продуктивности растений.

Распространение: повсеместно.

Меры борьбы: опрыскивание растений медьсодержащими препаратами (купрозаном), 0,2—0,5 %-ным раствором медного купороса и медно-мыльной жидкостью, состоящей из 20—30 г медного купороса и 200—300 г мыла в 10 л воды. [44, 49]

Семейство *Stylbellaceae* — Коремиевые

Род *Graphium* Corda — Графий

Мицелий поверхностный или погруженный. Конидиеносцы срастаются в коремии. Коремии цилиндрические, темноокрашенные, на верхушке булавовидные, без головки; иногда она имеется, но состоит из конидий, соединенных слизью, а не из ответвлений конидиеносцев. Ножка коремии состоит из параллельных гиф. Конидии яйцевидные, удлинено-эллипсоидальные, одноклеточные, неокрашенные, соединенные слизью в головку.

Виды рода паразитируют в основном на древесных и кустарниковых растениях, злаках, вызывают усыхание и гнили.

Graphium guttuliferum Pidopl. — **Графий капленосный**

Возбудитель гнили зерна проса.

Коремии оливково-бурые, $520 \times 17,5$ мкм, состоят из параллельных гиф, на верхушке растопыренных в виде чашечки. Головка шаровидная, сначала оливковая, затем черная. Конидиеносцы древовидно разветвленные, $10 - 12 \times 1,5$ мкм. Конидии одноклеточные, цилиндрические, эллипсоидальные, несимметричные, на концах притупленные или усеченные, $4 - 10,5 \times 2 - 3$ мкм, в массе бледно-серые.

Болезнь проявляется во время уборки урожая и при его хранении. На пораженном зерне образуется бурый налет спороношения гриба. Развитию болезни способствует высокая влажность зерна (17—19 %) в период созревания, сбора и хранения.

Источник инфекции — мицелий, сохраняющийся в зерне.

Болезнь снижает всхожесть и товарные качества зерна.

Распространение: Башкирская АССР.

Меры борьбы: такие же, как против *Miscog mucedo*.

Graphium ulmi Schwarz. — **Графий ильмовый**

Возбудитель голландской болезни, или усыхания, ильмовых.

Мицелий в культуре сначала белый, затем желтоватый. Коремии на поверхности коры пораженных веток имеют вид прямостоячих темноокрашенных столбиков с бесцветной блестящей головкой, на поверхности культуры — волосковидные. Конидии бесцветные, эллипсоидальные, $4,7 - 10 \times 2 - 3,5$ мкм.

Телеоморфа — *Ophiostoma ulmi* (Buisman) Nannfeldt.

Болезнь проявляется в увядании листьев, засыхании сначала отдельных ветвей, потом всей кроны вследствие поражения сосудистой системы. При хронической форме болезнь продолжается несколько лет, при острой — деревья погибают в течение нескольких недель. На поперечном срезе ветвей заметно побурение или почернение последних годовичных колец. Развитию болезни способствует длительная жаркая погода.

Источник инфекции — мицелий и конидии, сохраняющиеся в растительных остатках, почве и проникающие в ткани через ранки.

Болезнь приводит к гибели посадок.

Распространение: повсеместно.

Меры борьбы: уничтожение больных деревьев; окорка пней; обрезка сучьев только после окончания вегетации; уничтожение короедов.

Другие вредоносные виды: *G. cubanicum* Sczerbin-Parfenenko — г. кубанский, поражает сосудисто-волокнистые пучки дуба, вызывает усыхание; *G. persicae* Kabadze — г. персиковый, поражает персик; *G. stilboideum* Cda — г. блестящий, поражает малину. [16, 41, 44]

Род *Doratomyces* Cda — Доратомицес

Мицелий поверхностный или погруженный. Коремии от бледно-коричневых до черных. Конидиеносцы гладкие, ближе к верхушке ветвистые, с кисточковидно разветвленными веточками, составляющими головку. Конидии в верхушечных цепочках, эллипсоидальные, яйцевидные, шаровидные, у основания усеченные, одноклеточные.

Виды рода паразитируют на различных растениях, вызывают гнили и плесневение семян.

Doratomyces stemonitis (Pers.: Fr.) Morton et Sm. — **Доратомицес стемонитис** (рис. 1.71)

Син.: *Stysanus stemonitis* (Pers.) Cda.

Возбудитель гнили корней и плесневения семян.

Коремни до 1200 мкм выс., с эллиптической или цилиндрической головкой. Конидии яйцевидные с усеченным основанием, на верхушке с острием, $6 - 8,5 \times 4 - 4,5$ мкм.

Телеоморфа — *Echinobryum* Sda.

Поражает семена многих растений.

На пораженных семенах образуется темно-бурый налет спороношения гриба, они загнивают. Развитию болезни способствует повышенная влажность зерна при хранении (17—19 %).

Источник инфекции — мицелий, сохраняющийся в семенах и растительных остатках.

Болезнь приводит к потере товарных качеств семян.

Распространение: повсеместно.

Меры борьбы: соблюдение правил сбора и хранения семян, дезинфекция тары для хранения.

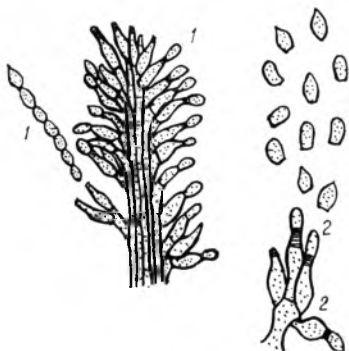


Рис. 1.71. *Doratomyces stemonites*: конидиеносцы (2) с конидиями (1)

Род *Pseudocercospora* Speg. — Псевдоцеркоспора

Мицелий погруженный. Конидиеносцы образуют коремни — простые, цилиндрические, плотно прижатые у основания, вздувающиеся к вершине, оливково-коричневые, гладкие. Фиалиды с короткими широкими зубцами. Конидии одиночные, верхушечные или боковые (с возрастом культуры), обратнобулавовидные, гладкие или шероховатые, с многочисленными поперечными перегородками, иногда с 1—2 продольными или косыми перегородками.

Виды рода паразитируют на многих растениях, вызывают пятнистость разных органов.

Pseudocercospora vitis (Lev.) Speg. — Псевдоцеркоспора винограда
Син.: *Septonema vitis* Lev., *Cercospora vitis* (Lev.) Sacc., *C. viticola* (Ces.) Sacc.

Возбудитель пятнистости винограда.

Конидиеносцы до 500 мкм дл., 2—7 мкм толщ. Конидии с 5—14 поперечными перегородками, 35—95 мкм дл., 6—8 мкм толщ. в наиболее широкой части, 2—3 мкм толщ. у вершины и основания.

На листьях, плодоножках и ягодах появляются крупные, круглые или неправильной формы пятна, иногда сливающиеся, пурпурно-коричневые. Растения угнетаются.

Источник инфекции — мицелий, сохраняющийся в пораженных растительных остатках, почве.

Болезнь приводит к снижению продуктивности растений.

Меры борьбы: такие же, как против *Cercospora vitis*. [23, 44]

Семейство *Tuberculariaceae* — Туберкуляриевые

Род *Fusarium* Lk : Fr. — Фузарий

Мицелий хорошо развитый, войлочно-пушистый, паутинистый, белозеленый, белый, красный, светло-кремовый, соломенно-желтый, серовато-сиренево-лиловый или буроватый. Конидиеносцы хорошо выраженные, простые или разветвленные. Из элементов морфологии раз-

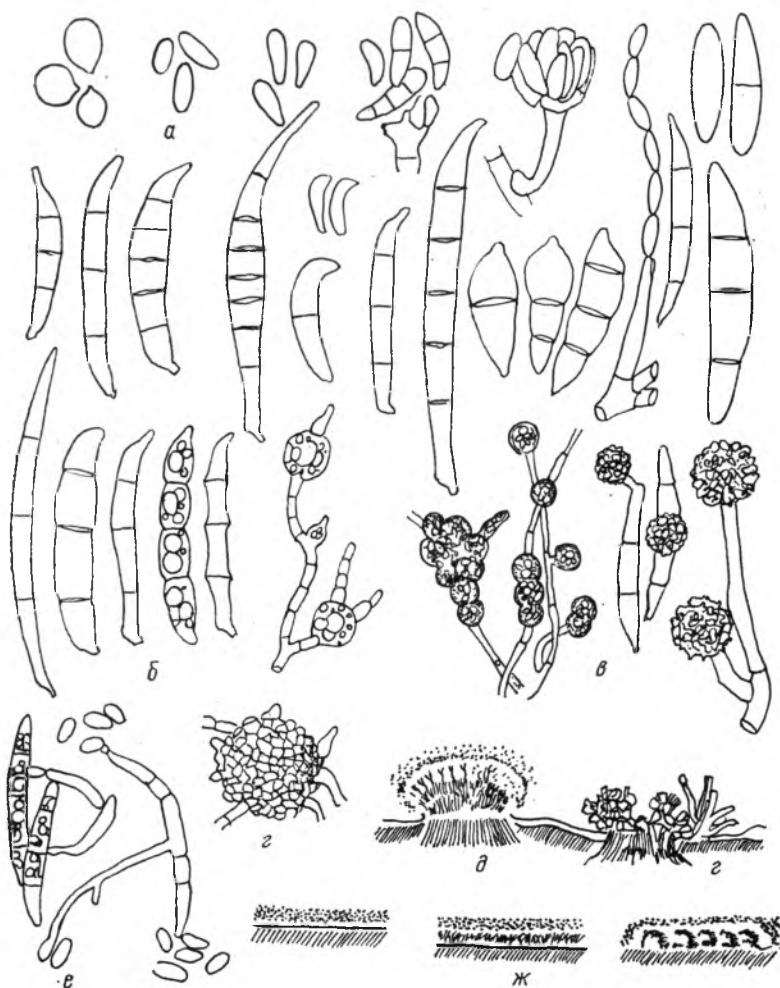


Рис. 1.72. Элементы морфологии грибов рода *Fusarium*:

а — микроконидии; б — макроконидии; в — хламидоспоры; г — склеротии; д — спородохии; е — прорастающие макроконидии; ж — пионноты [3]

личают следующие структуры: макроконидии, микроконидии, хламидоспоры, пионноты, спородохии и склеротии (рис. 1.72).

Макроконидии образуются на простых или разветвленных конидиеносцах, коротких отростках или выступах гиф, в спородохиях, пионнотах и воздушном мицелии. У некоторых видов при длительном культивировании в лабораторных условиях, когда образуются только конидии с 1—3 перегородками или без них, макроконидии отличаются от образуемых в спородохиях. Макроконидии обычно серповидные, веретеновидно-серповидные, реже веретеновидно-ланцетовидные с различ-

ным характером и степенью изогнутости. Диагностическое значение имеют размеры макроконидий, характер их изогнутости (рис. 1.73), форма верхней клетки (рис. 1.74), наличие ножки у основания, количество перегородок. Типичной является эллипсоидальная изогнутость макроконидий. Ножка у основания макроконидий обычно четко выра-

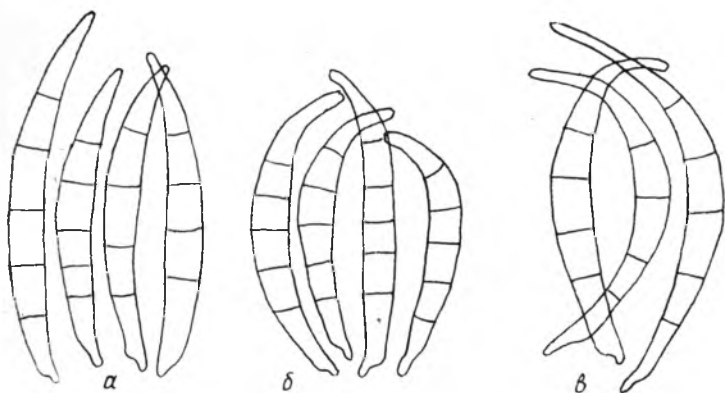


Рис. 1.73. Характер изогнутости макроконидий:

а — эллипсоидальная; б — параболическая; в — гиперболическая [3]

жена, но у ряда видов она имеет вид сосочка или нечетко выражена, а у некоторых отсутствует. Количество перегородок в макроконидиях большинства видов 3—5, реже — 5—7.

Микроконидии образуются на коротких ответвлениях гиф, вокруг которых и скапливаются. У ряда видов они образуют четко выражен-

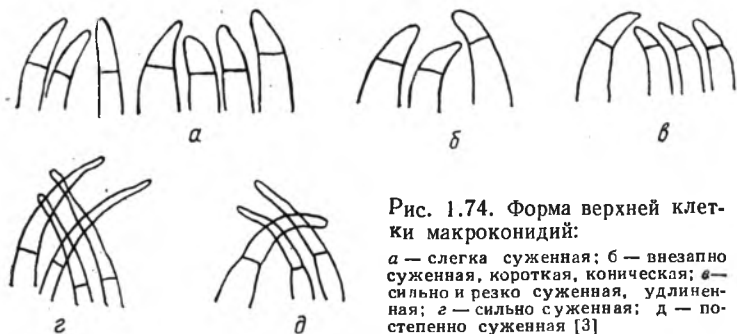


Рис. 1.74. Форма верхней клетки макроконидий:

а — слегка суженная; б — внезапно суженная, короткая, коническая; в — сильно и резко суженная, удлиненная; г — сильно суженная; д — постепенно суженная [3]

ные и довольно длинные цепочки, отчетливо видные при малом увеличении микроскопа на стенках пробирки, у других — ложные головки.

Микроконидии менее разнообразны по форме, чем макроконидии. Они играют значительную роль в заселении субстрата. При диагностике наличие или отсутствие их может быть использовано только в случае их обильного и относительно постоянного образования.

Большинство видов рода — сапротрофы, некоторые — факультативные паразиты высших растений с различной степенью паразитизма.

Вызывают гниль корней, семян, плодов, корне- и клубнеплодов, сеянцев, увядание, задержку роста, бесплодие, пигментацию.

К наиболее распространенным фузариозным заболеваниям относятся трахеомикозное сосудистое увядание растений и корневая гниль.

Проявления фузариозов разнообразны и зависят от физиологического состояния растений, степени их устойчивости, инфекционной нагрузки, специфической физиологической активности возбудителя (быстроты роста, образования токсинов, ферментов и т. д.).

Трахеомикозное увядание обусловлено проникновением патогена в сосудистую систему, разрастанием его биомассы и механической закупоркой сосудов. Ферменты и токсины возбудителя вызывают побурение стебля. Растение погибает.

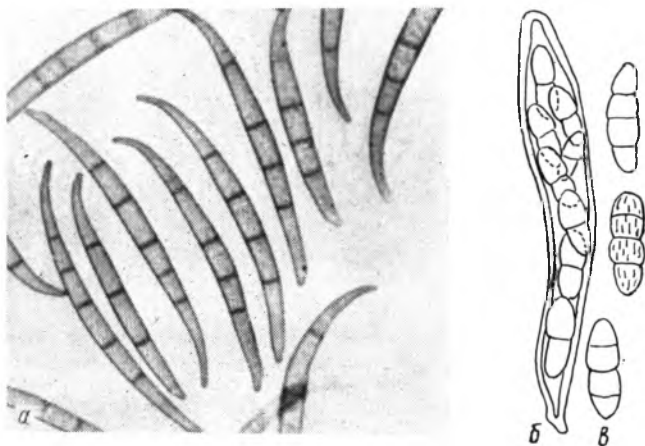


Рис. 1.75. *Fusarium avenaceum*:

а — конидии; б — сумка с аскоспорами; в — аскоспоры [62]

Корневая гниль проявляется в поражении корневой шейки под воздействием ферментов возбудителей, вследствие чего ткани размягчаются и разрушаются, что также приводит к гибели растения. Гнили нередко сопровождаются некрозами ткани различных органов растения, затем происходит разрушение межклеточников, распад ткани на клетки и ее разрушение, в котором может принимать участие уже комплекс первичных и вторичных возбудителей.

Широкий диапазон приспособительных реакций видов этого рода обуславливает наряду с широким распространением сапротрофов (в ризосфере, на мертвых растительных остатках и поверхности корней в почве) существование вирулентных рас, адаптированных преимущественно к поражению определенных растений, то есть переход к паразитизму. Наличие последнего нашло отражение в существовании в пределах многих видов специализированных форм. [3, 62]

Fusarium avenaceum (Fr.) Sacc. — Фузарий овсяный (рис. 1.75)

Син.: *Fusarium de tonianum* Sacc., *F. avenaceum* (Fr.) Sacc. var. *de tonianum* (Sacc.) Raïllo.

Возбудитель корневой и стеблевой гнили злаковых и зернобобовых культур, фузариоза колосьев злаков; один из возбудителей фузариозного побурения льна-долгунца.

Воздушный мицелий хорошо развит, желтоватый, розовый, красный, охряный. Спородохии розово-телесного цвета, пионноты образуются при слабом развитии мицелия. Макроконидии нитевидно-шиловидные, на значительном протяжении цилиндрические, с сильно и постепенно суживающейся или нитевидной верхней клеткой (до 15 мкм), эллипсоидально или гиперболически изогнутые, с довольно хорошо выраженной ножкой у основания, в массе оранжевые, розово-охряные или кирпично-красные, образуются на простых или разветвленных конидиеносцах. Размеры макроконидий с тремя перегородками $30-60 \times 3-4$ мкм, с четырьмя — $38-75 \times 3,3-4,8$, с пятью — $32-90 \times 3-4,5$, с семью — $60-95 \times 3-5,2$, с девятью — $70-120 \times 3,5-5$ мкм. В воздушном мицелии образуются более мелкие макроконидии — эллипсоидальные, ланцетовидные или веретеновидные, без ясно выраженной ножки, с 1—3 перегородками или без перегородки. Типичные хламидоспоры отсутствуют, склероции $60-80$ мкм в диам., темно-синие, темно-лиловые, коричневые, желтые, белые, иногда отсутствуют.

Распространен повсеместно.

Поражает многие виды растений, относящиеся к 160 родам различных семейств; среди них цветковые растения (гладиолусы, гвоздики), зернобобовые культуры (люцерна, клевер, люпин, вика).

При корневой гнили поражаются первичные и вторичные корни, подземные междоузлия и основание стебля. Они буреют и отмирают. Во влажную погоду на них образуются оранжевые подушечки спорониев гриба.

Стеблевая гниль обычно проявляется на 2—3 нижних узлах и междоузлиях в виде бурых или желтых пятен различной формы, покрывающихся при повышенной влажности розово-красным налетом. Стебель пораженных растений внутри полый, часто размочаливается.

Подземные междоузлия и корешки приобретают красный цвет, паренхима сердцевины разрушается.

При фузариозе колосьев в период вегетации поражаются колосовые чешуи и зерно, покрываясь сплошным розовым налетом спорониев гриба. При хранении пораженное зерно склеивается разрастающимся мицелием в плотные комочки.

При фузариозном побурении льна зараженные коробочки и соцветия становятся бурыми, коробочки и семена недоразвиваются. Во влажную погоду на них образуется розовый налет спорониев гриба. Стебли надламываются, размочаливаются, коробочки опадают. В отличие от фузариозного увядания, корневая система не поражается. В этот же период развивается одна из наиболее вредоносных форм болезни — фузариоз по ржавчине. Болезнь проявляется в образовании розового налета вокруг черных, с глянцевым оттенком, выпуклых пятен (телиостадии возбудителя ржавчины — *Melampsora lini*). Пораженные участки стебля размочаливаются, изламываются. Развитию болезни способствует полегание льна.

Все формы фузариоза прогрессируют при высоких температурах и влажности воздуха.

Источник инфекции — мицелий, сохраняющийся в пораженных растительных остатках, почве, семенах.

Гнили приводят к гибели растений, отмиранию продуктивных стеблей и белоколосости, фузариозное побурение льна — к снижению качества волокна на 4—5 номеров и сокращению урожая семян на 16 %.

Распространение: повсеместно.

Меры борьбы: уничтожение пораженных растительных остатков; использование здорового семенного материала; протравливание семян ТМ ТД, фентиурамом, фентиурам-молибдатом или тигамом ($3-4$ кг/т),

гранозаном с красителем (1,5 кг/т); соблюдение севооборота и другие агротехнические мероприятия; выведение устойчивых сортов. [3, 39, 41, 44, 62, 63, 67]

Fusarium semitectum Berk. et Rav. — Фузарий полуоткрытый (рис. 1.76)

Син.: *Fusarium wollenweberii* Raillo.

Возбудитель гнилей.

Воздушный мицелий беловато-желтоватый или охряно-розоватый. Макроконидии веретеновидно-серповидные, ланцетовидные, эллипсоидально изогнутые или почти прямые, к обоим концам постепенно су-

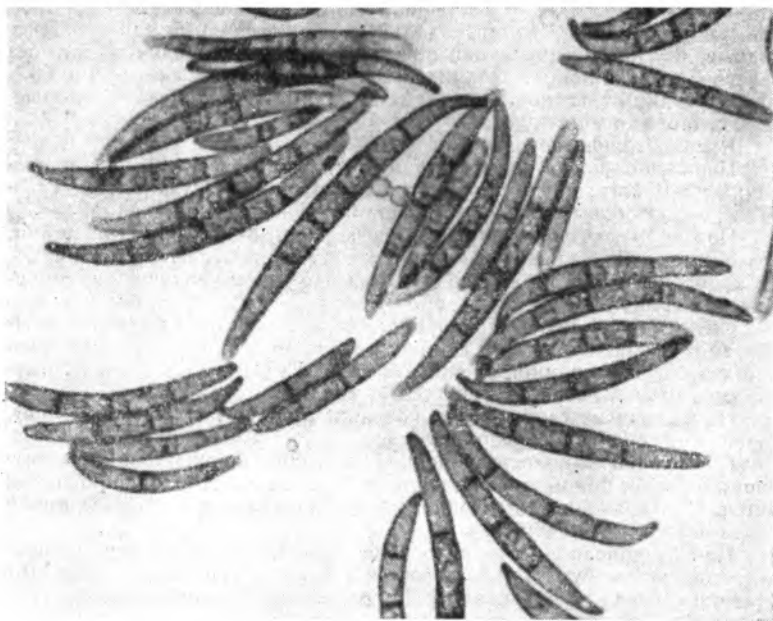


Рис. 1.76. *Fusarium semitectum*: макроконидии (x 950)

живающиеся, с ножкой или без нее, часто с сосочковидным основанием, с 3—5 перегородками. Размеры макроконидий с тремя перегородками 4—45 × 3,5—4,5 мкм, с пятью — 23—75 × 2,5—5 мкм. Эллипсоидально изогнутые макроконидии с удлиненной верхней клеткой, веретеновидно-ланцетовидные — с постепенно суживающейся, конической. Микроконидии часто мало отличаются по форме от макроконидий. Хламидоспоры промежуточные, гладкие или с шипиками.

Симптомы болезни, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *F. avenaceum*.

Источник инфекции — хламидоспоры, сохраняющиеся в пораженных растительных остатках, почве, семенах.

Fusarium gibbosum App. et Wr. emend Bilai — Фузарий горбатый (рис. 1.77)

Син.: *Fusarium equiseti* (Corda) Sacc., *F. scirpi* Lamb. et Fautr., *F. caudatum* Wr., *F. scirpi* Lamb. et Fautr. var. *candatum* Wr., *F. con-*

color (Reink.) Booth, *F. equiseti* (Corda) Sacc., Booth., *F. arthrosporio-*
ides Booth.

Возбудитель корневой гнили.

Воздушный мицелий от светло-кремового до коричневого, бледно-розовый, рыхло- или плотнопушистый. Строма кремово-коричневая, кроваво-красно-коричневая. Макроконидии образуются в спородохиях или пионнотах, а также в воздушном мицелии. На естественных субстратах они веретеновидно-серповидные, с наибольшим диаметром посредине, параболически или гиперболически изогнутые, с вытянутой верхней клеткой, с хорошо выраженной ножкой, обычно с пятью

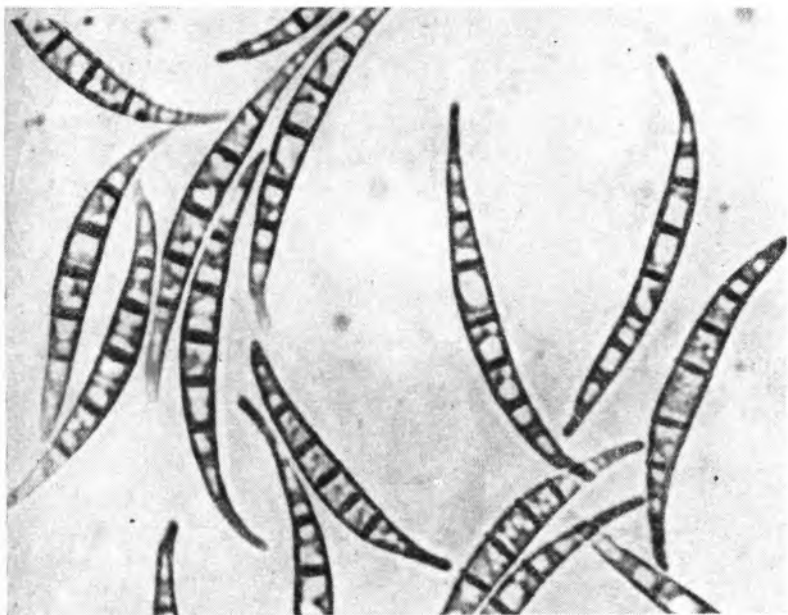


Рис. 1.77. *Fusarium gibbosum*: макроконидии (x 950)

перегородками, в массе розовые или охряные. Отличительным признаком онтогенеза макроконидий является утрата жизнеспособности их крайних клеток. В воздушном мицелии образуются мелкие нетипичные макроконидии с 1—3 перегородками или без перегородок, овальные, ланцетовидные, почковидные, в форме запятой. Размеры конидий без перегородки — $5-18 \times 2-6$ мкм, с одной перегородкой — $8-24 \times 2-4$, с тремя — $25-56 \times 3,7-5$, с пятью — $20-70 \times 3,7-6$, с семью — $40-80 \times 4-7$ мкм.

Хламидоспоры обильные, гладкие или слегка шероховатые, образуются в мицелии, старых макроконидиях, промежуточные, реже верхушечные, в цепочках, узелках, в массе коричневые. Склероции редкие, $60-80$ мкм в диам., черные.

Симптомы болезни, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *F. avenaceum*.

Источник инфекции — хламидоспоры, сохраняющиеся в пораженных растительных остатках, почве, семенах.

Fusarium gibbosum Appl. et Wr. emend. Bilai var. *acuminatum* (Ell. et Ev.) Bilai — Фузарий горбатый разновидность заостренная (рис. 1.78)

Син.: *Fusarium scirpi* Lamb. et Fautr. var. *acuminatum* (Ell. et Ev.) Wr., *F. scirpi* Lamb. et Fautr. subsp. *acuminatum* (Ell. et Ev.) Raillo, *F. scirpi* Lamb. et Fautr. var. *filiferum* (Preuss.) Wr., *F. caudatum* Wr. var. *filiferum* Raillo, *F. acuminatum* (Ell. et Ev.) Booth.

Возбудитель гнилей и увядания.



Рис. 1.78. *Fusarium gibbosum* var. *acuminatum*:

a — макроконидии (x950); *b* — аскоспоры

Отличаются от основного вида гиперболически изогнутыми макроконидиями, преимущественно с пятью перегородками, с наибольшим диаметром посередине, с резко удлинненной и сильно суженной верхней клеткой, с явно выраженной ножкой у основания. Длина верхней клетки макроконидий с пятью перегородками 12—20 мкм.

Телеоморфа — *Gibberella acuminata* Wr.

Поражает свеклу, сою, хлопчатник, картофель, клевер, пшеницу, огурцы, лен, коноплю, томаты, злаки (стеблевая и корневая гниль).

Симптомы болезни, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *F. avenaceum* и *F. oxysporum*.

Источник инфекции — хламидоспоры и аскоспоры, развивающиеся в перитециях, сохраняющиеся в пораженных растительных остатках, почве, семенах.

Fusarium gibbosum App. et Wr. emend Bilai var. *bullatum* (Sherb.) Bilai — Фузарий горбатый разновидность пузырчатая (рис. 1.79)

Син.: *Fusarium bullatum* Sherb., *F. equiseti* (Cda) Sacc. var. *bullatum* (Sherb.) Wr., *F. scirpi* Lamb. et Fautr. subsp. *acuminatum* (El. et Ev.) Rallo var. *triseptatum* Rallo.

Возбудитель гнили корней, стеблей, клубней, плодов, цветков, листьев.

Воздушный мицелий белый, беловато-охряный, иногда порошковидный. Макроконидий преимущественно с тремя перегородками. Верхняя клетка неудлиненная. Размер макроконидий с тремя перегородками $20-50 \times 3,5-5$ мкм, с пятью — $20-50 \times 4,5-5,5$ мкм. Микроконидии встречаются редко. Хламидоспоры обильные, промежу-

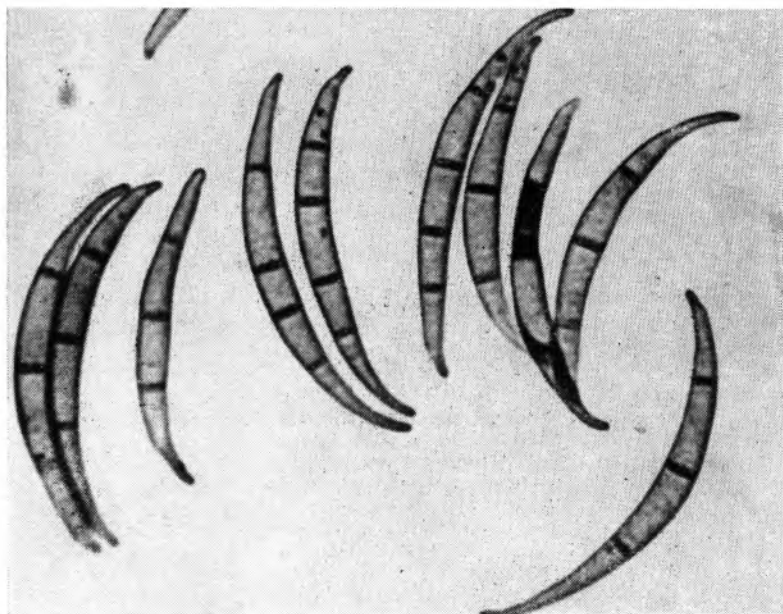


Рис. 1.79. *Fusarium gibbosum* var. *bullatum*: макроконидии (x 950)

точные, в цепочках, узлах, гладкие, бородавчатые, золотисто-желто-коричневые.

Телеоморфа — *Gibberella intricans* Wr.

Поражает многие растения.

Симптомы болезни, вредоносность, меры борьбы и распространение такие же, как у *F. avenaceum*, *F. oxysporum*.

Источник инфекции такой же, как у *F. gibbosum* var. *acuminatum*.

***Fusarium graminearum* Schwabe.** — Фузарий злаковый (рис. 1.80)

Возбудитель корневой гнили корней, красной гнили початков кукурузы, колосковой гнили злаков — «пьяный хлеб».

Воздушный мицелий хорошо развит, пушистый, хлопьевидно-пушистый, бело-розовый, кроваво-красный. Макроконидии образуются в спородохиях и воздушном мицелии. Они веретеновидно-серповидные, эллипсоидально изогнутые, с постепенно и равномерно суживающейся конической, несколько удлиненной верхней клеткой, с ясно выраженной ножкой у основания, обычно с пятью перегородками, в массе бело-

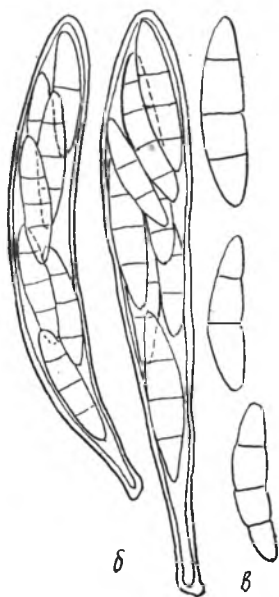
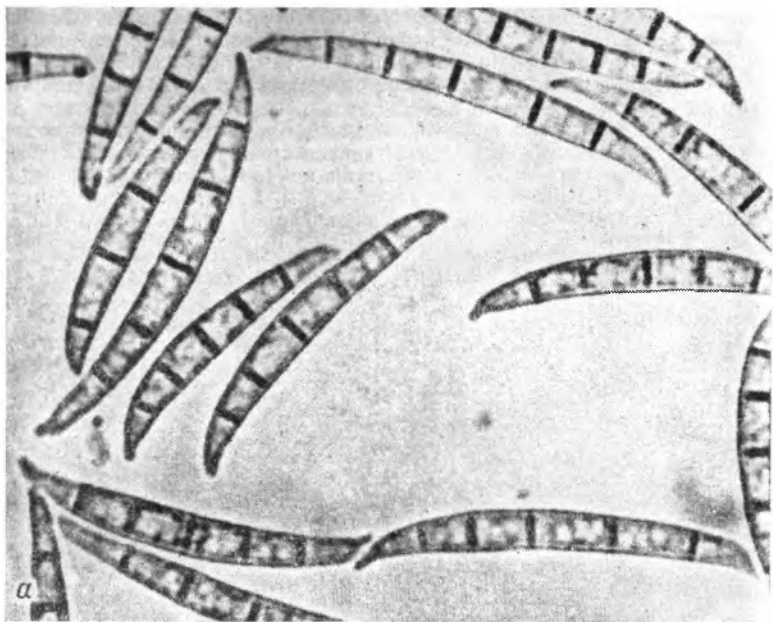


Рис. 1,80. *Fusarium graminearum*:

а — макроконидии ($\times 950$); *б* — сумки с аскоспорами; *в* — аскоспоры

вато-розовые, золотисто-желтые, карминово-пурпурные. Размер макроконидий с тремя перегородками $25-66 \times 3-6$ мкм, с пятью — $35-75 \times 3,2-6$, с шестью — $50-75 \times 4-6$ мкм. Микроконидии малочисленные, часто отсутствуют. Хламидоспоры не многочисленные, промежуточные, часто отсутствуют.

Телеоморфа — *Gibberella saubinetii* (Mont.) Sacc.

Поражает пшеницу, реже рожь, овес, ячмень.

Первые признаки колосковой гнили злаков появляются на колосках в середине лета, в фазе молочно-восковой спелости зерна. На больных колосках сначала появляется бледно-розовый налет спороношения гриба. Различают две формы заболевания — белоколосость и поражение отдельных колосков в колосе. Первая форма проявляется в преждевременном пожелтении всего колоса или его верхней части, побуре-

нии соломины, находящейся непосредственно под колосом. Вторая форма проявляется в приобретении больными колосками соломенно-желто-

го цвета (на зеленом фоне колоса). В период восковой спелости на побелевших чешуйках пораженных колосков развивается восковидный налет конидий ярко-розового или оранжевого цвета. В конце восковой спелости на месте розового налета образуются плодовые тела — перитеции, от темно-фиолетового до черного цвета. Под колосковыми чешуями развивается мицелий гриба. Оптимальная температура для развития фузариоза зерна злаков 18—20 °С. Конидии прорастают при 4—6 °С, при 32 °С заметно ингибируется прорастание конидий. Развитию заболевания способствует высокая влажность воздуха.

Гриб вырабатывает экстрогенный токсин — зеараленон. Хлеб, выпеченный из муки такого зерна, вызывает тошноту, рвоту, головокружение, головную боль — признаки, напоминающие отравление алкогольными напитками; поэтому болезнь получила название «пьяный хлеб». У животных, поедающих фузариозное зерно, наблюдаются возбужденное состояние, заторможенные движения, вульвовагинит, расстройства зрения, у лошадей — временное бешенство.

Распространение: Дальний Восток, Краснодарский край, Ростовская обл., Украинская ССР, Северная Осетия.

При красной гнили початков кукурузы поражаются всходы, корневая система, початки. Заболевание развивается во все периоды вегетации. На вершине пораженного початка появляется плотный восковидный ярко-розовый налет, распространяющийся сверху вниз и переходящий в стержень. Оболочка пораженных зерновок становится сначала вишнево-красной, затем буро-коричневой. Полости зерновок заполняются мицелием гриба. Листовые обертки пронизываются мицелием, плотно прилегают друг к другу и початку, приобретают красно-вишневый цвет. Стержень загнивает, в нем появляются глубокие трещины, зерновки опадают, начиная с вершины початка.

Сильно пораженные семена не дают всходов. При скрытой форме заболевания семена прорастают, но ростки их не достигают поверхности почвы, погибают. Корни поражаются в фазе 2—3 листьев, они загнивают, окрашиваясь в красно-коричневый цвет. Пораженные проростки, начиная с вершины, увядают, бледнеют, засыхают.

Оптимальная температура для развития красной гнили початков кукурузы 24—30 °С. Развитию болезни способствует высокая влажность воздуха. Мицелий и конидии сохраняются в почве в течение года, аскоспоры — более 3 лет.

Источник инфекции — хламидоспоры и аскоспоры, сохраняющиеся в семенах, пожнивных остатках, почве.

Колосковая гниль злаков приводит к значительному недобору урожая, гибели всходов, пустоколосости, красная гниль початков кукурузы — к полному разрушению зерна и початков.

Распространение: повсеместно.

Меры борьбы: соблюдение севооборота; оптимальные сроки сева; просушка зерна; внесение полного комплекта минеральных удобрений; протравливание семян ТМТД (2 кг/т) или фентиурамом (2 кг/т). [3, 9]

Fusarium heterosporum Nees.— Фузарий разноспоровый (рис. 1.81)
Син.: *Fusarium flocciferum* Cda, *F. reticulatum* Mont., *F. heterosporum* Nees var. *negundinis* (Sherb.) Raillo.

Возбудитель гнили плодов, стеблей, корней и клубней.

Воздушный мицелий белый, бело-розовый, светло-кремовый или желтоватый. Строма желто-пурпурная, коричнево-красная. Макроконидии образуются в воздушно мицелии, спородохиях; они веретеновидно-серповидные с несколько удлинненной конической верхней клеткой с ножкой или сосочковидным основанием с 3—5 перегородками: с тремя — 20—50 × 3—4,5 мкм, с пятью — 25—60 × 3—3,5 мкм.

Микроконидии образуются редко. Хламидоспоры промежуточные, в цепочках и узлах.

Телеоморфа — *Gibberella gordonii* Booth.

Поражает многие растения.

Симптомы болезни, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как и у *F. avenaceum*, *F. sambucinum*.

Источник инфекции — хламидоспоры и аскоспоры, сохраняющиеся в пораженных растительных остатках, семенах, почве.

Fusarium lateritium Nees. — Фузарий кирпично-красный (рис. 1.82)

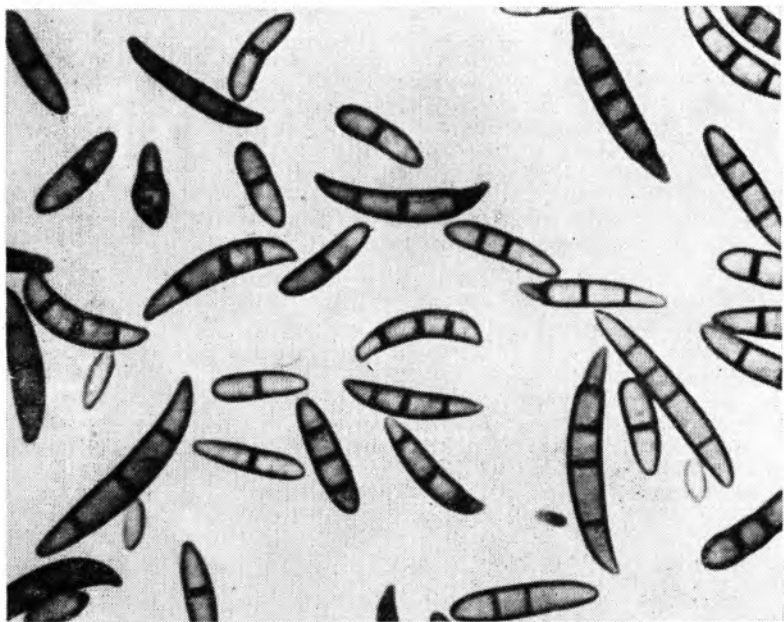


Рис. 1.81. *Fusarium heterosporum*: макроконидии (x 950)

Син.: *Fusarium lateritium* f. sp. *ciceri* (Padw.) Erw., *F. lateritium* Nees var. *majus* Wr., *F. lateritium* Nees var. *mori* Desm., *F. lateritium* Nees var. *minus* Wr., *F. lateritium* Nees var. *uncinatum* Wr., *F. lateritium* Nees var. *buxi* Booth.

Возбудитель усыхания и увядания древесно-кустарниковых пород.

Воздушный мицелий белый, беловато-розовый или желтоватый. Макроконидии образуются в воздушном мицелии, спородохиях, реже в пионнотах; они веретеновидно-серповидные, более или менее цилиндрические на большем протяжении, с постепенно сужающейся, слегка усеченной, иногда клювовидно согнутой верхней клеткой, с ясно выраженной ножкой у основания, с 3—5 (редко 6—7) перегородками. Иногда в воздушном мицелии образуются одноклеточные макроконидии, 4—22 × 2—6 мкм, или с одной перегородкой, 10—35 × 2—5 мкм. Размер макроконидий с тремя перегородками 13—53 × 2—5 мкм,

с пятью — $25 - 70 \times 3 - 5$, с семью — $32 - 80 \times 3 - 5$ мкм. Микроконидии образуются редко. Хламидоспоры промежуточные, образуются в мицелии и конидиях, встречаются редко. Склероции иногда имеются, темно-серовато-оливковые.

Телеоморфа — *Gibberella baccata* (Wallr.) Sacc.

Болезнь проявляется в увядании листьев, засыхании сначала отдельных ветвей, затем и всего растения, вследствие поражения сосудистой системы. На поперечном срезе ветвей видны побуревшие сосуды в виде сплошного или прерывистого кольца.

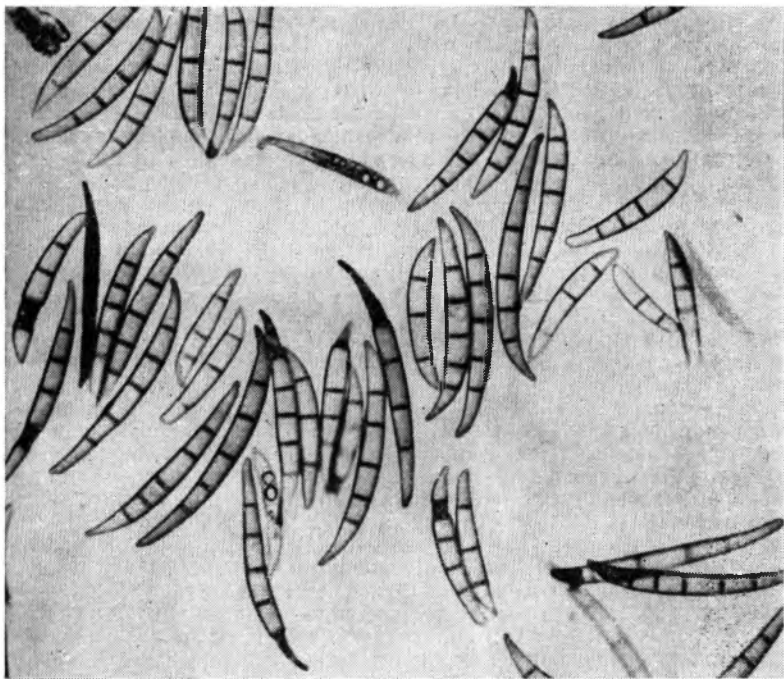


Рис. 1.82. *Fusarium lateritium*: макроконидии (x 500)

Источник инфекции — хламидоспоры и аскоспоры в перитециях, сохраняющиеся на сухих ветвях и древесине, в почве.

Распространение: повсеместно, особенно в зонах с теплым влажным климатом (Средняя Азия, Закавказье).

Меры борьбы: уничтожение пораженных побегов и растений.

Fusarium lateritium Nees var. *stilboides* (Wr.) Bilai — Фузариум кирпично-красный

Син.: *Fusarium stilboides* (Wr.) Booth, *F. lateritium* Nees var. *longum* Wr.

Возбудитель увядания и усыхания.

Отличается от основного вида более крупными макроконидиями и преобладанием макроконидий с пятью и большим числом перегородок. Размеры макроконидий с пятью перегородками $40 - 97 \times 3,3 - 6$ мкм,

с семью — 56—105 × 3,5—6, с девятью — 70—100 × 3,8—6, с десятью — 70—110 × 5—6 мкм.

Телеоморфа — *Gibberella stilboides* Gord. ex Booth.

Поражает сеянцы и взрослые древесные и кустарниковые растения.

Симптомы болезни, источник инфекции, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *F. lateritium*.

***Fusarium sambucinum* Fuck. — Фузарий бузиновый** (рис. 1.83)

Син.: *Fusarium culmorum* (W. G. Sm.) Sacc. var. *cereale* (Cke.) Wr., *F. sambucinum* Fuck. var. *cereale* (Cke.) Raillo, *F. sulfureum* (Schlecht.) Booth.

Возбудитель сухой гнили клубней картофеля.

Воздушный мицелий белый, беловато-охряный, розовый, сильно-пушистый или плотноволочный. Строма белая, желтая, желто-оливковая, охряно-коричневая. Склероции темно-красные или коричневые, часто отсутствуют. Микроконидии образуются в воздушном мицелии, спороходиях и пионнотах; они веретеновидно-серповидные, эллипсоидально изогнутые, с короткой, внезапно сужающейся в виде сосочка или только сжатой, прямой или слегка загнутой верхней клеткой, с хорошо выраженной ножкой у основания, обычно с 3—5 перегородками, в массе розово-оранжевого или телесного цвета. Размеры макроконидий с тремя перегородками 16—45 × 3—6 мкм, с пятью — 25—60 × 3,5—6 мкм. Микроконидии отсутствуют. Хламидоспоры обильные, промежуточные, в цепочках или узлах, в массе коричневые.

Телеоморфа — *Gibberella pulicaris* (Fr.) Sacc.

Поражает многие виды растений, относящиеся к 30 семействам. У древесных пород, особенно стеблей хмеля, вызывает образование наростов, у злаков — корневую и стеблевую гнили, гниль початков кукурузы.

На пораженных клубнях картофеля появляются серовато-белые, тусклые, слегка вдавленные пятна, которые со временем увеличиваются, ткань размягчается, становится трухлявой, сухой, приобретает бурую окраску, кожица на пораженных участках сморщивается. Клубень высыхает, внутри него возникают пустоты, заполненные мицелием гриба. На поверхности клубней образуются подушечки желтовато-розового цвета. Развитию заболевания способствуют поражение клубней фитофторозом и паршой, механические повреждения, высокая влажность воздуха (75 %). Оптимальная температура для развития гриба 17—25 °С. Заболевание передается от больного клубня на соседние здоровые, поэтому часто проявляется в виде очагов.

Болезнь обнаруживается спустя несколько недель после уборки картофеля. Возникает, как правило, на клубнях с механическими повреждениями (у которых раны не затянулись и не покрылись перидермой), или пораженных другими болезнями (фитофторозом).

По вредоносности сухая гниль занимает второе место после фитофтороза.

Пораженные *F. sambucinum* ткани клубней картофеля образуют фитоалексины — ришитин и любимин.

Источник инфекции: хламидоспоры, сохраняющиеся в пораженных клубнях, растительных остатках, почве.

Болезнь приводит к потере 7—11 % урожая, а при хранении картофеля в условиях повышенной температуры и влажности — до 50 %.

Меры борьбы: дезинфекция хранилищ; закладка на хранение здоровых, неповрежденных клубней; соблюдение в хранилищах оптимальных режимов температуры (1—3 °С) и влажности (85—90 %). [16, 17, 41, 44, 58]

***Fusarium sambucinum* Fuck. var. *ossiculum* (Berk. et Curt.) Bilai — Фузарий бузиновый разновидность косточковая**

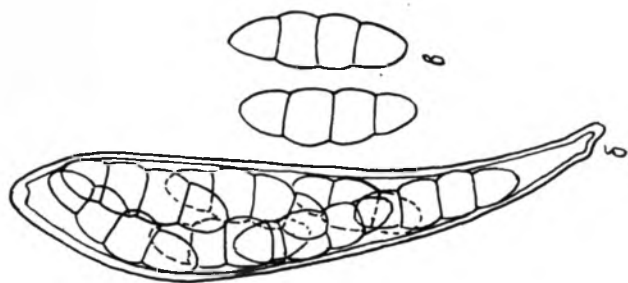
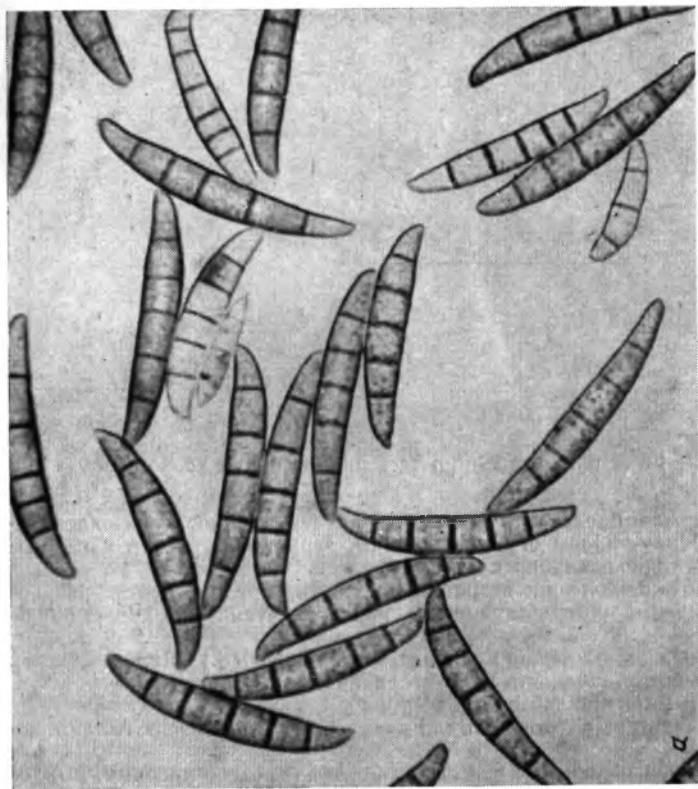


Рис. 1.83. *Fusarium sambucinum*:

а — макроконидии (х 950), б — сумка с аскоспорами; в — аскоспоры [62]

Син.: *Fusarium ossicolum* (Berk. et Curt.) Sacc., *F. equiseti* (Cda) Sacc. subsp. *ossicolum* (Berk. et Curt.) Raillo, *F. scirpi* Lamb. et Fautr. var. *caudatum* Wr., *F. compactum* (Wr.) Raillo, *F. caudatum* Wr.
Возбудитель гнили.

Отличается от основного вида наличием резко суженной, удлиненной, иногда загнутой верхней клеткой макроконидий, несколько суженных к основанию. Размер макроконидий с пятью перегородками $30-64 \times 3,7-6,5$ мкм, с тремя — $17-40 \times 3,6-6$ мкм.

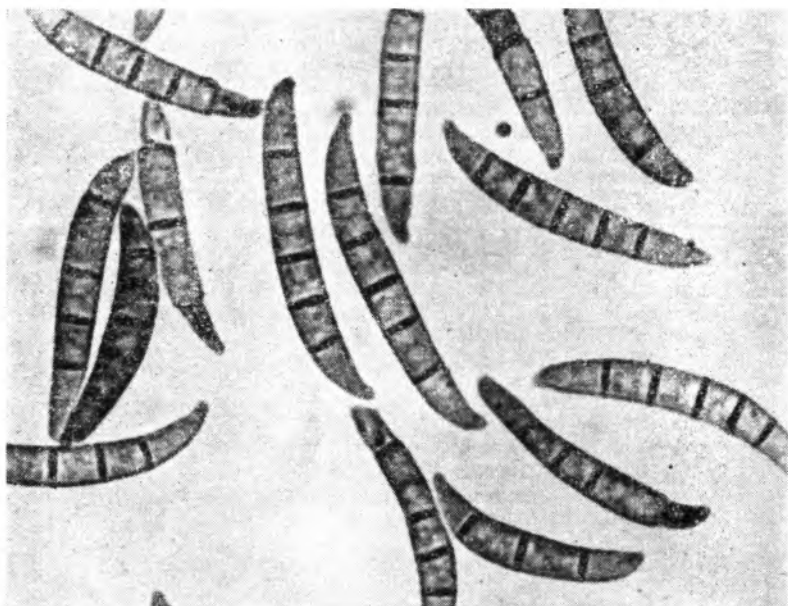


Рис. 1.84. *Fusarium sambucinum* var. *sublunatum*: макроконидии (x 950)

Поражает плоды цитрусовых, стебли, семена и коробочки хлопчатника, свеклу, плоды огурцов, бананы, зерновки и стебли кукурузы и других злаков, клубни картофеля.

Симптомы болезни, источник инфекции, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *F. avenaceum* и *F. sambucinum*.

***Fusarium sambucinum* Fuck. var. *sublunatum* (Rq.) Bilai — Фузарий бузиновый разновидность полудуговидная (рис. 1.84)**

Син.: *Fusarium sublunatum* Rq.

Возбудитель плодовой гнили цитрусовых и корневой гнили пшеницы.

Воздушный мицелий белый или розовый, розово-красный, рыхло-волоконистый. Склероции образуются часто, темно-оливковые. Отличается от основного вида более длинными макроконидиями с удлиненной бутылковидной верхней клеткой, обычно с пятью перегородками, с ясно выраженной ножкой у основания. Размеры макроконидий с тремя перегородками $12-53 \times 4-6,5$ мкм, с пятью — $41-85 \times 4-7$.

с семью — $66-90 \times 5,8-6,8$ мкм. Микроконидии образуются редко. Хламидоспоры промежуточные, гладкие.

Симптомы болезни, источник инфекции, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *F. avenaceum* и *F. sambucinum*.

Fusarium sambucinum Fuck. var. *minus* Wr.— Фузарий бузиновый
разновидность меньшая (рис. 1.85)

Син.: *Fusarium sambucinum* var. *coeruleum* Booth.

Возбудитель корневой, стеблевой и плодовой гнили.

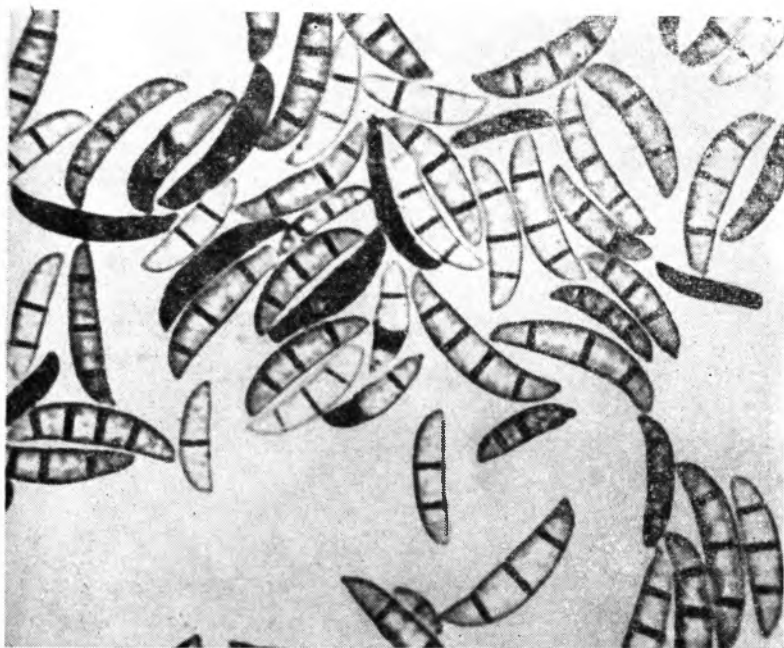


Рис. 1.85. *Fusarium sambucinum* var. *minus*: макроконидии (x 950)

Воздушный мицелий бело-розовый, плотновойлочный. Склероции образуются редко. Отличается от основного вида преобладанием макроконидий с тремя перегородками. Размер макроконидий с тремя перегородками $12-45 \times 3-5,5$ мкм, с пятью — $20-50 \times 3-3,5$ мкм.

Поражает хлопчатник, картофель, томаты, гвоздики, citrusовые и др.

Симптомы болезни, источник инфекции, вредоносность, меры борьбы и распространение такие же, как у *F. avenaceum* и *F. sambucinum*.

Fusarium culmorum (W. G. Sm.) Sacc.— Фузарий соломинковый (рис. 1.86).

Возбудитель корневой гнили злаковых культур.

Воздушный мицелий бледно-оливково-желтый, охряно-темно-красный, плотно- или рыхлопушистый, хорошо развитый. Макроконидии образуются в спородохиях и воздушном мицелии, они веретеновидно-серповидные, эллипсоидально изогнутые или почти прямые и тогда несимметричные, иногда почти цилиндрически-веретеновидные, с более широкими центральными клетками (больше 6 мкм), с короткой, вне-

запно сужающейся верхней клеткой, с ножкой или сосочковидным основанием, с толстой оболочкой, с 3—5 хорошо выраженными перегородками, в массе — желтоватые, розовые, затем охряные, светлорусичневые или красно-охряные. Размеры макроконидий с тремя перегородками 15—56 × 3,7—11,5 мкм, с пятью — 20—88 × 4,7—12,5 мкм. В воздушном мицелии встречаются редко двухклеточные макроконидии. Микроконидий нет. Хламидоспоры овальные или круглые, промежуточные, иногда терминальные, 10—14 × 9—12 мкм, одиночные или образующие клубочки или цепочки.

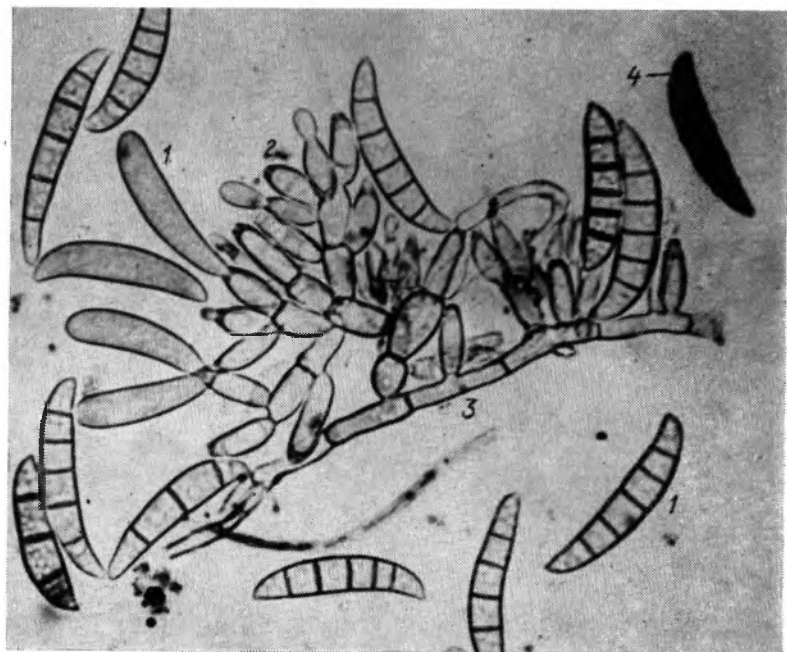


Рис. 1.86. *Fusarium culmorum*:

1 — макроконидия; 2 — разветвленный конидиеносец; 3 — гифа; 4 — конидии в старом возрасте (х950)

Поражает пшеницу, рожь, овес, ячмень в комплексе с другими видами грибов. Вызывает стеблевую гниль кукурузы, сухую гниль картофеля при хранении в комплексе с *F. sambucinum*, *F. solani*. Представляет серьезную опасность для растений закрытого грунта.

Симптомы болезни, источник инфекции, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *F. graminearum*, *F. avenaceum* и *F. sambucinum*. [3, 62, 63, 67]

Fusarium bucharicum (Jacz.) Raillo — Фузарий бухарский (рис. 1.87)

Возбудитель гнили корневой шейки хлопчатника.

Воздушный мицелий белый, пушисто-войлочный, часто скудный. Макроконидии образуются в воздушном мицелии и спородохиях, они эллипсоидально изогнутые или цилиндрические, с короткой верхней

клеткой, с выступающей ножкой у основания, с 3—7 перегородками. Размеры макроконидий с тремя перегородками $40-43 \times 4-5$, с пятью — семью — $42-100 \times 4,5-6$ мкм. Микроконидий нет. Хламидоспоры шаровидные, промежуточные, одиночные или в цепочках, с гладкой оболочкой.

Поражаются проростки, всходы и взрослые растения. Проростки желтеют, скручиваются и засыхают, часто не достигнув поверхности почвы. У всходов гнивает корневая шейка, листья желтеют и отмирают, начиная снизу, основание стебля буреет, корни легко отделяются от стебля. У взрослых растений поражаются узлы, что приводит к надламыванию стеблей.

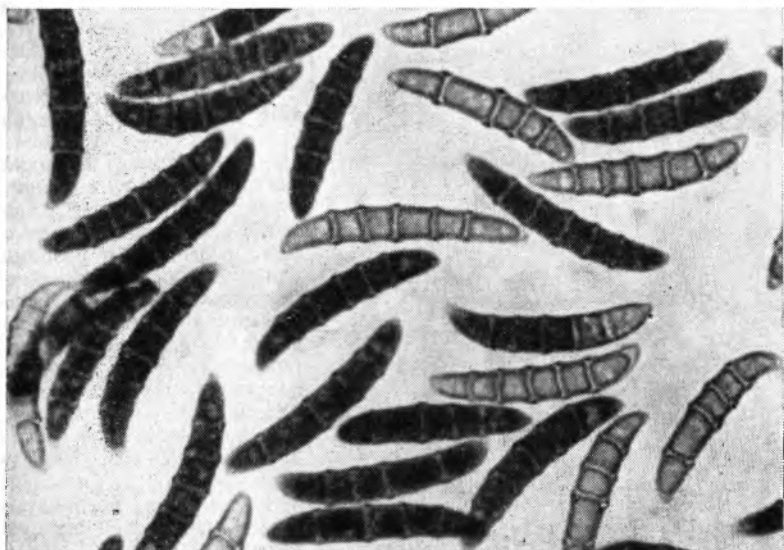


Рис. 1.87. *Fusarium buharicum*: макроконидии (x 950)

Болезнь приводит к гибели растений.

Развитию болезни способствуют резкие перепады температуры и влажности.

Источник инфекции — хламидоспоры, сохраняющиеся в пораженных растительных остатках, почве.

Распространение: Средняя Азия.

Меры борьбы: такие же, как против *F. avenaceum*.

Fusarium macroceras Wg. et Rg. — Фузариум крупноспоровый (рис. 1.88)

Возбудитель розовой плесени, или фузариоза зерна злаков.

Воздушный мицелий пушистый, рыхлый или плотный, кроваво-красный или бурый. Макроконидии веретеновидно-серповидные, с постепенно и равномерно сужающейся, удлинненной верхней клеткой, с ножкой или сосочковидным основанием, с 5—7, иногда с 8—10, редко с 11—14 перегородками. Размеры макроконидий с пятью перегородками $35-67 \times 3,5-8$ мкм; с семью — $47-80 \times 4-7$; девятью — $50-100 \times 4-6$; с одиннадцатью — $63-111 \times 4-7$, с трина-

дцатью-четырьнадцатью — $85 - 130 \times 4 - 7$ мкм. Микроконидии отсутствуют. Хламидоспоры образуются редко.

Пораженное зерно становится щуплым, сморщенным, теряет всхожесть.

Источник инфекции, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как и у *F. avenaceum* и *F. graminearum*.

Распространение: Украинская ССР, Дальний Восток.

Fusarium sporotrichiella ном. nov. Bilai — **Фузарий споротриховый** (рис. 1.89)

Син.: *Fusarium sporotrichiodes* Sherb., *F. sporotrichioides* Sherb. var. *minus* Wr., *F. chlamydosporum* (Wr. et Rg.) Booth., *F. tricinatum* (Cda) (Wr.) Booth.

Возбудитель плесневения, или фузариоза, зерна злаков.

Воздушный мицелий быстрорастущий, высокий, пушисто-паутинистый, при спорообразовании порошащий, белый, бело-розовый или красный. Макроконидии образуются в воздушном мицелии, реже в спородохиях и пионнотах, веретеновидно-серповидные, с постепенно сужающейся не удлиненной верхней клеткой и с более или менее ясно выраженной, иногда сосочковидной, ножкой. Макроконидии, образующиеся на естественном субстрате, обычно с пятью перегородками, $26 - 48 \times 3,8 - 5$ мкм; образующиеся в воздушном мицелии — с тремя перегородками, $17 - 28 \times 2,8 - 4,5$ мкм. Микроконидии чаще грушевидно-лимоно-

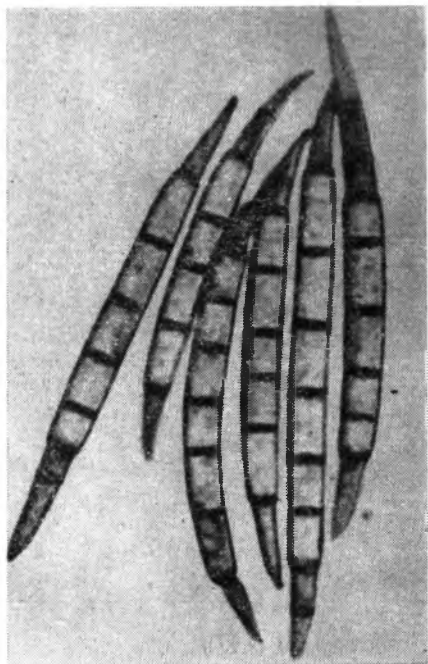


Рис. 1.88. *Fusarium macroceras*: макроконидии ($\times 950$)

видные, $3,8 - 12,5 \times 3,8 - 6,6$ мкм, реже булавовидные, $9,5 - 15 \times 3,8 - 6,5$ мкм. Образуются на простых или разветвленных конидиеносцах. Хламидоспоры образуются в мицелии и макроконидиях при старении культуры.

Поражает свыше 20 видов растений во время вегетации и при хранении. Образует токсические для человека и животных вещества — трихотецены, обладают фитотоксичностью.

Симптомы болезни, источник, инфекции, вредоносность, распространение такие же, как у *F. avenaceum* и *F. graminearum*.

Fusarium sporotrichiella Bilai var. *poae* (Pk.) Wr. emend Bilai — **Фузарий споротриховый разновидность мятликовая** (рис. 1.90)

Син.: *Sporotrichum poae* Peck., *F. farina* Schw., *F. poae* (Pk.) Wr., *F. tricinatum* (Cda) Sacc., *F. sporotrichioides* Scherb., *F. citrifforme* Jamalainen.

Возбудитель корневых стеблевых гнилей цветковых культур.

Отличается от основного вида наличием многочисленных грушевидно-лимоновидных микроконидий, $3,8 - 9,5 \times 3,8 - 6,1$ мкм.

Симптомы болезни, источник инфекции, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *F. avenaceum* и *F. graminearum*, *F. lateritium*.

Fusarium sporotrichiella Bilai var. *tricinctum* (Cda) Bilai — Фузарий споротриховый разновидность трехпоясковая (рис. 1.91)

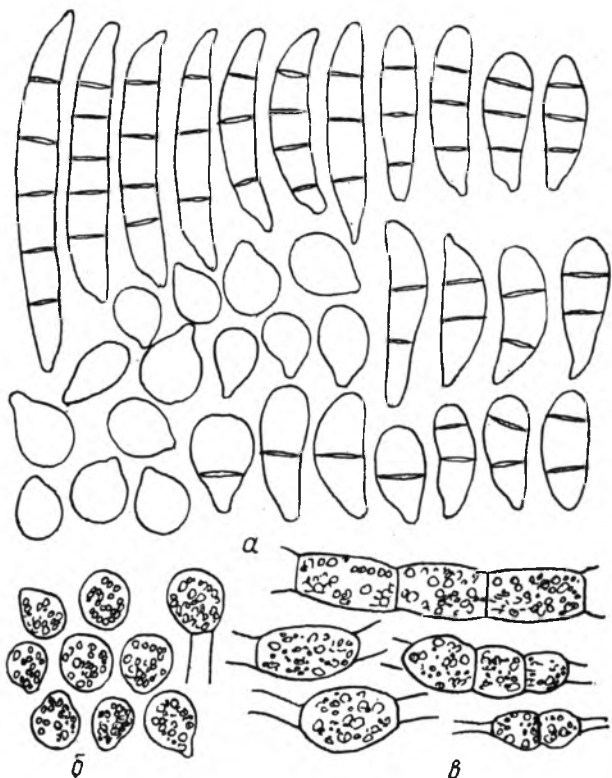


Рис. 1.89. *Fusarium sporotrichiella*:

а — макроконидии; б — микроконидии; в — кламидоспоры [67]

Один из возбудителей корневой гнили злаков и других растений (в комплексе с другими видами фузариев), плодовой гнили семенных и овощных культур.

Отличается от основного вида преобладанием макроконидий с тремя перегородками, $25 - 35 \times 3,8 - 4,8$ мкм, и овально-цилиндрических микроконидий с одной перегородкой, $7,6 \times 17 \times 3 - 5$ мкм, наряду с типичными грушевидно-лимоновидными микроконидиями.

Симптомы болезни, источник инфекции, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *F. avenaceum*, *F. graminearum* и *F. sambucinum*.

Fusarium sporotrichiella Bilal var. sporotrichioides (Sherb.) Bilal — Фузарий споротриховый разновидность споротриховидная (рис. 1.92)
Син.: *Fusarium sporotrichioides* Sherb.

Возбудитель гнили семян, корней и корневой шейки злаков.

Отличается от основного вида преобладанием макроконидий с тремя перегородками.

Поражает корни люцерны, гороха, коробочки и семена хлопчатника, семена и всходы сои и других растений.

На листьях, влагалищах листьев и солоmine развиваются некрозы. Пораженный колос напоминает колос, зараженный *F. graminearum*, но зерно при этом не поражается.

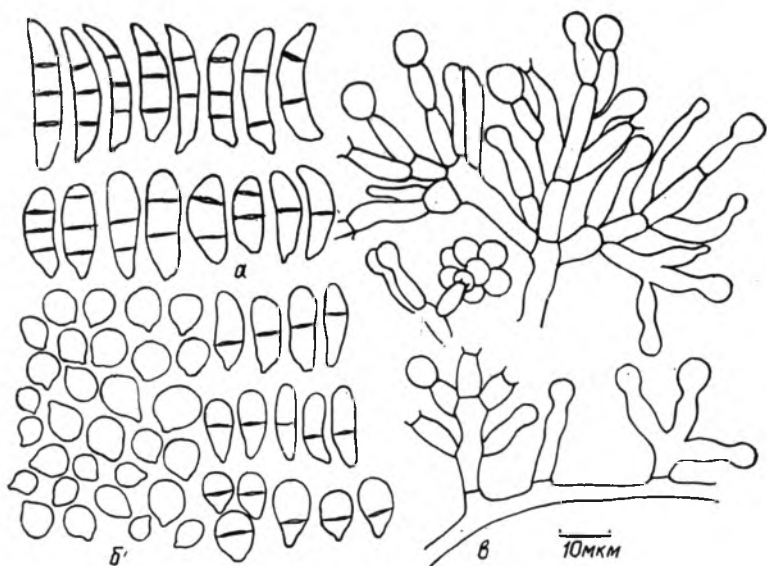


Рис. 1.90. *Fusarium sporotrichiella* var. *sporotrichioides* роае:

а — макроконидии; б — микроконидии; в — конидиеносцы [67]

Симптомы болезни, источник инфекции, вредоносность, меры борьбы и распространение такие же, как у *F. graminearum*, *F. avenaceum*.

***Fusarium oxysporum* (Schlecht.) Snyd. et Hans. — Фузарий остроспоровый (рис. 1.93)**

Син.: *Fusarium oxysporum* Schlecht. var. *cepaе* (Hans.) Raillo, *F. vasinfectum* Atk., *F. bulbigenum* Cke. et Mass., *F. orthoceras* App. et Wr. var. *longins* (Sherb.) Wr., *F. conglutinans* Wr.

Возбудитель трахеомикозного увядания и корневой гнили. Описано 80 более или менее специализированных форм.

Воздушный мицелий пленчато-паутинистый, невысокий, окрашен в различные оттенки розово-карминно-лилового цвета, реже в белый или светло-желтый. Имеются склероции. Макроконидии образуются в воздушном мицелии, редко в спородохиях и пионнотах, веретеновидно-серповидные, эллипсоидально изогнутые или почти прямые, цилиндрические, с тонкой оболочкой, с 3—5 перегородками. Размеры макроконидий с тремя перегородками — 25 — 40 × 3,7 — 5 мкм, с пятью — 30 — 50 × 3,5 мкм. Микроконидии обильно образуются

на длинных цилиндрических конидиеносцах, образуют ложные головки или скопления вокруг гиф, овально-цилиндрические, с обоими закругленными концами, длина их в 2—4 раза превышает ширину, $10,8 - 18,6 \times 1,5 - 3$ мкм. Хламидоспоры обильные, промежуточные и верхушечные, одно-двухклеточные, неокрашенные.

Поражает многие растения (свыше 150 видов).

В теплицах и парниках трахеомикозному увяданию подвержены многие цветковые растения (гвоздики, цикламены, фрезии, левкои,

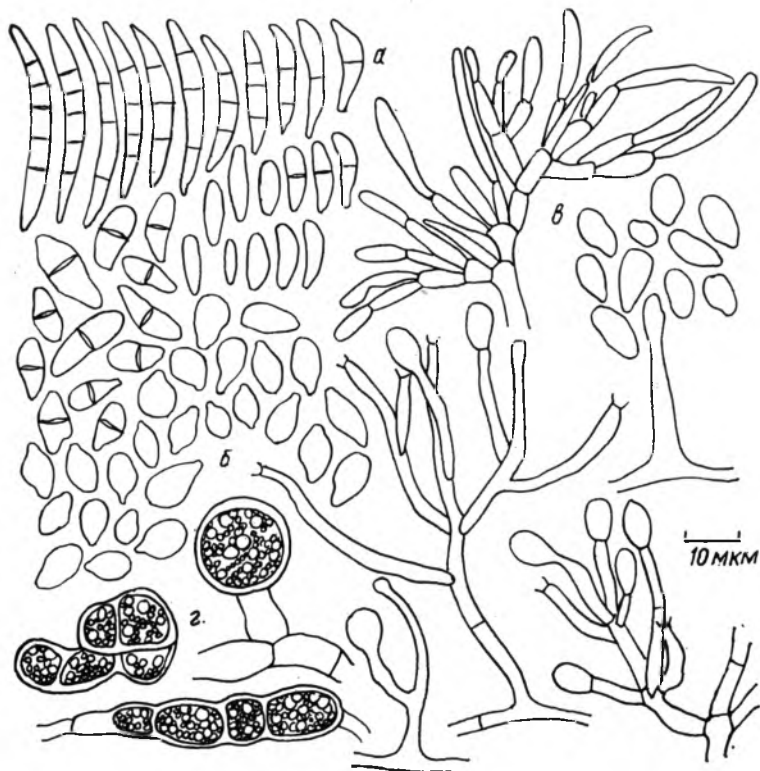


Рис. 1.91. *Fusarium sporotrichiella* var. *tricinctum*:

а — макроконидии; б — микроконидии; в — конидиеносцы, г — хламидоспоры [67]

хризантемы), в питомниках — семена хвойных пород, а также древесные породы.

Трахеомикозное увядание проявляется в фазе всходов, но чаще в более поздних фазах развития. Характерным признаком заболевания является поникание верхушки растения, потеря тургора листьями, их пожелтение, увядание, полное усыхание. Часто заболевание носит очаговый характер. При поражении растений до цветения они задерживаются в росте и развитии, при этом болезнь может развиваться медленно (хроническая форма). В более поздних фазах при повышенной температуре и недостатке влаги она может протекать более интенсивно,

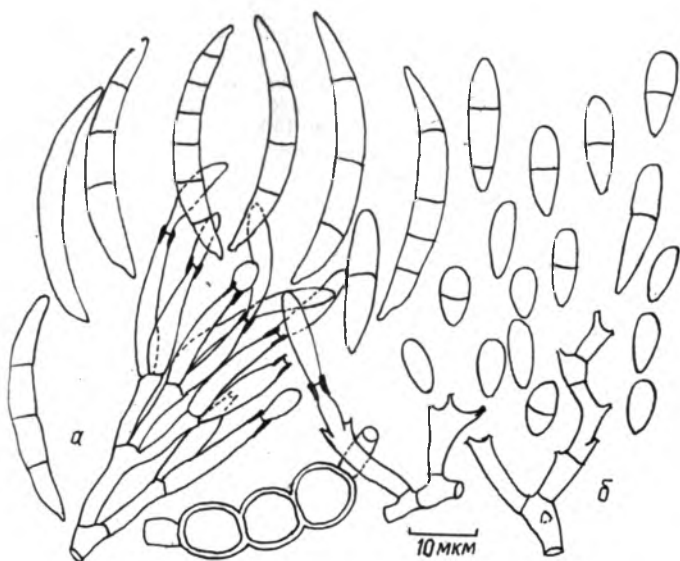


Рис. 1.92. *Fusarium sporotrichiella* var. *sporotrichioides*:
а — макроконидии; б — микроконидии (х 950)



Рис. 1.93. *Fusarium oxysporum*:
а — макроконидии; б — микроконидии (х 850)

и гибель растений наступает очень быстро (в течение 6—7 дней). Растения, пораженные увяданием, обычно не образуют плодов и зерновок или имеют недоразвитые, щуплые семена. В патогенезе важную роль играют токсины, продуцируемые грибом, — фузариевая кислота, ликомаразмин, и ферменты — экзополигалактуроназа, пектин-транс-элиминаза, нарушающие физиологические функции растений и угнетающие их развитие.

Трахеомикозное увядание хлопчатника — одно из наиболее распространенных заболеваний в хлопководческих районах. Проявляется во всех фазах развития. Первые симптомы отмечаются на семядольных листьях, листьях нижнего яруса; постепенно болезнь распространяется до точки роста. Наиболее интенсивное развитие заболевания приходится на период появления всходов до образования настоящих листьев, затем болезнь затухает и вновь возобновляется и нарастает в фазы бутонизации, цветения — до конца вегетации.

На листьях появляются небольшие желтоватые пятна, которые увеличиваются и охватывают весь лист. На листьях обнаруживается сетчатость, они теряют тургор, засыхают и опадают. Молодые растения погибают.

При медленном течении болезни, если заражение происходит в фазе семядольных листьев, междоузлия укорачиваются, а стебель около шейки утолщается; при заражении в фазе бутонизации листья опадают, бутоны и стебли засыхают; при заражении в фазе плодообразования корбочки не раскрываются, стебель приобретает темную окраску.

При молниеносном течении болезни, обычно наблюдаемом в середине лета или в конце вегетации, листья, не меняя окраски, теряют тургор, повисают, растение быстро засыхает.

Отличительным признаком заболевания является побурение древесины стебля. В патогенезе важную роль играет токсинфузариевая кислота, выделяемая грибом. Хламидоспоры могут проникать в почву до глубины 2 м, но в основном встречаются не глубже 60 см.

Оптимальная температура для развития гриба 18—27 °С, минимальная 10, максимальная 35 °С. Оптимальная влажность воздуха 40—70 %, при влажности 20—30 % рост гриба ингибируется, а при 80 % — прекращается.

Трахеомикозное увядание, или желтизна капусты, выражается в появлении на листьях рассады и растений в грунте желто-зеленой окраски, чаще на одной поверхности листа. Лист развивается неравномерно, интенсивнее в зеленой части. Одностороннее поражение наблюдается и у кочана. Семядоли и листва рассады желтеют, увядают. Растения погибают. В парниках заболевание начинает развиваться при 12—13 °С, оптимум 20—25; в полевых условиях минимальная температура 16—17, максимальная 35 °С.

Трахеомикозное увядание картофеля обычно проявляется у всходов. В фазе цветения листья увядают и засыхают, начиная сверху (в отличие от вертициллезного увядания, при котором листья увядают снизу вверх). Часто отмечается стекловидность клубней.

Трахеомикозное увядание льна-долгунца наиболее вредоносно в фазе всходов. Верхушки стебля больных растений поникают, желтеют, быстро буреют, растения увядают. Корни разрушаются, приобретая серовато-пепельный оттенок. Растения легко выдергиваются из почвы. При поражении в фазе цветения растения отстают в росте, листья и стебли приобретают бурый цвет. Корбочки, как правило, на них не образуются, или они недоразвиты и без семян. Хламидоспоры гриба могут сохраняться в почве 6—7 лет. Оптимальная температура для развития гриба 24—28 °С, максимальная 37 °С. Заражение происходит при температуре 13 °С и высокой влажности почвы (свыше 60 %).

Источник инфекции — хламидоспоры, сохраняющиеся в пораженных растительных остатках и почве.

Болезнь хлопчатника приводит к снижению количества коробочек до 51,8 %, массы хлопка до 34,2 %, ухудшению посевных качеств семян; болезнь льна приводит к недобору 60 % урожая соломы и 44 % семян, ухудшению качества волокна на три номера.

Распространение: повсеместно в районах возделывания; для картофеля — южные и юго-восточные районы СССР.

Меры борьбы: выведение устойчивых сортов; соблюдение севооборота; нормированное внесение удобрений и микроэлементов; известкование почв и внесение бора (для льна); уничтожение растительных остатков после уборки урожая; в парниках и теплицах — дезинфекция почвы, обработка посевов фунгицидами. [3, 41, 42, 57, 62, 63]

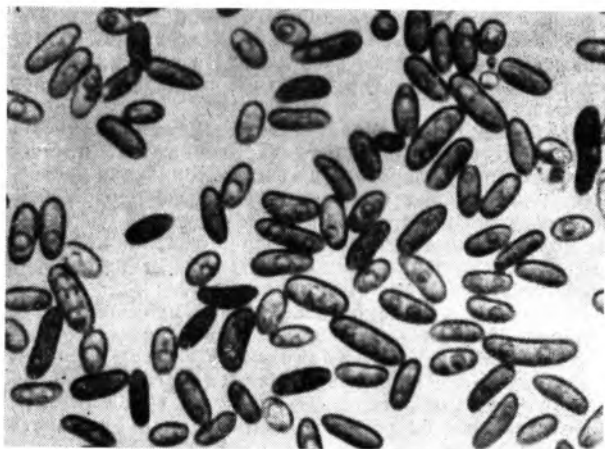


Рис. 1.94. *Fusarium oxysporum* var. *orthoceras*: микроконидии разных штаммов ($\times 950$)

***Fusarium oxysporum* Schlecht. emend. Snyd. et Hana var. *orthoceras* (App. et Wr.) Bilai — Фузарий остроспоровый разновидность пряморогая (рис. 1.94)**

Син.: *Fusarium orthoceras* App. et Wr., *F. orthoceras* App. et Wr. var. *apii* (Nels. et Cochr.) Wr. et Rg., *F. orthoceras* App. et Wr. var. *pisi* Lindford, *F. orobanches* Jacz, *F. lini* Bolley, *F. bostricoides* Wr. et Rg., *F. conglutinans* Wr., *F. conglutinans* Wr. var. *betae* Stewart.

Возбудитель увядания и корневой гнили.

Отличается от основного вида отсутствием макроконидий. Микроконидии обильные, одиночные или в ложных головках, изменчивы по форме и размерам, от $8-9 \times 1,6-2$ до 20×3 мкм. Хламидоспоры обильные, верхушечные или промежуточные, одноклеточные.

Поражает самые разнообразные растения.

Симптомы заболевания, источник инфекции, вредоносность, меры борьбы и распространение такие же, как у *F. oxysporum*.

***Fusarium moniliforme* Sheld. — Фузарий монилиевидный (рис. 1.95)**

Син.: *Fusarium moniliforme* Sheld. var. *majus* Wr. et Rg., *F. moniliforme* Sheld. subsp. *majus* (Wr. et Rq.) Raillo.

Возбудитель розовой плесени и гигантизма зерновых, а также гнилей.

Воздушный мицелий хорошо развит, пушистый, белый или белорозовый, розовато-карминный, лиловатый. Склероции темно-синие, шаровидные, 80—100 мкм в диам. Конидиеносцы бутылковидные, диаметр у основания в 2—3 раза меньше диаметра в средней части, с четко выраженной перетяжкой. Макроконидии образуются в воздушном мицелии, очень редко в спородохиях и пионнотах, шиловидные, слегка серповидные, эллипсоидально изогнутые или почти прямые, суживающиеся к обоим концам, с постепенно сужающейся, неудлиненной,

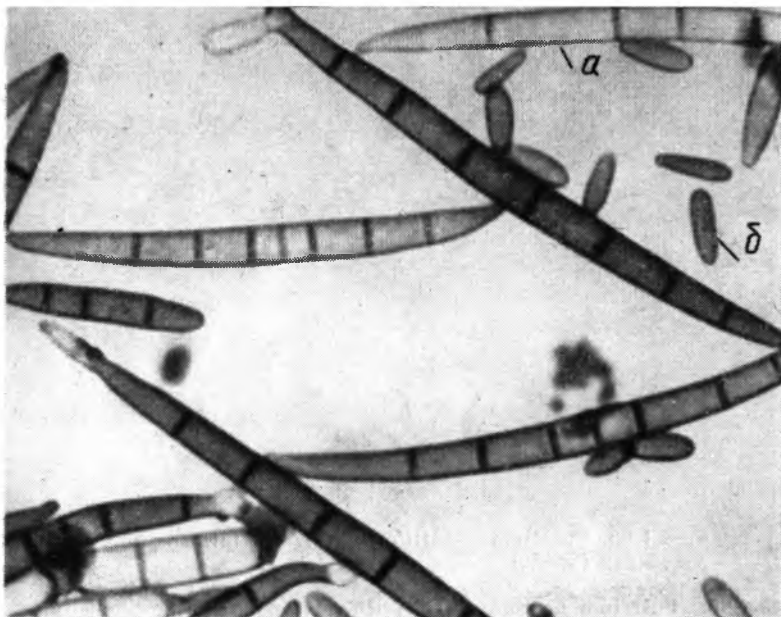


Рис. 195. *Fusarium moniliforme*:

а — макроконидии; б — микроконидии ($\times 950$)

иногда клювовидно изогнутой верхней клеткой, с четко выраженной ножкой или сосочком у основания, обычно с 3—5 (реже 6—7) перегородками. Размеры макроконидий с тремя перегородками — $20—60 \times 2—4,5$ мкм, с пятью — $37—70 \times 2—4,5$, с семью — $58—90 \times 2,5—4,5$ мкм. Микроконидии развиваются на коротких ответвлениях гиф, на фиалидах, бутылковидной формы, образуют цепочки, короткие или длинные, сильно ветвящиеся, по краю колонии часто образуются ложные головки. Они овально-яйцевидные, удлинено-грушевидные, одноклеточные, с закругленным верхним концом и суженным, усеченным — нижним, $10,2—14,8 \times 2,2—4$ мкм. Диаметр микроконидий в нижней части в 1,5—2 раза меньше, чем в верхней. С возрастом культур верхняя часть микроконидий становится закругленной, особенно у микроконидий в цепочках, а нижняя — усеченной. Типичные хламидоспоры отсутствуют.

Телеоморфа — *Gibberella fujikuroi* (Saw.) Wr.

Поражает рис, кукурузу, сорго, сахарный тростник и другие травянистые и древесные растения, относящиеся к 30 семействам.

Вызывает корневую гниль, ожоги, низкорослость и гипертрофию органов растений.

Симптомы болезни, источник инфекции, вредоносность, меры борьбы и распространение такие же, как у *F. avenaceum*, *F. graminearum*, *F. moniliforme* var. *lactis*.

Fusarium moniliforme Sheld. var. *subglutinans* Wr. et Rg. — Фузарий монилиевидный разновидность клейковатая (рис. 1.96)

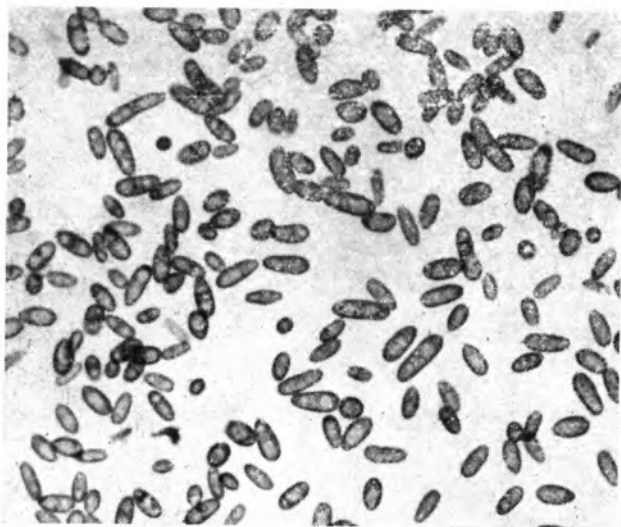


Рис. 1.96. *Fusarium moniliforme* var. *subglutinans*: микроконидии ($\times 850$)

Син.: *Fusarium neoceras* Wr. et Rq., *F. moniliforme* Sheld. var. *lacticolor* Raillo.

Возбудитель розовой плесени кукурузы.

Отличается от основного вида более широкими макроконидиями, обычно с 3—5 перегородками. Размеры макроконидий с тремя перегородками — $18 - 60 \times 2,5 - 5$ мкм, с пятью — $40 - 61 \times 3 - 5$ мкм. Микроконидии формируются в основном в ложных головках, образующихся на концах вздутых конидиеносцев; веретеновидные, овально-эллипсоидальные или слегка удлинённо-цилиндрические, с обоими закругленными концами, одноклеточные — $9,4 - 16,8 \times 3,2 - 4,2$ мкм, двухклеточные — $10 - 28 \times 2,2 - 4,5$ мкм.

Телеоморфа — *Gibberella fujikuroi* (Saw.) var. *subglutinans* Edwards.

Поражает пшеницу и другие злаки.

Симптомы болезни, источник инфекции, вредоносность, меры борьбы и распространение такие же, как у *F. moniliforme* var. *lactis*, *F. avenaceum*, *F. graminearum*.

Fusarium moniliforme Sheld. var. *lactis* (Pir. et Rib.) Bilai — Фузарий монилиевидный разновидность молочная (рис. 1.97)

Син.: *Fusarium lactis* Pir. et Rib.

Возбудитель розовой плесени зерновок кукурузы и фузариоза стеблей риса.

Отличается от основного вида меньшим размером макроконидий, обычно с 1—3 перегородками. Размеры макроконидий с одной перегородкой — $9 - 32 \times 2 - 6$ мкм, с двумя — $15 - 35 \times 2 - 4$, с тремя — $16 - 40 \times 2 - 4$ мкм. Микроконидии обильные, обычно в цепочках, реже в ложных головках, яйцевидные, удлинненно-грушевидные, одно-двухклеточные, разбросанные в виде розового порошка на воздушном мицелии.

Поражает хлебные злаки, корзинки подсолнечника.



Рис. 1.97. *Fusarium moniliforme* var. *lactis*: микроконидии ($\times 950$)

При заболевании в фазе всходов развиваются ослабленные, хлоротичные растения, быстро погибающие и покрывающиеся розовым налетом спороношения гриба.

В фазах молочной и восковой спелости признаки болезни обнаруживаются на початках в виде розового налета на отдельных зерновках, затем зона поражения расширяется и превращается в очаг, в центре которого располагаются полуразрушенные зерновки грязно-бурого цвета, внутренняя полость которых заполнена мицелием. Они легко ломаются и крошатся. Фузариозный очаг среднего размера охватывает 150—200 полуразрушенных зерновок и около 40—60 со скрытой формой поражения. На початке может быть 2—3 очага, которые часто, сливаясь, охватывают весь початок. Проникая внутрь початка, гриб распространяется по стержню, вызывает его гниль и разрушение, зерновки при этом легко выпадают. Поражаются также початки, хранящиеся в сырых помещениях. Развитию болезни способствуют обильные осадки и низкие температуры.

Фузариоз, или гигантизм (баканаз, гиббереллез), стеблей риса характеризуется чрезмерным удлинением междоузлий. Больные всхо-

ды выше здоровых на несколько сантиметров. Они желтовато-зеленые, часто погибают до кущения. У взрослых больных растений флаговый лист резко выделяется светло-зеленой окраской. Кущение слабое, листья отмирают один за другим, метелки пустые, на нижней части отмирающих стеблей образуется беловато-розовый налет. Массовое заражение происходит в период цветения и созревания риса. В патогенезе большую роль играет фитогормон гиббереллин, выделяемый грибом и обуславливающий гигантизм растений.

Источник инфекции — мицелий и аскоспоры в перитециях, сохраняющиеся в зараженных семенах, растительных остатках и почве.

Болезнь приводит к значительным потерям урожая.



Рис. 1.98. *Fusarium javanicum*:

а — макроконидии; б — микроконидии (× 950)

Распространение: повсеместно в районах возделывания; Дальний Восток (для риса).

Меры борьбы: такие же, как против *F. graminearum*, а также борьба с кукурузным мотыльком и другими вредителями — переносчиками инфекции (для кукурузы). [3, 9, 41, 42, 51]

***Fusarium javanicum* Koord — Фузарий яванский (рис. 1.98)**

Син.: *Fusarium javanicum* Koord var. *ensifforme* Wr. et Rg.

Возбудитель гнили зернобобовых культур, хлопчатника и усыхания ветвей древесных пород.

Воздушный мицелий слабо развитый, тонкопаутинистый, серовато-синева-зеленоватый или кремовато-коричневый. Строма желтовато-желто-коричневая. Макроконидии образуются в пионнотах, спородохиях; веретеновидно-серповидные, эллипсоидально изогнутые, с одинаковым диаметром на большей части длины, слегка суженные к концам, с закругленной (тупой) верхней клеткой, сосочковидным основанием, с 3—5 перегородками. Размеры макроконидий с тремя перепо-

родками — $35-50 \times 3,5-4,5$ мкм, с пятью — $40-70, \times 4-6$ мкм. Микроконидии малочисленные. Хламидоспоры конидиальные и мицелиальные, обильные. Склероции образуются редко.

Телеоморфа — *Нуромыces ipomoeae* (Hals.) Wg.

Поражает также кофейное дерево, миндаль, гевею, какао, маниоку. Симптомы болезни, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *F. avenaceum*, *F. sambucinum* и *F. lateritium*.

Источник инфекции — хламидоспоры и аскоспоры в перитциях, сохраняющиеся в пораженных клубнях, зерне, почве. [3, 62, 63]

Fusarium javanicum Koord. var. *radicicola* Wg. — Фузарий яванский разновидность корневая (рис. 1.99)

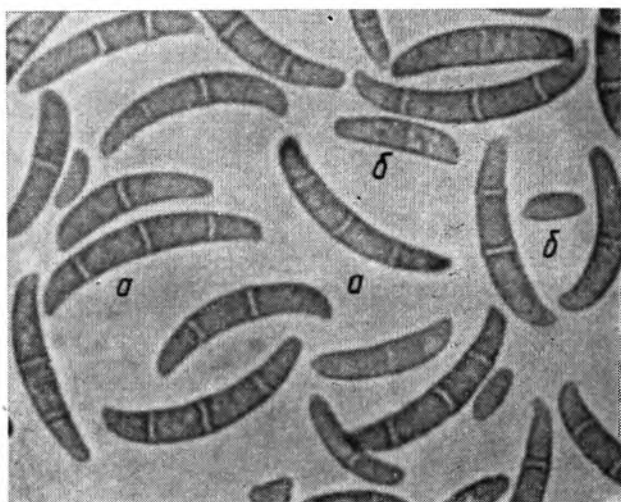


Рис. 1.99. *Fusarium javanicum* var. *radicicola*:

а — макроконидии; б — микроконидии ($\times 950$)

Возбудитель гнили.

Отличается от основного вида наличием макроконидий, преимущественно с 3 перегородками и меньшего размера.

Поражает клубни картофеля, корнеплоды сахарной свеклы, плоды и овощи, хлебные злаки при хранении.

Симптомы болезни, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *F. avenaceum* и *F. sambucinum*.

Источник инфекции — хламидоспоры, сохраняющиеся на пораженных растительных остатках, зерне, клубнях. [3]

Fusarium solani (Mart.) App. et Wg. — Фузарий пасленовый (рис. 1.100)

Син.: *Fusarium martii* App. et Wg., *F. martii* App. et Wg. var. *pisi* F. R. Jones, *F. martii* App. et Wg. var. *phaseoli* Burkh., *F. martii* App. et Wg. var. *minus* Sherb.

Возбудитель корневой, стеблевой, плодовой гнилей.

Описано свыше 20 более или менее специализированных форм.

Воздушный мицелий плотнопушистый, белый, бело-розовый, беловато-кремово-желтоватый. Макроконидии образуются в спородохиях

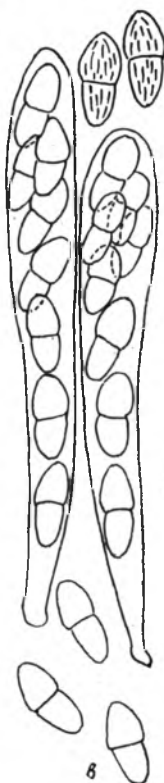
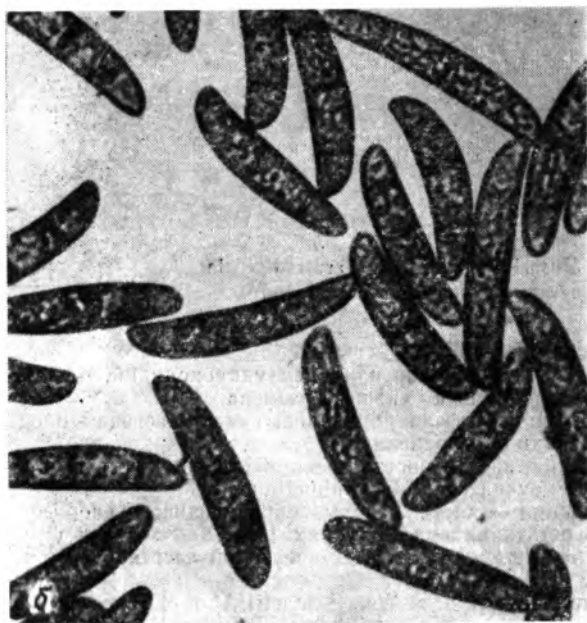
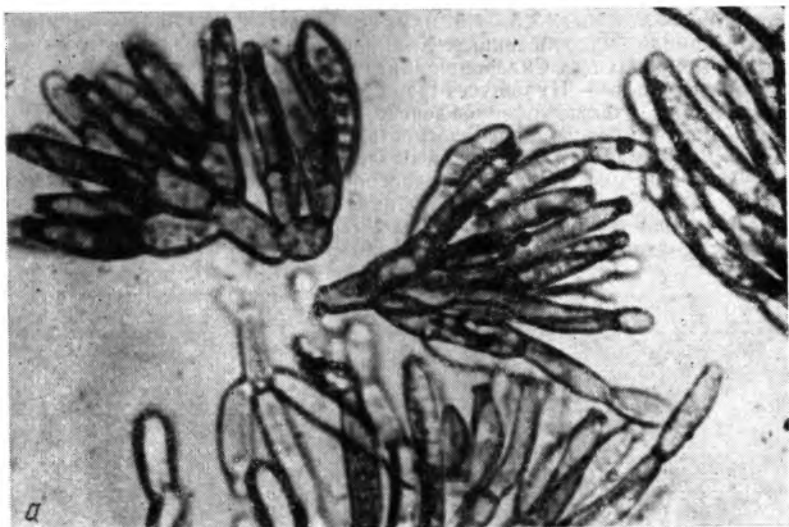


Рис. 1.100. *Fusarium solani*:

а — конидиеносцы; б — макроконидии ($\times 950$); в — сумки с аско-спорами [62]

и пионнотах, веретеновидно-серповидные, слабо эллипсоидально изогнутые, с короткой, слегка суженной и тупой верхней клеткой с сосочковидным основанием, обычно с 3—5 перегородками, с одинаковым диаметром на большей части длины, в массе кремово-желтоватые, синезеленые, коричневато-белые или глинистого цвета. Размеры макроконидий с тремя перегородками — $30-45 \times 4,5-5,5$ мкм. Микроконидии образуются в воздушном мицелии, овально-цилиндрические, $12-16 \times 3-4$ мкм. Хламидоспоры обильные, мицелиальные и конидиальные.

Особенно поражает бобовые растения, а также овощные культуры во время вегетации и при хранении; в комплексе с другими видами по-

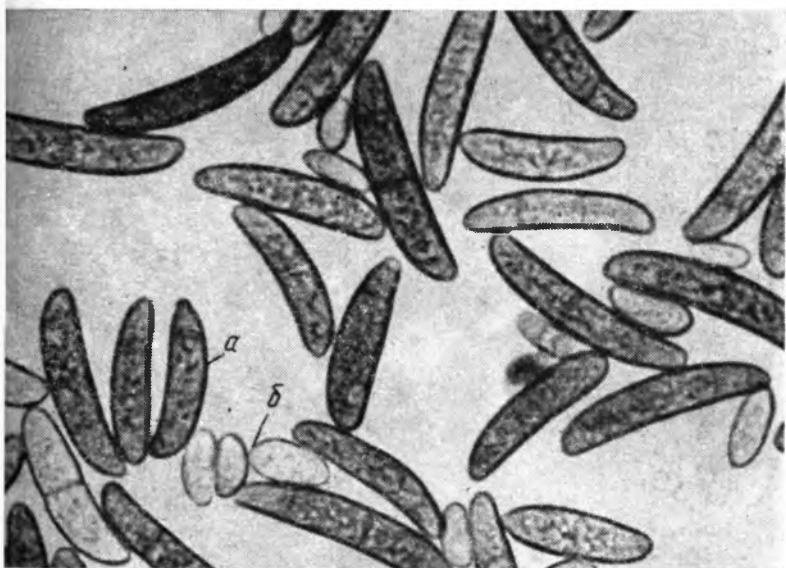


Рис. 1.101. *Fusarium solani* var. *argillaceum*:

а — макроконидии; б — микроконидии ($\times 950$)

ражает древесные породы: дуб, шелковицу, миндаль, инжир, абрикос, персик и др. Образуют токсин — мартинин.

Симптомы болезни, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *F. avenaceum* и *F. lateritium*.

Источник инфекции — хламидоспоры, сохраняющиеся в почве, пораженных растительных остатках, корнях, корнеклубнях, плодах. [3, 62, 63, 67]

Fusarium solani (Mart.) App. et Wr. var. *argillaceum* (Fr.) Bilai — Фузарий пасленовый разновидность глинистая (рис. 1.101)

Син.: *F. argillaceum* (Fr.) Sacc., *F. ventricosum* Booth.

Возбудитель гнили.

Отличается от основного вида наличием макроконидий с 1—3 толстыми перегородками, с толстой оболочкой, без ножки, симметричных, снизу суженных. Размеры макроконидий с одной перегородкой — $10-25 \times 4,5-6$ мкм, с тремя — $20-67 \times 4-11$ мкм.

Телеоморфа — *Hyphomyces solani* Rke. et Berth.

Поражает томаты, дыни, картофель, сахарную свеклу, гвоздику, люпин и многие другие растения.

Симптомы болезни, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *F. sambucinum*, *F. avenaceum* и *F. solani*.

Источник инфекции — хламидоспоры и аскоспоры в перитециях, сохраняющиеся в пораженных растительных остатках, зерне, клубнях, семенах.

Fusarium solani (Mart.) App. et Wr. var. *coeruleum* (Lib.) Bhal — Фузарий пасле новый разновидность голубая (рис. 1.102)



Рис. 1.102. *Fusarium solani* var. *coeruleum*:

а — макроконидии; б — микроконидии ($\times 950$)

Возбудитель сухой гнили картофеля.

Отличается от основного вида более мелкими макроконидиями, преимущественно с 3 перегородками, несколько суженными к основанию, $21-47 \times 3,5-6$ мкм, в массе от грязно-охряного до коричнево-белого цвета.

Телеоморфа — *Hyphomyces asclepiadis* Zerova.

Поражает плоды томатов, корни гороха, корнеплоды сахарной свеклы, зерновки пшеницы.

Симптомы болезни, вредоносность и распространение такие же, как у *F. sambucinum* и *F. avenaceum*.

Источник инфекции — аскоспоры в перитециях и хламидоспоры, сохраняющиеся в пораженных растительных остатках, семенах, клубнях, корнеклубнях, почве.

Меры борьбы: предохранение клубней от повреждений при сборе урожая, транспортировке и сортировке; дезинфекция хранилищ 1 %-ным раствором формалина и 2—3 %-ной хлорной известью; поддержание в хранилищах температуры 1—3 °С и влажности воздуха 85—90 %.

Fusarium redolens Wr.— Фузарий пахучий (рис. 1.103)

Син.: *Fusarium redolens* Wr. var. *solani* Sherb., *F. spinaceae* Sherb. Hung., *F. oxysporum* (Schl.) Sn. et Hans. pr. p., *F. oxysporum* f. *spinaceae*, sub. section *Pseudomartiella* Raillo, *F. oxysporum* (Schl.) Sn. et Hans var. *redolens* Gord., *F. solani* (Mart.) App. et Wr. var. *redolens* (Wr.) Bilai, *F. oxysporum* var. *redolens* Booth.



Рис. 1.103. *Fusarium redolens*:

а — макроконидии; б — микроконидии ($\times 650$)

Возбудитель гнилей различных органов растений.

Макроконидии образуются в спородохиях и пионнотах, веретеновид-но-серповидные с 3 (реже с 4 или 5) перегородками, с закругленной и тупой верхней клеткой, имеют наибольший диаметр в верхней трети, постепенно суживающиеся к основанию, с ножкой или сосочком, в массе белые, буроватые или красноватые. Размеры макроконидий с тремя перегородками — $17-51 \times 3-6,5$ мкм, с пятью — $31-61 \times 3,5-6,5$ мкм. Микроконидии одно- или двухклеточные. Хламидоспоры одно-, двухклеточные, мицелиальные и конидиальные.

Поражает горох, люцерну, клевер, ячмень, лен, картофель, спаржу, зерновки хлебных злаков, семена хвойных пород.

Симптомы болезни, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *F. sambucinum* и *F. avenaceum*.

Источник инфекции — хламидоспоры, сохраняющиеся в пораженных растительных остатках, почве, семенах, плодах.

***Fusarium merismoides* Cda — Фузарий мерисмовидный**

Возбудитель гнилей разных органов растений.

Воздушный мицелий развит слабо или отсутствует, розово-белого цвета. Макроконидии образуются в пионнотах, кремово-светло-оранжевые, розовато-телесные, с 3—5 перегородками. Размеры макроконидий с тремя перегородками — $22-60 \times 2-2,5$ мкм, с пятью — $30-60 \times 3-5$ мкм. Микроконидии отсутствуют. Хламидоспоры образуются редко.

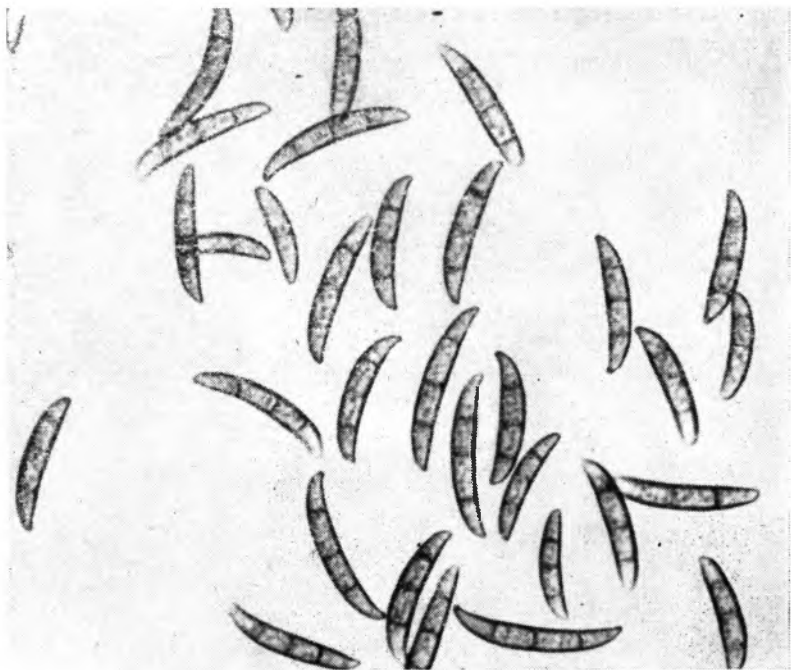


Рис. 1.104. *Fusarium nivale*: макроконидии ($\times 650$)

Поражает многие растения, в частности хлопчатник, зерно злаков. Вызывает слизетечение деревьев и кустарников.

У хлопчатника на створках коробочек и на волокне образуются пятна с розовым налетом в виде отдельных или слившихся плотных подушечек спороношения гриба. Пораженные ткани разрушаются и загнивают.

Источник инфекции, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *F. avenaceum* и *F. moniliforme*.

***Fusarium nivale* (Fr.) Ces. — Фузарий снеговой (рис. 1.104)**

Возбудитель снежной плесени злаков.

Мицелий паутинистый, светлый, розовый, длинноволокнистый или кустистый. Макроконидии образуются в мицелии обычно в виде порошистого налета; иногда сгущенные в комочки или образуют слизистый оранжевый слой, по мере высыхания темнеющий и приобретающий кирпично-красную или кирпичную окраску, при высыхании — розово-

белый. Макроконидии веретеновидно-серповидные, к обоим концам суженные и конусовидно притупленные или округлые, без ножки, редко у основания слегка перетянутые, с 1—2 перегородками, часто без перегородок. Хламидоспоры верхушечные. Размеры одноклеточных макроконидий — $5-18 \times 2-4$ мкм, с одной перегородкой — $9-23 \times 2,2-4,5$, с тремя — $13-36 \times 2,4-4,5$, с четырьмя $19-30 \times 2,5-4$ мкм.

Телеоморфа — *Griphosphaeria nivalis* Müll. et Arg. (син.: *Caloplectria graminicola* Wr.).

После таяния снега на листьях появляются водянистые пятна, на которых возникает сначала белый, а позже розоватый, паутинистопушистый нежный налет спороношения гриба. При обильном росте мицелия листья склеиваются, теряют зеленую окраску, разрушаются и отмирают. Наблюдается также отмирание листовых влагалищ и узла кущения. В патогенезе заболевания большую роль играют трихотеценовые микотоксины — ниваленол и фузаренон X, продуцируемые грибом. Жизнеспособность гриба сохраняется при 33 °С. Оптимальная температура 2—6 °С. Развитию болезни способствуют частые оттепели, высокая влажность и низкие температуры воздуха весной.

Источник инфекции — аскоспоры в перитециях и хламидоспоры, сохраняющиеся в растительных остатках, семенах, почве.

Болезнь приводит к изреживанию посевов.

Распространение: северо-западные районы европейской части СССР.

Меры борьбы: при сильном поражении болезнью — пересев или подсев яровых культур, при более слабом — подкормка весной азотными удобрениями; боронование посевов. [3, 9, 16, 39, 41, 44, 58, 67]

Род *Cylindrocarpon* Wr. — Цилиндрокарпон

Воздушный мицелий бледно-коричневый, оранжево-коричневый, пушисто-войлочный. Конидиеносцы образуются в мицелии, иногда — в спородохиях, простые или мугочато-разветвленные. Макроконидии бесцветные, прямые или согнутые, удлинненно-цилиндрические (не серповидные), но с округлыми концами, без ножек, с 1—10 поперечными перегородками. Образуют ложные головки ярко-розового, белого, кремового, желтого цвета. Микроконидии обычно одноклеточные, овальные, яйцевидные, продолговатые. Хламидоспоры у некоторых видов отсутствуют, у других — одиночные, в цепочках или клубочках, шаровидные, бесцветные или коричневые, обычно промежуточные, редко верхушечные.

Основным отличием рода *Cylindrocarpon* от рода *Fusarium* является форма макроконидий. Они почти прямые, цилиндрические, но не серповидные, большей частью без ножки у основания, на концах закругленные.

Виды рода паразитируют в основном на древесных породах, вызывают гнили и рак.

Cylindrocarpon destructans (Zins.) Scholten — Цилиндрокарпон разрушительный (рис. 1.105)

Син.: *Ramularia destructina* Zins., *R. macrospora* Wr., *Cylindrocarpon radicola* Wr.

Возбудитель гнили.

Воздушный мицелий пушисто-войлочный, серовато-белый, затем бледно-коричневый или красно-коричневый. Конидиеносцы типа фиалид, $18-35 \times 2,5-3$ мкм. Макроконидии цилиндрические, с закругленными концами, прямые или слегка согнутые, с 1—3 (5) перегородками, $20-52 \times 5-7,5$ мкм. Хламидоспоры шаровидные, гладкие,

коричневые, 9—14 мкм в диам., одиночные или в цепочках, узелках.

Телеоморфа — *Nectria radiculicola* Gerl. et Nils.

Поражает различные органы древесных и травянистых растений (сеянцы сосны и дуба, сою, цикламены, люцерну, эспарцет, люпин), морковь и картофель при хранении.

На коре деревьев образуются глубокие раны с наплывами по краям, возникающие вследствие усиленного размножения клеток коры под влиянием токсина гриба. Эти наплывы разрушаются и образуются раны. На пораженных семядолях всходов сои образуются язвы с кремо-

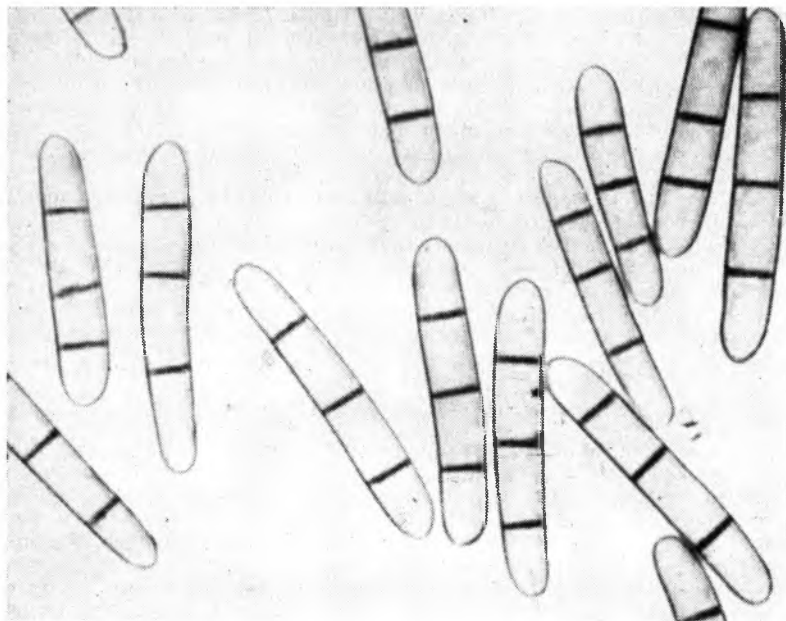


Рис. 1.105. *Cylindrocarpon destructans*: макроконидии ($\times 950$)

вым или желтым налетом спороношения гриба. На корнях и семенах гриб не спороносит.

Источник инфекции — аскоспоры в перитециях и хламидоспоры, сохраняющиеся в пораженных растениях, коре, почве.

Болезнь приводит к гибели растений.

Распространение: повсеместно.

Меры борьбы: такие же, как против *Fusarium lateritium* [9]

Cylindrocarpon heteronema (Berk. et Br.) Wr. — Цилиндрокарпон гетеронема

Син.: *Fusarium heteronema* Berk. et Br., *F. mali* Allesch., *Cylindrocarpon mali* (Allesch.) Wr., *C. mali* var. *flavus* Wr.

Возбудитель рака.

Воздушный мицелий белый, пушисто-войлочный с желто-коричневыми оттенками. Макроконидии образуются на ветвистых конидиеносцах, $12-16 \times 2-2,5$ мкм (на отдельных коротких фиалидах),

с 1—4 и больше перегородками. Размеры макроконидий с одной перегородкой — $10 - 28 \times 4 - 5$ мкм, с двумя — $22 - 30 \times 4 - 6$, с тремя — $35 - 50 \times 4 - 6$, с четырьмя и более — $45 - 65 \times 4 - 7$ мкм.

Телеоморфа — *Nectria galligena* Bres.

Поражает яблони, груши и другие плодовые культуры.

На коре больных деревьев появляются глубокие раны с наплывами по краю, которые являются следствием усиленного деления клеток коры под влиянием токсинов гриба. Деревья усыхают.

Источник инфекции, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *S. destructans*. [23, 44]

Род *Tubercularia* Tode — Туберкулярия

Спороложа бородавчатые, округлые, плотные, красноватые, телесного цвета, часто прорывают ткань коры. Конидиеносцы простые или неправильно разветвленные. Конидии яйцевидные, цилиндрические или шаровидные, бесцветные, в цепочках.

Виды паразитируют на древесных и кустарниковых растениях, вызывают пятнистость ягод и ветвей.

Tubercularia acinogum Cav. — Туберкулярия ягодная

Возбудитель пятнистости ягод винограда.

Спороложа рассеянные, иногда сливающиеся, телесного цвета, образуются на коричневых вдавленных пятнах. Конидиеносцы нитевидные. Конидии нитевидные, цилиндрические, $12 - 15 \times 3,5$ мкм, бесцветные.

Ягоды больных растений покрываются вдавленными коричневыми пятнами, на которых со временем появляются беловатые, восковидной консистенции бородавки, разбросанные или сливающиеся. Ягоды загнивают.

Источник инфекции — мицелий, сохраняющийся в пораженных растительных остатках.

Болезнь приводит к снижению урожая.

Распространение: Северный Кавказ, Закавказье.

Меры борьбы: такие же, как против *Cercospora vitis*.

Tubercularia rubi Rabenh. — Туберкулярия малины

Возбудитель пятнистости ветвей малины.

Спороложа кроваво-красные или цвета киновари. Конидии эллипсоидальные, $7 - 9 \times 2 - 3$ мкм.

На пораженных побегах образуются расплывчатые темные пятна, со временем покрывающиеся спороношением гриба красного цвета. Побеги усыхают.

Источник инфекции — мицелий и конидии, сохраняющиеся в пораженных побегах.

Распространение: повсеместно в районах произрастания.

Меры борьбы: обрезка и сжигание пораженных побегов. [44]

Род *Rhacodiella* Peyr. — Ракодиелла

Воздушный мицелий хорошо развит, темноокрашенный. Гифы септированные. Фиакиды бутылковидные, одиночные или собранные в мутовки. Конидии выходят через верхушку фиалид, шаровидные, сначала собранные в головки, потом в цепочках.

Виды рода паразитируют на древесных и кустарниковых растениях, вызывают пятнистость.

Rhacodiella vitis Sterenberg. — Ракодиелла винограда

Возбудитель черно-бурой пятнистости виноградной лозы.

Воздушный мицелий пушистый, сероватого цвета. Гифы бурые, часто септированные (через 5—6 мкм), образуют тяжи. Конидиеносцы мутовчатые. Конидии округлые или слегка яйцевидные, 2—3 мкм в диам., в массе розовые.

На побегах, под корой образуются черно-бурые пятна, со временем покрывающиеся темно-серым налетом мицелия и спороношения гриба. Побеги усыхают.

Источник инфекции — мицелий, сохраняющийся в пораженных побегах.

Болезнь приводит к снижению продуктивности растений.

Распространение: юг Украинской ССР, Закавказье.

Меры борьбы: обрезка и уничтожение пораженных побегов. [44]

Род *Epicoccum* Lk — Эпикоккум

Спороложа шаровидные или выпуклые, очень мелкие, черные, скученные на темно-коричневых или пурпурно-красных пятнах. Конидиеносцы короткие, окрашенные. Конидии шаровидные или эллипсоидальные, одноклеточные, темноокрашенные, бородавчатые, с ножкой.

Виды рода развиваются на древесине, листьях и стеблях различных растений, вызывают пятнистость.

Epicoccum neglectum Desm. — Эпикоккум забытый

Возбудитель пятнистости листьев кукурузы.

Спороложа полушаровидные, бархатистые, черно-коричневые, состоящие из коротких гиф, образуются на обеих поверхностях листьев, 90—100 мкм в диам. Конидиеносцы бесцветные, короткие. Конидии шаровидные, 11,4—19 мкм в диам., черно-коричневые, с грубобородавчатой оболочкой, короткой цилиндрической бесцветной ножкой.

Поражает многие виды растений. На листьях больных растений появляются расплывчатые темные пятна, впоследствии покрывающиеся темными подушечками спороношений гриба. Пораженные ткани листьев отмирают.

Развитию болезни способствует повышенная влажность и температура.

Источник инфекции — мицелий и конидии, сохраняющиеся в пораженных растительных остатках.

Болезнь приводит к уменьшению продуктивности растений.

Распространение: Украинская ССР.

Меры борьбы: опрыскивание растений 1 %-ной бордоской жидкостью или ее заменителями; уничтожение растительных остатков. [41, 44]

Epicoccum purpurascens Ehrenb. — Эпикоккум пурпурный

Возбудитель пятнистости листьев кукурузы и конопли.

Спороложа черные, шаровидные, 120—150 мкм в диам., скученные длинными рядами на пурпурных пятнах. Конидии шаровидные, сначала желтоватые, затем темно-коричневые, угловатые, 16—22 мкм в диам., у основания с небольшой бесцветной ножкой.

Симптомы болезни, источник инфекции, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *E. neglectum*. [44]

Род *Mycrothecium* Tode — Миротеций

Воздушный мицелий белый, впоследствии темнеющий от образующихся спородохий. Спороложа мелкие, блюдцевидные, с бесцветными щетинками или без них. Конидиеносцы разветвленные, с тесно скученными фиалидами на концах коротких веточек, бесцветные или оливковые. Конидии одноклеточные, овально-цилиндрические, в массе бледно-оливковые, черные.

Виды рода паразитируют на разных растениях, вызывают черную плесень.

***Myrothecium groidum* Tode — Миротеций росистый**

Возбудитель черной плесени сои.

Спородах сидячие, дисковидные, округлые или неправильной формы, 0,1—1,5 мм в диам., часто сливающиеся, сначала зеленые, впоследствии черные, с белой каймой, без щетинок. Конидиеносцы прямые, разветвленные, бесцветные. Фиакиды булавовидные, прямые, бесцветные, собраны в мутовки по 3—7 в пучке. Конидии одноклеточные, цилиндрические или слегка суживающиеся, с закругленными концами, $5-9 \times 1-1,25$ мкм, сначала бесцветные, затем светло-зеленые, с 1—2 каплями масла. Споровая масса впоследствии угольно-черная, склеенная слизью, образующая шаровидное или плоское плодовое тело.

Поражает томаты, картофель, люпин, фасоль, горох, хлопчатник, пшеницу, огурцы.

Болезнь проявляется на корнях, бобах и семенах сои. Семена деформируются, становятся шуплыми и трухлявыми. При помещении их во влажную камеру на них развивается налет в виде темных, сливающихся спородохий с белой мицелиальной каймой. На корнях спорует редко, обильно спороносит при повышенной влажности воздуха и почвы.

Активно использует целлюлозу и продуцирует ряд токсинов — миротетин, рорицин, верукарин, дегидроверукарин, некротицин, вызывающие увядание растений.

Источник инфекции — конидии, сохраняющиеся в почве и семенах.

Болезнь приводит к изреживанию всходов и потере урожая.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: такие же, как против *Mucor mucedo* и *Fusarium avenaceum*. [9, 41, 44]

***Myrothecium verrucaria* Ditm. : Fr. — Миротеций шиповатый**

Возбудитель пятнистости огурцов.

Спороложа сидячие, без стром, до 1—1,5 мм в диам., часто сливающиеся, сначала зеленоватые, затем от оливково-зеленых до оливково-черных, без щетинок. Конидиеносцы 56—75,5 мкм дл., прямостоячие, разветвленные, тесно сближенные. Конидии лимоновидные, ладьевидные, широкоэллипсоидальные, со слегка выступающей верхушкой, усеченные у основания, гладкие, в массе — оливково-черные.

Поражает корни, стебли, листья, плоды. На завязях и плодах образуются коричневые сухие пятна разных размеров и формы, иногда охватывающие весь плод в виде перетяжек. Непораженная часть плода сохраняет нормальный цвет. В дальнейшем плоды деформируются. Листья усыхают, начиная с нижнего яруса, но не опадают.

Источник инфекции — мицелий и конидии в спороложах, сохраняющиеся в пораженных растительных остатках.

Болезнь приводит к потере урожая.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: уничтожение пораженных растительных остатков. [36]

ПОРЯДОК MELANKONIALES — МЕЛАНКОНИАЛЬНЫЕ

Семейство Melanconiaceae — Меланкониевые

Род *Colletotrichum* Sacc. — Коллетотрих (рис. 1.107)

Спороложа погруженные, потом прорывающиеся, обычно довольно плоские, нередко сначала светлоокрашенные, потом темнеющие до темно-бурых или почти черных, снабженные бледно-бурыми или тем-

но-бурыми щетинками, развивающимися по периферии и внутри ложа. Конидиеносцы удлинённые, сначала бесцветные, потом в нижней части окрашенные. Конидии цилиндрические или продолговатые, одиночные, окрашенные или бесцветные, одноклеточные.

Телеоморфа — род *Glomerella* Ces. et de Not.

Представители рода вызывают антракнозы (углубленные язвы с темной каймой, на поверхности которых образуется спороношение возбудителя) и пятнистости. [7, 44, 71]

Colletotrichum lindemuthianum (Sacc. et Magn.) Br. et Cav. — Коллетотрих Линдемута

Син.: *Gloeosporium lindemuthianum* Sacc. et Magn.

Возбудитель антракноза бобовых.

Известно несколько биологических рас.

Спороложа серо-бурые, расположенные концентрическими кругами, иногда сливающиеся. Щетинки прямые или слегка согнутые, с 1—4 перегородками, $40 - 110 \times 4 - 6$ мкм, расположенные по окружности или по всему ложу. Конидиеносцы цилиндрические, $20 - 55 \times 3,5$ мкм. Конидии продолговато-цилиндрические, с закругленными концами, прямые или слегка согнутые, с зернистым содержанием, $10,5 - 23 \times 3,5 - 6$ мкм. В цикле развития гриба имеются также псевдопикниды и пикниды.

Поражает фасоль, горох, кормовые бобы, сою, люпин.

На бобах, листьях, стеблях и черешках появляются бурые растрескивающиеся пятна с красноватой каймой, на поверхности которых образуется розоватая или серо-бурая масса конидий. У фасоли более подвержены заболеванию молодые растения, после цветения в основном поражаются бобы. Пятна сливаются, изъязвляются и покрывают весь боб, захватывая и семена, которые твердеют, сморщиваются и темнеют. Пораженные стебли переламываются. Наиболее опасно заболевание всходов. Споры прорастают при влажной погоде. Ростковая трубка споры образует аппрессорий, с помощью которого она плотно прикрепляется к кутикуле. От аппрессория отходит инфекционная гифа, внедряющаяся в клетки растения. От заражения до появления нового спороношения гриба проходит 4—7 дней. При сильном развитии болезни мицелий проникает в семена, которые теряют всхожесть или дают больные проростки, которые гибнут. Оптимальная температура для роста мицелия $18 - 22^\circ\text{C}$, влажность воздуха 60 %.

Источник инфекции — мицелий, сохраняющийся в пораженных растениях.

Болезнь приводит к изреживанию посевов, потере всхожести семян, снижению урожая

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: сбор и уничтожение растительных остатков; соблюдение севооборота; при первых признаках заболевания — опрыскивание растений 1 %-ной бордоской жидкостью каждые 10—12 дней; протравливание семян ТМТД (горох, фасоль, соя, люпин — 3—4 кг/т), фентиурамом (горох, соя, кормовые бобы — 4—6 кг/т; фасоль, люпин — 3—4 кг/т), тигамом (горох, соя, кормовые бобы — 4—6 кг/т; фасоль, люпин — 3—4 кг/т).

Colletotrichum pisi Pat. — Коллетотрих гороха

Возбудитель пятнистости гороха.

Спороложа прорывающиеся, $100 - 150$ мкм в диам. Щетинки бурые, остроконечные, прямые, $60 - 100 \times 6$ мкм. Конидии веретеновидные, с заостренными концами, прямые или согнутые, $10 - 20 \times 3 - 4$ мкм.

На листьях гороха появляются дымчато-серые или бурые пятна, в центре — светлее, на бобах — грязно-белые с темно-бурым

краем, 0,5—0,8 мм, на стеблях — удлинённые, изредка опоясывающие стебель.

Источник инфекции, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *C. lindemuthianum*. [7, 44]

***Colletotrichum truncatum* (Schw.) Andrus et Moore. — Коллетотрих усечённый**

Син.: *Vermicularia truncata* Schw., *Vermicularia polytricha* Cooke, *Colletotrichum canlicola* Heald. et Wolf.

Возбудитель антракноза сои.

Спороложа черные, расположены полосками. Щетинки нитевидные, 60 — 300 × 3,5 — 8 мкм. Конидии серповидные или ланцетовидные, 18 — 30 × 3 — 4 мкм.

Поражает также фасоль.

При раннем сильном проявлении заболевания растения отстают в росте, слабо ветвятся. Корневая система почти не развивается. Растения засыхают в начале вегетационного периода. При слабо выраженном поражении растения обычно сначала внешне мало отличаются от здоровых. Но в фазе налива бобов листья на них бурют, и постепенно засыхает все растение. Бобы остаются пустыми или с 1—2 щуплыми зернами. Сначала антракноз проявляется на подсемядольном колене и семядолях всходов в виде буро-коричневых округло-удлинённых пятен или язв. В фазе налива бобов стебли (главные и боковые) и бобы бурют и покрываются обильным спороношением — черными ложками. Позднее стебли становятся белесыми, легко надламываются. Створки бобов к концу вегетационного периода разрушаются. При увлажнении заболевание распространяется на семена, которые покрываются грязновато-серым мицелием и спороношением в виде черных лож.

Источник инфекции — мицелий, сохраняющийся в семенах и растительных остатках.

Болезнь приводит к изреживанию посевов, потере всхожести семян, сокращению урожая.

Распространение: Приморский край.

Меры борьбы: такие же, как и против *C. lindemuthianum*. [9, 41, 44]

***Colletotrichum orbiculare* (Berk. et Mont.) Arx. — Коллетотрих округлый**

Син.: *Colletotrichum lagenarium* (Pass.) Ell. et Halst., *C. bryoniae* Maire, *C. oligochaetum* (Sacc.) Cav., *Gloeosporium cucurbitarum* Berk. et Br., *G. lagenarium* (Pass.) Sacc. et Roum, *Macrophoma sheldonii* Robig.

Возбудитель антракноза, или «медянки», тыквенных культур.

Спороложа плоские, чечевицеобразные, 40 мкм — 1 мм, щетинки 90—120 мкм дл. Конидии эллипсоидальные, цилиндрические, серповидно согнутые, одноклеточные, зернистые, 10—40 × 3—8 мкм.

Поражает арбузы, огурцы, реже тыквы, заразику египетскую.

На надземных органах и корневой шейке растений появляются пятна. На листьях пятна бледно-зеленые, сначала округлые, ограниченные, а затем сливающиеся, на плодах — бледно-зеленые, вдавленные. Пораженные ростки и листья отмирают, плоды становятся горькими, темнеют, на них образуются склероции. На пораженных местах образуются спороложа, приобретающие от массы конидий розовый цвет. Развитию болезни способствуют высокая влажность и температура воздуха (затененные места). Оптимальная температура 22—27 °C.

Источник инфекции, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *C. lindemuthianum*. [41, 44]

***Colletotrichum lini* Manns et Boll — Коллетотрих льна (рис. 1.106)**

Син.: *Colletotrichum linicola* Pethybr. et Laff.

Возбудитель антракноза льна.

Известно несколько физиологических рас.

Спороложа малозаметные. Щетинки темно-бурые, прямые или согнутые, кверху утончающиеся, с 2—3 перегородками, 64,3—157, 3 мкм дл., 2,9—7,1 мкм толщ. у основания. Конидии продолговато-цилиндрические, согнутые, с закругленными концами, $14,3 - 21,4 \times 2,9 - 5,7$ мкм, с каплями масла. Иногда образуются коричневые хламидоспоры, овальные или шаровидные, $10 - 12 \times 10 - 15$ мкм.

Заболевание проявляется во всех фазах развития растения. У проростков и всходов поражаются корешки, стебли, семядоли, на них появляются желто-оранжевые пятна, на подсемядольном колене и корневой шейке возникают язвы или перетяжки; все это приводит к гибели

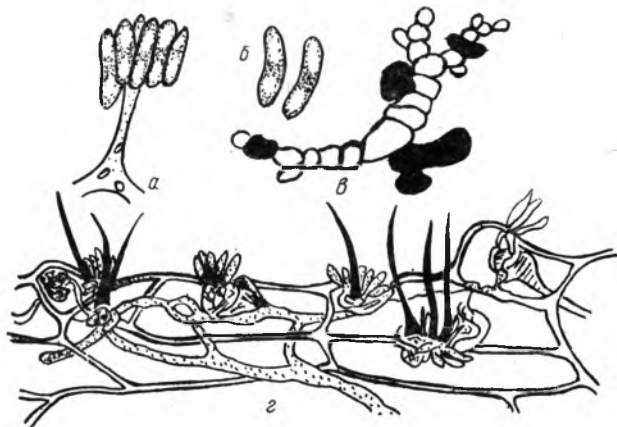


Рис. 1. 106. *Colletotrichum lini*:

а — мицелий и конидии; б — конидии с каплями жира; в — мицелий с аппрессориями; г — спороношение гриба по краю пораженного листа [44]

растений. На настоящих листьях образуются резко ограниченные сухие ржаво-оранжевые или темно-бурые пятна разной величины, вследствие чего листья буреют и опадают. Стебель буреет, на нем появляется мелкая мраморная пятнистость. Коробочки, пораженные антракнозом, темные. Оптимальная температура для роста гриба 24—26 °С, для прорастания конидий необходима капельно-жидкая влага. Хламидоспоры сохраняют жизнеспособность в семенах до 8 лет.

Источник инфекции — мицелий и хламидоспоры, сохраняющиеся в растительных остатках, почве, семенах.

Болезнь при сильном развитии приводит к недобору до 37,5 % льноволокна.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: протравливание семян гранозаном (1,5 кг/т) или меркурексаном (2 кг/т); подкормка всходов азотно-калийными удобрениями в сочетании с микроэлементами. [42, 44]

***Colletotrichum gossypii* Southw — Коллетотрих хлопчатника**

Возбудитель антракноза хлопчатника.

Спороложа прорывающиеся из-под эпидермиса. Щетинки одиночные или в пучках. Конидиеносцы разветвленные, $12 - 28 \times 5$ мкм,

бесцветные. Конидии продолговатые, в массе розово-оранжевые. $10-20 \times 4,5 - 5,5$ мкм.

Телеоморфа — *Glomerella gossypii* Edg.

Поражаются коробочки, плодоножки, стебель и листья хлопчатника. На корневой шейке, стебельке и семядолях всходов появляются бурые пятна. Пятна разрастаются, ткань загнивает, погибает. При заболевании взрослых растений на листьях и стеблях образуются бурые пятна. При заражении в период формирования коробочек на створках образуются красно-бурые или темно-бурые пятна с красным ободком. При раннем поражении коробочки не раскрываются, волокно и семена в них склеиваются и загнивают. При поражении плодоножек коробочки опадают. Развитию болезни способствуют умеренно теплая погода и высокая влажность. За летний период грибок дает несколько поколений конидиального спороношения.

Источник инфекции — мицелий и аскоспоры в перитициях, сохраняющиеся в семенах, волокне и растительных остатках.

Болезнь приводит к выпадению всходов, изреживанию посевов, снижению урожая хлопка-сырца и семян.

Распространение: карантинный объект; повсеместно.

Меры борьбы: соблюдение карантинных мероприятий. [39, 41]

Colletotrichum atramentarium (Berk. et Br.) Taub. — Коллетотрих чернильный

Син.: *Colletotrichum tabificum* (Hall.) Pethybr., *Vermicularia atramentaria* Berk. et Br.

Возбудитель черной гнили, или антракноза.

Спороножки расположены группами, буроватые, $60 - 125 \times 35 - 65$ мкм. Щетинки темно-бурые, желтые, прямые, вверху заостренные, $20 - 340 \times 2,8 - 3,8$ мкм. Конидиеносцы бесцветные или буроватые. Конидии продолговато-цилиндрические, $15,2 - 22 \times 3 - 5$ мкм.

Поражает картофель и синие баклажаны, на других растениях — сапротроф.

Во второй половине вегетации стебли у основания покрываются почти полностью светлыми пятнами. При подсыхании стебли покрываются множеством черных точечных микросклеротических пятен. Характерной особенностью заболевания является поражение подземной части стебля. Разрушается верхняя ткань кожуры, которая легко снимается, внутренние слои коры приобретают фиолетовую или синюю окраску. Склеротии образуются на подземной части стебля, они крупные, одиночные или объединены в группы. Оптимальная температура для роста и спороношения гриба $25-26^\circ\text{C}$, минимальная 5, максимальная 38°C ; при 32 %-ной влажности грибок погибает.

У картофеля поражаются клубни в период уборки. В столонной части клубня появляются некротические пятна темно-серого цвета с неясными очертаниями. Поражение проникает в глубь корня на 5—7 мм. Под кожицей и на поверхности клубня образуются микросклеротии. При повышенной температуре и влажности болезнь может протекать по типу мокрой гнили.

Источник инфекции — склеротии, сохраняющиеся на отмерших растительных остатках, клубнях.

Вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *C. lindemuthianum*. [41, 44]

Другие вредоносные виды: *C. ipomaeae* Cam. — к. батата, поражает листья и стебли батата; *C. corni* (Woronich.) Vassil. — к. кизил, поражает плоды кизила; *C. hibisci* Poll. — к. кенафа, поражает стебли кенафа; *C. phomoides* (Sacc.) Chest. — к. фомовидный, поражает плоды томатов и баклажан; *C. mali* Woronich. — к. яблони, поражает соцветия.

тия и кору яблони культурной; *G. grossulariae* Jacz. — к крыжовника, поражает ягоды крыжовника; *C. valerianae* Kwaschm — к. валерианы, поражает листья валерианы; *C. zae* Lob. — к. кукурузы, поражает листья кукурузы. [44]

Род *Gloeosporium* Desm. et Mont. — Глеоспорий (рис. 1.107)

Этот род близок роду *Colletotrichum*. Отличается от последнего отсутствием щетинок на спороложах. Однако в настоящее время показано, что этот признак не стабилен и зависит от внешних факторов (вида питающего растения или состава среды). Поэтому использование этого

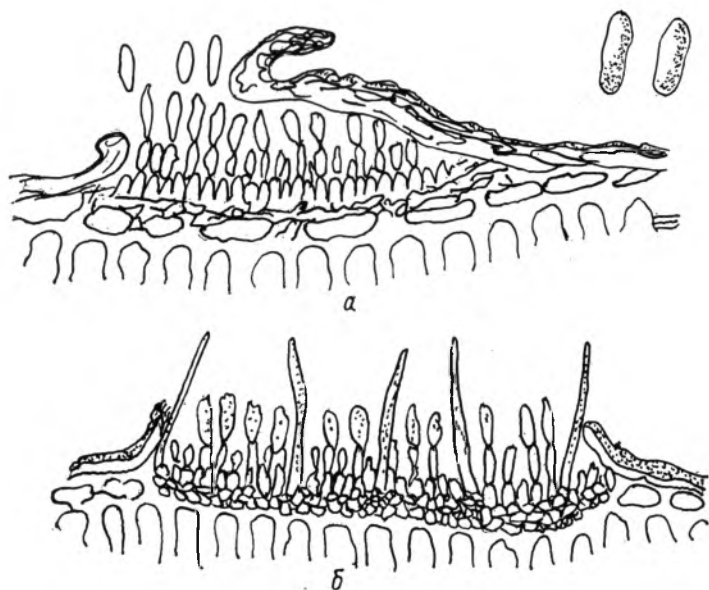


Рис. 1. 107. Спороложа представителей родов:
а — *Gloeosporium*; б — *Colletotrichum* [8]

признака для разделения двух родов было поставлено под сомнение.

Телеоморфа рода *Gloeosporium* относится как к роду *Glomerella*, так и к другим родам пиреномицетов. Поэтому в настоящее время он рассматривается как сборный, не имеющий собственного статуса.

Спороложа сначала погруженные под эпидермис листьев или стеблей, затем прорывающиеся, плоские или слегка выпуклые, светло- или темно-коричневые. Конидиеносцы продолговатые, яйцевидные, реже удлинено-овальные, одноклеточные, бесцветные.

Представители рода паразитируют на многих растениях, вызывают опасные заболевания растений — антракнозы.

***Gloeosporium ampelinum* (DB.) Jacz. — Глеоспорий виноградный**

Син.: *Sphaceloma ampelinum* DB., *Gloeosporium ampelophagum* (Pass.) Sacc., *Ramularia ampelophaga* Pass.

Возбудитель пятнистого антракноза виноградной лозы.

Спороложа мелкие, точковидные, бледные, сливающиеся в сплошной спороносный слой, образуются на поверхности или внутри клеток

эпидермиса. Конидиеносцы цилиндрические или конические. Конидии эллипсоидальные, яйцевидные или продолговатые, $3-6 \times 2-3,5$ мкм, склеенные слизью, при высыхании образуют на поверхности пятен розовую или оранжевую корочку.

Поражает надземные части растения. На листьях образуются мелкие бурые, с красноватыми или темно-бурым ободком пятна, затем сереющие, выпадающие, на побегах — сначала бурые, затем розовато-серые, с чернеющими краями, в середине вдавливающиеся и растрескивающиеся, на ягодах — буроватые или розовато-серые, вдавленные, с пурпурной или черной каймой. Ягоды засыхают и преждевременно опадают. Болезнь быстро развивается весной в сырую погоду. За сезон гриб дает до 30 генераций спор.

Источник инфекции — мицелий, зимующий в побегах, склероции и пикниды, сохраняющиеся в пораженных растительных остатках.

Болезнь приводит к снижению урожая.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: обрезка и уничтожение пораженных побегов; опрыскивание растений до распускания почек 1 %-ным раствором ДНОК (20 кг/га) при температуре воздуха не выше 20°C или 2—3 %-ным раствором нитрофина (40—60 кг/га), 2—3 %-ным раствором медного купороса (30—40 кг/га), во время вегетации — 0,4 %-ной суспензией купрозана (4—6 кг/га), цинеба, хлороксида меди, поликарбацина (6 кг/га), 0,5 %-ной суспензией каптана (5—7,5 кг/га), фталана (5—6 кг/га). [41]

Gloeosporium trifoliorum Rotuers. — Глеоспорий клевера

Возбудитель антракноза листьев клевера.

Спороложа приподнятые эпидермисом, впоследствии растрескивающиеся, $133-225 \times 95-152$ мкм. Конидии короткоцилиндрические, с закругленными концами, $4-8 \times 1,5-2$ мкм.

Пятна на листьях сначала светло-коричневые, затем почти черные, но с более светлым краем. Листья преждевременно высыхают и опадают.

Источник инфекции, вредоносность и меры борьбы такие же, как у *Kabatiella caulivora*.

Распространение: Архангельская область.

Gloeosporium ribis (Lib.) Mont. et Desm. — Глеоспорий смородины
Син.: *Gloeosporium curvatum* Oudem.

Возбудитель антракноза листьев красной и черной смородины.

Известны три специализированные формы: f. *rubri* Kleb. — ф. красная, паразитирует на красной смородине; f. *nigri* Kleb. — ф. черная, паразитирует на черной смородине; f. *grossulariae* Kleb. — ф. крыжовниковая, паразитирует на крыжовнике.

Спороложа расположены чаще на верхней поверхности листьев, прорывающиеся из-под эпидермиса, до 0,5 мм в диам. Конидиеносцы цилиндрические или конические, наверху утончающиеся, $12-17 \times 1,5-3$ мкм. Конидии продолговатые, слегка согнутые или серповидные, на верхнем конце утолщенные и суженные клювиком, $14-32 \times 5-8$ мкм, иногда образуют палочковидные конидии, $5-7 \times 1,5-2$ мкм.

Биологические формы отличаются морфологическими признаками и отношением к температуре.

Телеоморфа — *Pseudopeziza ribis*.

Поражаются в основном листья, на которых возникают желтовато-бурые пятна, охватывающие иногда весь лист, реже — побеги, ягоды и черешки. Теплая и влажная погода благоприятствует развитию болезни.

Источник инфекции — апотеции и конидии, сохраняющиеся на опавших листьях.

Распространение: Сибирь.

Вредоносность и меры борьбы такие же, как у *G. ampelinum*. [7, 44]

***Gloeosporium epicarpi* Thuem.** — Глеоспорий эпикарповый

Возбудитель антракноза плодов грецкого ореха.

Спороложа мелкие, рассеянные, прорывающиеся из-под эпидермиса, черноватые, блестящие. Конидиеносцы короткие, цилиндрические. Конидии веретеновидные, с заостренными концами, $12 \times 4,5$ мкм, или согнуто-эллипсоидальные, на концах закругленные, 12×6 — 7 мкм, с 3 каплями жира.

Плоды покрываются плоско-выпуклыми, серо-бурыми засыхающими пятнами с нерезко очерченными узкими красно-бурыми краями.

Источник инфекции, вредоносность, меры борьбы такие же, как у *G. ampelinum*.

Распространение: Закавказье.

***Gloeosporium piperatum* Ell. et Ev. emend Higg.** — Глеоспорий перечный

Возбудитель антракноза стручкового перца.

Спороложа расположены внутри или под эпидермисом, прорывающиеся, желтовато-оранжевые. Конидии короткоцилиндрические, с закругленными концами, $15,5$ — $18,6 \times 5,4$ — $6,2$ мкм.

На листьях, стеблях, плодах больных растений появляются вдавленные пятна, 1—2 см в диам., сначала грязно-зеленые, затем бурые. Листья преждевременно опадают, стебли надламываются.

Источник инфекции, вредоносность, меры борьбы такие же, как и у *Colletotrichum lindemuthianum*.

Распространение: Украинская ССР.

***Gloeosporium perennans* Zeller et Childs.** — Глеоспорий многолетний

Возбудитель фруктовой гнили плодов, язв, или ожога, коры яблони.

Спороложа расположены под эпидермисом или погружены более глубоко. Конидии эллипсоидальные, на одном конце более широкие, 12 — 20×4 — 6 мкм. Конидии, образующиеся почкованием, искривленные, 3 — 10×1 — 2 мкм.

Фруктовая гниль плодов возникает при их хранении в холодильнике. Ожог коры проявляется в образовании мелких раковых язв на тонких веточках, покрывающихся подушковидными водянистыми светло-серыми спороложами, в которых в теплое время года образуются многочисленные конидии.

Заражение растения происходит через чечевички. Патоген находится сначала в латентном состоянии, а во время хранения начинает развиваться, поражая ткани вокруг инфицированного места. Гниль медленно распространяется. На гнилых участках, под эпидермисом, развиваются спороложа, в которых образуются многочисленные конидии.

Источник инфекции, вредоносность и меры борьбы такие же, как у *G. ampelinum*.

Распространение: европейская часть СССР.

***Gloeosporium venetum* Speg.** — Глеоспорий синеватый

Возбудитель антракноза листьев и стеблей малины.

Спороложа очень мелкие, расположены одиночно или группами, мало заметны. Конидиеносцы короткие. Конидии продолговатые или эллипсоидальные, 5 — 8×2 — 3 мкм, выступающие наружу желтоватой слизистой массой.

На поверхности листа появляются мелкие, рассеянные, 1—3 мм в диам., пурпурные пятна, в середине бледные, впоследствии сливающиеся. На стеблях пятна сначала небольшие, красноватые, слегка выпуклые, вдавленные, в центре желтоватые, по краям пурпурные, сливающиеся в сплошные язвы. Листья и стебли усыхают.

Источник инфекции, вредоносность, меры борьбы такие же, как у *G. ampelinum*. [7, 41, 44]

Распространение: повсеместно в районах произрастания.

Род *Marssonina* Magn.— Марссонина

Споролоча, как у *Colletotrichum* и *Gloeosporium*, но имеют двухклеточные конидии с утолщенной верхней клеткой, часто клювовидные или суженные, яйцевидные, грушевидные, прямые или искривленные. Иногда образуются мелкие одноклеточные конидии различной формы.

Многие виды рода паразитируют на листьях, черенках и плодах древесных растений, вызывают пятнистость.

Marssonina potentillae (Desm.) Magn. f. *fragaria* (Lib.) Ohl.— Марссонина лапчатки ф. земляничная

Возбудитель бурой пятнистости земляники.

Споролоча расположены под эпидермисом, прорывающиеся, конидиеносцы мелкие, короткие, бесцветные, расположены плотным слоем. Конидии одиночные, бесцветные, двухклеточные. Верхняя клетка у верхушки клиновидно заостренная, слегка изогнутая, нижняя — цилиндрическая, $16,5 - 28 \times 5 - 7,5$ мкм.

Телеоморфа — *Fabraca fragariae* Kleb. (в СССР не обнаружена).

Поражает листья, преимущественно старые, реже черешки и усы земляники. На листьях образуются крупные расплывчатые пятна, красновато-бурые, часто ограниченные жилками листа. На верхней поверхности листьев на пятнах появляются темные блестящие мелкие подушечки — споролоча гриба. На черешках и усиках — пурпурные вдавленные пятна. Пораженные листья засыхают. Развитию болезни способствует влажная теплая погода (дожди, росы).

Источник инфекции — мицелий, реже конидии в споролочах, сохраняющиеся на пораженных опавших и зеленых листьях земляники.

Болезнь приводит к значительным потерям урожая.

Распространение: повсеместно, особенно в северо-западных и центральных районах.

Меры борьбы: уничтожение пораженных листьев; весной опрыскивание плантаций 1,5—2 %-ной суспензией нитрафина; профилактическая обработка плантаций 1 %-ной бордоской жидкостью в фазе бутонизации, перед цветением и после сбора урожая. [7, 16, 41, 44]

Marssonina panattoniana (Berl.) Magn.— Марссонина Панаттони

Син.: *Didymaria perforans* (Ell. et Ev.) Danden.

Возбудитель пятнистости листьев салата.

Споролоча скученные, прорываются из-под эпидермиса. Конидии обратнобулавовидные, $11 - 20 \times 3 - 4$ мкм, бесцветные, на коротких конидиеносцах.

Поражает также стебли и соцветия.

На пораженных органах появляются пятна 2,5 мм в диам., иногда сливающиеся, желтовато-бурые, с темными краями. Листья преждевременно усыхают.

Источник инфекции, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *M. potentillae*.

Другие вредоносные виды: *M. juglandis* (Lib.) Magn. (телеоморфа — *Gnomonia leptostyla* (Fr.) Ces. et de Not. — м. ореха, поражает листья,

черенки, побеги и плоды грецкого ореха; *M. mali* (Henn.) Ito — м. яблони, поражает листья и черенки сеянцев яблони, реже — взрослые деревья; *M. rosae* (Lib.) Died. — м. розы, поражает листья культурных и диких роз. [7, 44]

Род *Kabatiella* Bub. — Кабацциелла

Спороложа расположены внутри эпидермиса или под ним, прорывающиеся, очень мелкие, распростертые. Конидиеносцы тесно скученные, толстые, булабовидные, иногда разветвленные, на вершине и по бокам отчленивают несколько конидий, образующихся на мелких стеригмах.

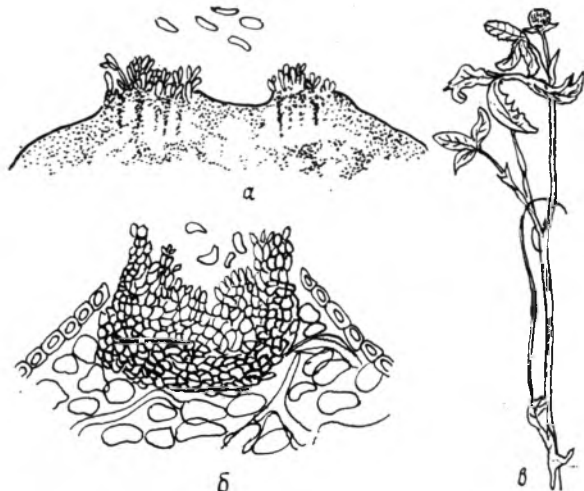


Рис. 1.108. *Kabatiella caulivora*:

а — конидиеносцы с конидиями на семенах клевера красного;
б — поперечный разрез через спороложе; в — общий вид пораженного растения [44]

Конидии почти сидячие, продолговатые, яйцевидные или веретеновидные, одноклеточные, бесцветные, часто почкующиеся.

Виды рода паразитируют на различных растениях, вызывают пятнистости и язвы листьев и других органов растений.

Kabatiella caulivora (Kirchn.) Karak. — Кабацциелла стеблеядная (рис. 1.108)

Син.: *Gloeosporium caulivorum* Kirchn., *G. trifolii* Peck., *Aureobasidium caulivorum* (Kirchn.) Cooke.

Возбудитель пятнистости и язв красного клевера.

Спороложа мелкие, едва заметные. Конидиеносцы тесно скученные, цилиндрические или булабовидные, $20-30 \times 4,5-7$ мкм. Конидии до 8 на каждом конидиеносце, продолговатые, почти прямые, или серповидно согнутые, $8-24 \times 2,5-5$ мкм.

Поражает все надземные органы растения.

Пятна, образующиеся на стеблях и черешках больных листьев, $0,5-3$ см дл. (иногда захватывают целые междоузлия, что обуславливает переламывание стеблей и черешков), сначала желтовато-бурые с темными краями, впоследствии чернеющие, вдавленные. На листьях сначала появляется сетчатость, позже — бурые пятна. Семена на боль-

ных растениях образуются шуплые, легковесные. Пораженное поле имеет выгоревший вид.

Источник инфекции — мицелий, сохраняющийся в пораженных растительных остатках и семенах.

Болезнь приводит к недобору зеленой массы до 40 %, семян — 50 %.

Распространение: повсеместно.

Меры борьбы: такие же, как против *Colletotrichum lindemuthianum*. [7, 41, 44]

Kabatiella nigricans (Atk. et Edgert.) Karak. — Кабациелла чернеющая

Син.: *Exobasidiopsis viciae* Karak.

Возбудитель пятнистости вики.

Спороложа, расположенные на нижней поверхности листьев вдоль жилок, до 500 мкм в диам., имеют вид бородавок, на бобах — в виде слегка выпуклых коростинок. Конидиеносцы плотно скупенные, толстые, цилиндрические или булавовидные, 20 — 30 × 5 — 8,5 мкм. Конидии до 8 на каждом конидиеносце, от продолговатых до почти эллипсоидальных, прямые или слегка согнутые, 11—23 × 3—4 мкм, в массе розовые, почкующиеся.

Поражает также листья, стебли и бобы.

Симптомы болезни, источник инфекции, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *K. caulivora*.

Под *Cylindrosporium* Ung. — Цилиндроспорий

Спороложа в виде подушечек, выпуклые или плоские, бурые, черные, янтарные, бледно-красные, беловатые, очень мелкие, различные под лупой. Конидиеносцы нитевидные, цилиндрические, бесцветные. Конидии одиночные, неокрашенные, цилиндрические, игловидные, одноклеточные или с поперечными перегородками, прямые, согнутые, выступающие на поверхность субстрата слизистым слоем.

Виды рода паразитируют, главным образом, на листьях (иногда на плодоножках и плодах) древесных и плодово-ягодных культур, вызывают пятнистость.

***Cylindrosporium padi* Karst.** — Цилиндроспорий черемухи

Син.: *Phloeosporella padi* (Lib.) Arx., *Ascochyta padi* Lib., *Septoria padi* (Lib.) Thuem., *Septoria padi* Lasch., *Cylindrosporium padi* (Lib.) Karst., *C. hiemalis* Higg., *C. lutescens* Higg., *C. prunophorae* Higg., *C. tubeufianum* Allesch.

Возбудитель коккомикоза плодовых косточковых культур.

Спороложа на листьях темноокрашенные, мелкие, 114—310 мкм в диам. На плодах — более круглые, с толстым базальным слоем, окружены разорванным эпидермисом. Конидиеносцы палочковидные, конические или шиловидные, до 15 мкм дл. Конидии нитевидные, чаще согнутые, кверху постепенно суженные, с одной или несколькими перегородками, 30—67,5 × 1,5—3 мкм, иногда выступает желто-бурыми засыхающими массами.

Телеоморфа — *Blumerella jaarii* (Rehm) Arx. (син: *Coccomyces hiemalis* Higg.).

Поражает черешни, вишни, сливы, черемуху.

На верхней поверхности листьев черешен и вишен образуются пятна от красно-фиолетового до темно-коричневого цвета, 0,5—2 мм. На нижней поверхности — мелкие, беловато-розовые, ограниченные жилками листа угловатые пятна, сливающиеся в большое пятно. После осадков на них образуется масса конидий, при высыхании которой образуются бугорки. Листья преждевременно желтеют и опадают.

На плодах появляются крупные коричневые пятна с беловатым налетом спороношения гриба. Развитию болезни способствует влажная погода.

Источник инфекции — аскоспоры в апотециях, сохраняющиеся на опавших листьях.

Болезнь приводит к значительным потерям урожая, уменьшению размеров плодов, зимостойкости, гибели посадок.

Распространение: повсеместно.

Меры борьбы: опрыскивание деревьев и почвы под ними 3 %-ным раствором нитрафена или 1 %-ным раствором ДНОК; профилактическое опрыскивание фунгицидами: первое — после цветения, второе — через 20 дней; третье — после сбора урожая (применяют те же фунгициды, что и против *Monilia cinerea*). Не рекомендуется применять медьсодержащие препараты, так как они вызывают ожоги листьев.

***Cylindrosporium maculans* (Bereng.) Jacz. — Цилиндроспорий шелковичный**

Син.: *Septoria mori* Lev., *S. moricola* Pass., *Fusisporium mori* Mont., *Pleospora mori* (Lev.) Sacc., *P. moricola* (Pass.) Sacc., *Cercospora maculans* (Bereng) Wolf., *Septogloeum mori* Br. et Cav., *Cylindrosporium mori* (Lev.) Berl.

Возбудитель пятнистости листьев шелковицы.

Спороложа расположены на верхней поверхности листьев, желто-бурые или черные. Конидиеносцы цилиндрические или конические, $6 - 30 \times 2,5 - 3,7$ мкм, образуют плотный слой на базальном сплетении бесцветных или бурых гиф. Конидии обычно с 2—5 не всегда ясными перегородками или одноклеточные, бесцветные, $20 - 62 \times 2,5 - 5$ мкм.

На листьях образуются красно-коричневые, нечетко очерченные пятна, со временем сливающиеся. Листья становятся непригодными для вскармливания тутового шелкопряда.

Источник инфекции — мицелий, конидии в спороложах, сохраняющиеся в пораженных растительных остатках.

Болезнь причиняет значительный ущерб шелководству.

Распространение: европейская часть СССР, Закавказье.

Меры борьбы: такие же, как против *C. padi*. [7, 41, 44]

Другие вредоносные виды: *C. cydoniae* (Mont.) Schoschiaschwili — ц. айвы, поражает листья айвы (Закавказье); *C. juglandis* Wolf. — ц. ореха, поражает листья ореха; *C. mespili* Woron. — ц. мушмулы, поражает листья мушмулы (Закавказье); *C. rhei* — ц. ревеня, поражает листья ревеня (Алтайский край); *C. fragariae* (Br. et Har.) Vassil. — ц. земляники, поражает листья земляники.

Род *Coryneum* Nees — Коринеум

Спороложа погруженные, потом прорывающиеся, плотные, черные. Конидиеносцы палочковидные. Конидии широковеретеновидные, булаво-видные, с двумя или более поперечными перегородками, бурые, оливковые, медового цвета.

Виды рода — преимущественно сапрофиты, поселяющиеся на отмирающих листьях и ветвях древесных растений. Паразитных форм мало. Они проникают в ткань дерева через ранки в коре, вызывают пятнистость. Часто поселяются на коре совместно с другими грибами.

***Coryneum microstictum* Berk. et Br. — Коринеум мелкоточечный**

Возбудитель пятнистости.

Спороложа продолговатые, до 1 мм в диам., выпуклые, черные. Конидиеносцы цилиндрические, прямые, $20 - 30 \times 1,5$ мкм. Конидии

дии булабовидные, грушевидные или продолговатые, с заостренным нижним концом, вверху тупые или широкозакругленные, с тремя перегородками, $12 - 18 \times 4 - 6,5$ мкм, бледно-бурые.

Поражает живые и отмершие ветви роз, боярышника, малины, яблони.

На ветвях образуются опоясывающие пятна бурого цвета с пурпурной каймой. При отмирании коры отмечены многочисленные черные подушечки конидиального спороношения гриба. Зараженные ветви засыхают.

Источник инфекции — мицелий и конидии в спороложках, сохраняющиеся на пораженных растительных остатках.

Болезнь приводит к снижению продуктивности растений.

Распространение: европейская часть СССР.

Меры борьбы: обрезка и сжигание пораженных ветвей; опрыскивание растений теми же фунгицидами, что и *Monilia cinerea*. [7, 23, 41, 44]

Род *Pestalotia* de Not. — Песталоция (рис. 1.109)

Споролочка типа пикнид или псевдопикнид, без строматической основы. Конидии веретеновидные, прямые или согнутые, четырех-шестиклеточные. Верхняя клетка конидий несет 2—5 длинных нитевидных бесцветных щетинок. Средние клетки конидий окрашены в бурый цвет, верхняя и нижняя — бесцветные, реже светлоокрашенные.

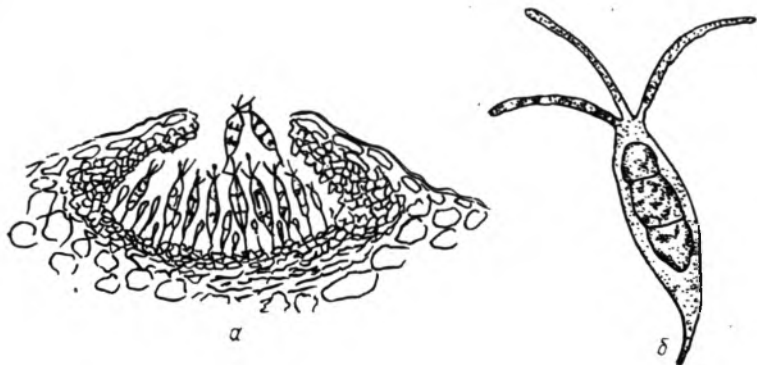


Рис. 1.109. *Pestalotia malorum*:

а — споролочка; б — конидия [8]

Виды рода встречаются на листьях и ветвях многих древесных растений как сапротрофы и паразиты. Паразитические свойства слабо выражены. Чаще всего они развиваются в тканях уже ослабленных растений, вызывают пятнистость.

Pestalotia thumenii Speg. — Песталоция Тюменя

Возбудитель пятнистости ягод винограда.

Споролочка продолговатые, приплюснутые, прорывающиеся из-под эпидермиса. Конидии клиновидные, внизу суженные, с четырьмя перегородками, с каплями масла, 35×6 мкм, темно-оливковые, со светлоокрашенными крайними клетками, с несимметричной верхней клеткой, с двумя бесцветными, довольно толстыми щетинками, $15 \times 1,3$ мкм; одна отходит от вершины, другая — сбоку, с ножкой, $5 - 10 \times 2 - 2,5$ мкм.

Пятна округлые, темно-оливковые, охватывают всю поверхность ягоды, со временем покрываются черным налетом спороношения.

Источник инфекции — мицелий и конидии в спороложках, сохраняющиеся в растительных остатках.

Болезнь приводит к потере урожая.

Распространение: Закавказье.

Меры борьбы: такие же, как против *Colletotrichum vitis*.

***Pestalotia theae* Saw. — Песталоция чая**

Возбудитель серой пятнистости листьев чая.

Спороложки погруженные. Конидии темно-оливковые, с двумя окрашенными крайними клетками и темно-коричневыми средними, с двумя широко расходящимися щетинками.

В основном поражает старые листья, может распространяться и на молодые листья, побеги и стволы, ослабляя чайный куст. На зараженных листьях появляются черные подушечки спороношения гриба на белом войлочном сплетении гиф. Болезнь имеет хронический характер; паразит постоянно находится в листьях.

Источник инфекции — мицелий и конидии в спороложках, сохраняющиеся в растительных остатках.

Болезнь приводит к значительным потерям урожая и к угнетению роста чайного куста.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: уничтожение растительных остатков.

Другие вредоносные виды: *P. malorum* Elenk. et Ohl. — п. яблоневая, поражает листья яблони (Северный Кавказ); *P. breviseta* Sacc. — п. короткощетинковая, поражает листья груши и яблони (Северный Кавказ); *P. granati* Huss. — п. гранатовая, поражает листья граната (Азербайджанская ССР); *P. adusta* Ell. et Ev. — п. обугленная, поражает листья вишни, сливы, груши (европейская часть СССР).

ПОРЯДОК SPHAEROPSIDALES (PYCNIDIALES) — СФЕРОПСИДАЛЬНЫЕ

Семейство Sphaeropsidaceae — Сферопсидные

Род *Phoma* Sp. — Фома

Пикниды шаровидные или приплюснутые, эллипсоидальные, без носика или с сосковидным устьищем конической формы; обычно погружены под эпидермис, потом прорываются, с пленчатой или кожистой оболочкой. Конидиеносцы простые, радиальные. Конидии яйцевидные, эллипсоидальные, одноклеточные, бесцветные, реже слегка желтоватые, до 15 мкм дл.

Большинство видов — сапротрофы или факультативные паразиты, проводящие часть жизненного цикла на живых растениях; поражают стебли, корни, плоды, в редких случаях листья, вызывают пятнистости, или фомозы.

***Phoma betae* Fr. — Фома свеклы (рис. 1.110)**

Син.: *Phoma sphaerocarpa* Rostr., *Phyllosticta betae* Oud.; *P. tabifica* Prill.

Возбудитель зональной пятнистости, или фомоза, листьев, точечности стеблей и клубочков семян, сухой гнили корней; один из возбудителей корневой гнили сахарной свеклы и кагатной гнили свеклы.

Пикниды шаровидно-приплюснутые, от светло- до темно-коричневых, 100—400 мкм в диам. Конидии яйцевидные, иногда почти шаро-

видные, бесцветные, $3,5 - 6,5 \times 3 - 4$ мкм, часто с 1—2 каплями масла.

Телеоморфы — *Pleospora betae* (Berl.) Newod., *Mycosphaerella tabifica* Prill. et Delacr.

Особенно часто поражает семенники свеклы, а также корешки свекловичных всходов.

На листьях нижнего яруса появляются небольшие, 3—5 мм, округлые пятна из буровой сухой ткани, которые увеличиваются до 1—2 см концентрическими кругами. На их поверхности образуются пикниды, погруженные в ткани. Пораженные листья отмирают.

Источник инфекции — конидии в пикнидах, иногда — аскоспоры, находящиеся в пораженных растительных остатках и почве.

Болезнь приводит к снижению сахаристости, урожая семян и их всхожести.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: такие же, как против *Cercospora betae*. [16, 41, 42, 44]

Phoma exigua Desm. — Фома скудная

Возбудитель пятнистости стеблей, фомозной гнили корней и клубней картофеля.

Пикниды многочисленные, разбросанные, шаровидные, погруженные под эпидермис, черные. Конидии яйцевидные, 5—7 мкм дл. Известен на растениях 46 семейств.

Телеоморфа — *Ophiobolus porphyrogonus* (Tode) Sacc.

Может поражать свеклу, лен, гречиху, томаты, капусту, морковь, баклажаны, салат, люпин и другие культуры.

На клубнях появляются вдавленные охряно-бурые пятна отмершей ткани, в которой со временем появляются пустоты, заполненные серым войлочным мицелием гриба. Клубни становятся сухими и твердыми. В ткани и на ее поверхности развиваются пикниды с конидиями. На стеблях образуются удлиненные, до 8 см, расплывчатые пятна, часто охватывающие стебель, иногда в виде язв. Стебли отстают в росте и увядают, при сильном поражении переламываются. Развитию болезни способствует температура 8—16 °C и механические повреждения корня.

Источник инфекции — конидии, сохраняющиеся в растительных остатках, больных клубнях, почве.

Меры борьбы: соблюдение севооборота (не высаживать картофель после томатов, капусты, льна, подсолнечника); уничтожение ботвы; дифференцированный режим хранения клубней. [13, 16, 41, 44]

Phoma exigua Desm. f. *linicola* (Naum. et Vass.) Maas. — Фома скудная ф. льновая

Возбудитель пятнистости, отмирания и засыхания стеблей, или фомоза, льна.

Пикниды шаровидные, погруженные, сначала темно-бурые, затем черные, 110—120 мкм в диам. Конидии цилиндрические, удлиненно-эллипсоидальные, с закругленными концами, бесцветные, 5—7 мкм дл.

Симптомы заболевания напоминают фузариозное увядание. Внача-

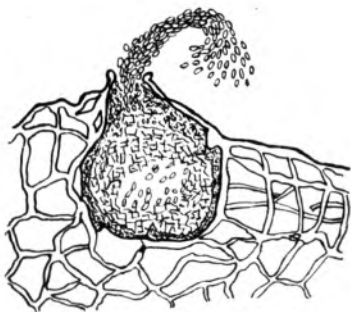


Рис. 1.110. *Phoma betae*: пикнида в ткани листа сахарной свеклы в разрезе [44]

ле на стебле появляются бурые пятна, не резко ограниченные в зоне корневой шейки; иногда и в середине стебля на посветлевших участках образуются темно-коричневые или черные пикниды. Пораженные ткани стебля разрушаются и размочаливаются. При заражении в фазе всходов растения погибают. На корешках хорошо заметны перетяжки, корни утончаются и отмирают. Такие явления могут наблюдаться до цветения льна. После цветения пораженные растения приобретают буровато-коричневый цвет с хорошо заметными пикнидами, стебель размочаливается. Семена таких растений теряют всхожесть или дают ослабленные растения. Оптимальная температура для роста гриба 24 °С, влажность воздуха 70 %, рН 4—5. Засуха и повышенная среднесуточная температура воздуха снижают вирулентность гриба.

Источник инфекции — конидии в пикнидах, сохраняющиеся в почве, зараженных семенах, растительных остатках.

Болезнь приводит к уменьшению густоты стеблестоя льна, ухудшению качества льноволокна, недобору урожая соломы и семян.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: уничтожение растительных остатков; очистка и протравливание семян; соблюдение правил агротехники. [39, 41, 42]

***Phoma rostrupii* Sacc. — Фома Рострупа**

Син.: *Phoma sanguinolenta* Rostr.

Возбудитель фомозной гнили моркови.

Пикниды полшаровидные, черные. Конидии эллипсоидальные, 4—6 × 1,5 — 3 мкм, выступающие из пикниды извилистой коричнево-красной лентой.

Телеоморфа — *Leptosphaeria rostrupii* Lind.

Поражаются все органы растения, в том числе и корни. В первый год заболевание проявляется главным образом на жилках и черешках листьев, прежде всего на их нижней поверхности. На листьях сначала образуются полосы или продолговатые пятна, на которых со временем возникают темноокрашенные, почти черные, пикниды. Постепенно заболевание переходит на цветки и семена. На корнеплодах гриб причиняет наибольший ущерб во время зимнего хранения. Сначала на головке, а затем и на других частях корня появляются вдавленные пятна. Пораженная ткань на срезе корнеплода загнивает, в ячейках виден белый мицелий гриба, на поверхности пятен — многочисленные пикниды. Развитию болезни способствует теплая дождливая погода. Оптимальные условия — температура 20—25 °С, влажность 75—90%.

Источник инфекции — мицелий, конидии и аскоспоры, сохраняющиеся в зараженных семенах, растительных остатках и корнеплодах.

Болезнь приводит к выпадению всходов, снижению урожая семян, при сильном поражении — к полной гибели семенников, к усиленному развитию гнили при хранении.

Распространение: повсеместно, особенно в районах с холодным климатом.

Меры борьбы: уничтожение пораженных растений, протравливание семян ТМТД (6—8 кг/кг) или фентиурамом (3 г/кг); обработка семенников перед закладкой на зимнее хранение 80 %-ным ТМТД (6—8 кг/т); соблюдение режима хранения (температура 2—3 °С). [7, 14, 16, 41, 44, 71]

***Phoma solanicola* Prill. et Delacr. — Фома пасленовая**

Возбудитель бурой гнили стеблей, усыхания ботвы, пуговичной гнили клубней картофеля.

Пикниды шаровидно-приплюснутые, 130 — 145 × 110—115 мкм, на пятнах конидии яйцевидные, 5 — 7 × 3 мкм.

На поверхности стебля образуются коричневые пятна, увеличивающиеся по длине и высыхающие внутри, с тканью, заполняющейся

воздухом; посредине белые, по краям коричневые. Увеличение пятен приводит к надламыванию стеблей. На клубнях образуются темные твердые вдавленные пятна, 2,5—5 см в диам., часто похожие на пуговицы, откуда и произошло название болезни. Пораженная ткань приобретает светло-коричневую окраску, затем она темнеет, сморщивается и становится черной. В отличие от фузариозной сухой гнили, в местах поражений отсутствует конидиальное спороношение в виде подушечек.

При хранении часто развивается совместно с фузариозной гнилью. Оптимальная температура для роста гриба 15—25 °С, максимальная 30, минимальная 5 °С.

Источник инфекции: конидии в пикнидах, сохраняющиеся в пораженных клубнях, растительных остатках, почве до 3 лет.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: уничтожение растительных остатков; предохранение клубней от механических повреждений при хранении и транспортировке; соблюдение режима хранения; соблюдение севооборота с ротацией картофеля на прежнее место не раньше чем через 4 года. [41, 44]

Phoma lingam (Tode) Desm. — Фома Линга

Возбудитель фомоза, или сухой гнили, крестоцветных культур.

Пикниды образуют группы, часто сливающиеся в бугорки до 1 мм в диам. Конидии овально-цилиндрические или почти яйцевидные, иногда слегка согнутые, $4 - 6 \times 1,5 - 2$ мкм. Поражает рассаду, растения 1-го года жизни, маточники и семенники. На семядолях, листьях и корневой шейке образуются бурые расплывчатые пятна, на стеблях и стручках — светло-бурые с темной каймой. Пикниды развиваются на корневой шейке. Например, у капусты в основном поражаются верхние кроющие листья, на семенниках — стебли, ветви и стручки. На корнеплодах (брюкве, репе, турнепсе) образуются бурые сухие пятна с пикнидами. Развитию болезни способствует повышенная влажность и температура 20—24 °С (инкубационный период 5—8 дней).

Источник инфекции — пикноспоры в пикнидах, сохраняющиеся на пораженных растительных остатках, семенах, а также маточниках (до 2 лет).

Болезнь приводит к значительным потерям урожая семян.

Распространение: север Нечерноземной зоны, Дальний Восток, Сибирь, Казахская ССР, Северный Кавказ.

Меры борьбы: такие же, как против *P. rostrupii*. [14, 16, 41, 44, 71]

Phoma tracheiphila Allesch. — Фома крапиволистная (рис. 1.111)

Син.: *Deuterophoma tracheiphila*.

Возбудитель инфекционного усыхания, или мальсеко, цитрусовых.

Пикниды шаровидно-конические, развиваются на отмерших частях дерева. Под эпидермисом образуется масса конидий, выходящих из пикнид слизистым шнуром длиной до 1 мм. Пораженная древесина приобретает оранжево-красную окраску — отличительный признак этого заболевания. Гибель растения происходит из-за закупорки сосудов и выделения грибом токсинов. Прорастанию конидий благоприятствуют влажность воздуха 65—95 % и температура 2—32 °С. Инкубационный период равен 48—58 дням при температуре 12,7—22,4 °С.

Источник инфекции — конидии в пикнидах, сохраняющиеся в пораженных побегах.

Болезнь приводит к гибели растений.

Распространение: повсеместно.

Меры борьбы: сжигание пораженных ветвей.

Другие вредоносные виды: *P. amygdali* Oud. — ф. миндаля, поражает ветви миндаля; *P. romi* Pass. — ф. фруктовая, поражает листья

и плоды айвы (Крым); *P. fructicola* Siemaszko — ф. фруктовая, поражает плоды сливы; *P. punicae* Tassi — ф. граната, поражает тонкие веточки граната; *P. negeriana* Thuem. — ф. Негри, поражает живые листья винограда; *P. jaczewskii* Speschn. — ф. Ячевского, поражает ягоды винограда; *P. vitis* Bon. — ф. винограда, поражает стебли винограда.

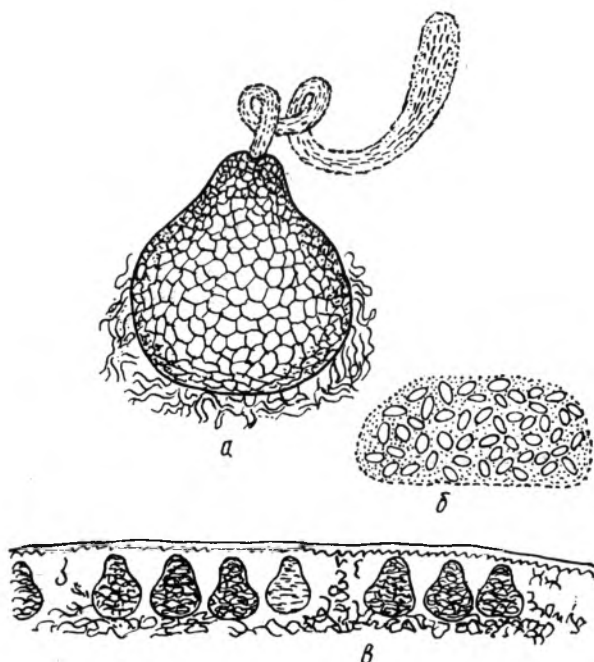


Рис. 1.111. *Phoma tracheiphila*:

a — пикнида с выходящими конидиями; *b* — конидии; *в* — пикниды на поперечном срезе пораженной ветви [21]

Род *Phomopsis* Sacc. — Фомопсис

Пикниды приплюснутые, чечевицеобразные, шаровидные, конусовидные, с устьищем на верхушке. В отличие от других родов этого порядка, у фомопсис имеется небольшая строма. Конидиеносцы нитевидные или шиловидные, обычно длиннее конидий. Конидии двух типов: А-, или α -конидии, — продолговатые, яйцевидные, веретеновидные, Б-, или β -конидии, — нитевидные, серповидные, крючковидно согнутые. β -Конидии бесцветные, являются главным источником заражения; α -конидии не прорастают, их значение пока не установлено. Образование их индуцируется определенным соотношением углерода и азота в среде, температурой выше 30 °С, насыщением CO_2 .

Многие виды являются конидиальными стадиями сумчатых грибов порядка *Diaporthales*.

Свыше 100 видов рода — паразиты, реже сапрофиты травянистых растений, деревьев и кустарников, вызывают пятнистость и сухую гниль.

Phomopsis vexans (Sacc. et Syd.) Harter.— Фомопсис гибельный (рис. 1.112)

Син.: *Phoma solani* Halst., *Ascochyta hortorum* (Speg.) Sm., *Phyllosticta hortorum* Speg.

Возбудитель сухой гнили, или фомопсиса, синих баклажан.

Пикниды прорывающиеся, группами, снаружи черные, с шейкой, на листьях — 60—200 мкм, на плодах — 120—350 мкм в диам. α -Конидии овально-цилиндрические, 5—10 \times 2—4 мкм, одноклеточные, бесцветные, с 2—3 каплями масла, β -конидии серповидно изогнутые, 13—28 мкм дл.

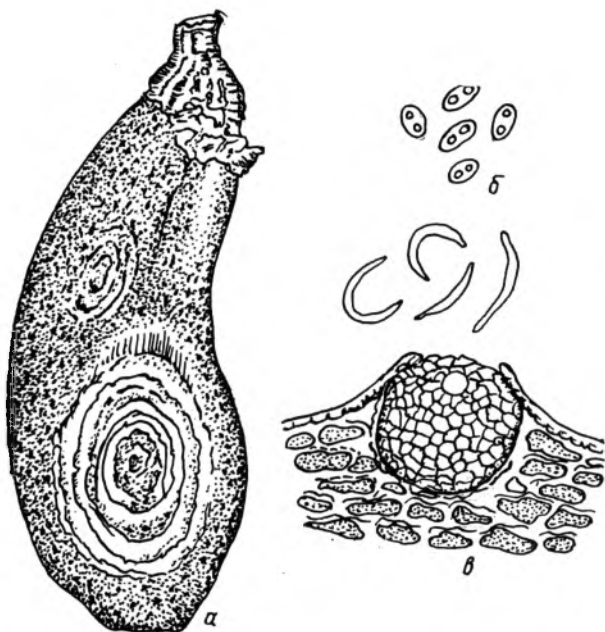


Рис. 1.112. *Phomopsis vexans*:

а — пораженный плод; б — конидии; в — пикнида [21]

Телеоморфа — *Diaporthe vexans* Sacc.

Заражает все органы растения в течение всего вегетационного периода.

На пораженных органах возникают темно-коричневые пятна с более светлым краем, на которых впоследствии образуются пикниды. Пораженные плоды мумифицируются.

Гриб теплолюбив и влаголюбив. Оптимальная температура для прорастания конидий 27—37 °С, минимальная 8—9 °С. Инкубационный период — 8—12 дней при температуре 18—20 °С, при более высокой — сокращается.

Источник инфекции — аскоспоры в перитециях, пикноспоры в пикнидах, мицелий, сохраняющийся в пораженных растительных остатках, семенах.

Болезнь приводит к значительным потерям урожая.

Распространение: западные районы Грузии.

Меры борьбы: такие же, как против *Phoma rostrupii*. [42, 44]

Phomopsis tulasnei Sacc.— **Фомопсис Туляна**

Син.: *Promopsis solani* Grove, *Phyllosticta maculans* Fautr.

Возбудитель сухой гнили, или фомопсиса, стеблей картофеля.

Пикниды погруженные, приплюснуто-шаровидные, около 200 мкм в диам. α -Конидии продолговато-яйцевидные, на концах притупленные, $7-9 \times 2,5-3$ мкм, β -конидии крючковидные, $20-27 \times 1$ мкм.

Симптомы болезни, вредоносность и распространение такие же, как у *Phoma rostrupii*.

Источник инфекции — пикноспоры в пикнидах, сохраняющиеся в пораженных растительных остатках, почве. [41, 44, 71]

Phomopsis dauci Arx.— **Фомопсис моркови**

Возбудитель сухой гнили, или фомопсиса, стеблей и цветков моркови.

Пикниды $200-360 \times 90-150$ мкм, погруженные. α -Конидии почти цилиндрические, к обоим концам суженные, округлые, бесцветные, одноклеточные, $7-12 \times 2-4$ мкм, β -конидии нитевидные, изогнутые, бесцветные, $18-28 \times 0,6-1,4$ мкм.

Симптомы болезни, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *Phoma rostrupii*. [41, 44, 71]

Phomopsis leptostromiformis (Kuhn.) Bub.— **Фомопсис лентостромовидный**

Возбудитель пятнистости стеблей и черешков люпина.

Пикниды черные, $100-200$ мкм в диам., полушаровидные, с сосочком. Конидии β -типа, цилиндрические, яйцевидно-ланцетовидные, $5-12 \times 1,5-2$ мкм.

Телеоморфа — *Diaporthe lupini* Harkn

Поражает также бобы и семена.

На листьях и влагалищах листьев сначала появляются небольшие удлиненные или овальные темно-бурые пятна, которые, увеличиваясь, покрывают почти весь стебель. Пораженные растения отстают в росте или погибают. Оптимальная температура для роста гриба $27,5^\circ\text{C}$, минимальная 5°C , максимальная 40°C . Оптимум pH $4,5-6$.

Источник инфекции, вредоносность и меры борьбы такие же, как у *P. rostrupii*. [41, 44, 71]

Распространение: Белорусская ССР, Литовская ССР.

Phomopsis mori Woronich.— **Фомопсис шелковицы**

Возбудитель отмирания молодых побегов шелковицы.

Пикниды черные, мелкие, точковидные. Конидии α -типа, веретеновидные, одноклеточные, бесцветные, $7-9 \times 3$ мкм.

На ветках появляются удлиненные вдавленные светло-коричневые пятна с выпуклой каймой, которые, разрастаясь, окольцовывают ветви. Ветки отмирают. При заболевании главного стебля погибает весь саженец.

Симптомы болезни, источник инфекции, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как и у *P. viticola*.

Распространение: повсеместно в районах произрастания. [23, 44]

Phomopsis viticola Sacc.— **Фомопсис винограда**

Син.: *Phoma viticola* Sacc., *P. vinifera* Cooke, *P. cordifolia* Brun., *Phomopsis cordifolia* (Brun.) Died.

Возбудитель черной пятнистости винограда.

Пикниды погружены под эпидермис, продолговато-шаровидные, до 400 мкм дл., прорываются верхушкой. α -Конидии эллипсоидально-веретеновидные, на одном конце слегка утончающиеся, $7-10,4 \times 3,5-4$ мкм, β -конидии нитевидные, слегка изогнутые, $20 \times 0,7$ мкм.

Весной, в холодную и влажную погоду в базальной части молодых побегов появляются продолговатые черные пятна. На листьях и черешках также появляются угловатые темноокрашенные пятна. Листья желтеют и опадают. При осеннем и зимнем заражении наблюдается окрашивание древесины лозы в сероватый цвет. Затем лоза покрывается пикнидами гриба, а ниже расположенная часть растрескивается, глазки у основания побега отмирают.

Источник инфекции — пикноспоры в пикнидах, сохраняющиеся в пораженных растительных остатках и почве.

Болезнь приводит к снижению продуктивности растений и снижению урожая.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: уничтожение пораженных растений. [23, 44, 71]

Phomopsis sojae Lehm. — Фомопсис сои

Возбудитель ожога стеблей сои.

Пикниды шаровидные, погруженные, $112-542 \times 98-385$ мкм.

β -Конидии нитевидные, бесцветные, одноклеточные, $4,9-9,8 \times 1,8-3,2$ мкм

Телеоморфа — *Diaporthe phaseolorum* Sacc. var. *sojae* Wehn.

Поражает также фасоль. Болезнь может развиваться на всех органах в любой фазе вегетации. У всходов загнивают корни и семядоли, растения отмирают. На листьях, бобах и стеблях образуются бурые вдавленные пятна, порой опоясывающие весь стебель. Сильно пораженные листья усыхают, но не опадают, бобы ссыхаются и растрескиваются, семена покрываются буро-фиолетовыми пятнами. Развитию болезни способствует температура 25°C и повышенная влажность воздуха.

Источник инфекции — пикноспоры в пикнидах, аскоспоры в перитециях, мицелий, сохраняющиеся в пораженных растительных остатках.

Болезнь приводит к значительным потерям урожая.

Распространение: карантинный объект; Дальний Восток.

Меры борьбы: соблюдение карантинных мероприятий.

Другие вредоносные виды: *P. cinerescens* (Sacc.) Trav. — ф. светло-пепельно-серый поражает ветви инжира; *P. sarmentella* (Sacc.) Trav. — ф. хмеля (телеоморфа — *Diaporthe sarmenticola* Sacc.), поражает стебли хмеля; *P. juglandina* (Sacc.) Hoehn. — ф. ореховый, поражает ветви и околоплодники грецкого ореха; *P. osmanthi* Dzhilag. — ф. османтовый, поражает маслину европейскую, вызывая усыхание ветвей; *P. ambigua* Trav. — ф. сомнительный, поражает ветви груши и яблони, плоды мушмулы; *P. ribesia* (Sacc.) Died. — ф. смородиновый (телеоморфа — *Diaporthe pungens* Nitschke), поражает ветви крыжовника и смородины.

Род *Phyllosticta* Pers. — Филлостикта

Пикниды шаровидные, полушаровидные или конусовидные, приплюснутые, образуются на верхней поверхности листьев, сначала покрыты эпидермисом, затем прорываются, с хорошо выраженным устьищем. Конидиеносцы простые. Конидии мелкие, яйцевидные, эллипсоидальные, продолговато-эллипсоидальные, цилиндрические, прямые, реже изогнутые, одноклеточные, бесцветные

Конидии погружены в слизистое вещество, которое при наличии влаги набухает, и тогда конидии в виде белой, иногда розовой или сероватой ленты вытесняются из пикниды. Освобождаясь, лента конидий, склеенных слизью, причудливо изгибается, напоминая завитки

спирали. Попадая на лист, при благоприятных условиях конидии прорастают. Перед прорастанием они набухают, ростковые трубки простираются вдоль поверхности листа, затем проникают в подустыичную полость и в ткань листа. Иногда гифа внедряется в водные устьица — гидатоды, служащие для выделения капельно-жидкой воды в процессе гуттации.

Известно более 500 фитопатогенных видов.

Виды рода — паразиты высших растений, особенно плодовых и плодово-ягодных культур, — вызывают филлостиктоз — образование на листьях округлых, продолговатых или угловатых, иногда выпадающих пятен, часто резко ограниченных от неповрежденной ткани более темной узкой или широкой каймой.

Телеоморфа — виды семейства *Mycosphaerellaceae*.

Phyllosticta cannabis Speg. — Филлостикта конопли

Возбудитель филлостиктоза конопли.

Пикниды приплюснутые, с хорошо видным устьищем. Конидии одноклеточные, эллипсоидально-цилиндрические, прямые или слегка согнутые.

Телеоморфа — *Mycosphaerella cannabis* Rche.

На верхней поверхности листьев образуются округлые пятна, сначала темно-коричневые, затем светлеющие, в красно-бурой каймой. В центре их формируются черные пикниды. При сильном развитии болезни листья быстро желтеют и опадают.

Источник инфекции — аскоспоры в клейстотетиях и пикноспоры в пикнидах, сохраняющиеся в пораженных растительных остатках и почве.

Болезнь приводит к значительному снижению урожая, ухудшению качества волокна.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: уничтожение растительных остатков, соблюдение севооборота; при первых признаках болезни — двукратное опрыскивание растений 1 %-ной бордоской жидкостью (с интервалом 10—15 дней).

Phyllosticta helianthi Ell. et Ev. — Филлостикта подсолнечника

Возбудитель филлостиктоза подсолнечника.

Пикниды образуются на верхней поверхности листьев, коричневые, погруженные, шаровидные, 90—140 мкм в диам. Конидии бесцветные, цилиндрические, с закругленными концами, 5—7 × 1—1,5 мкм.

На верхней поверхности листьев появляются сначала светлые, затем темно-коричневые расплывчатые пятна, ограниченные жилками листа. Со временем они сливаются, охватывая большую площадь листа. Листья усыхают. Болезнь прогрессирует во второй половине лета.

Развитию заболевания способствует влажная и теплая погода.

Источник инфекции — пикноспоры в пикнидах, сохраняющиеся на пораженных растительных остатках.

Болезнь приводит к снижению урожая зеленой массы и семян.

Распространение: Дальний Восток.

Меры борьбы: такие же, как против *P. cannabis*. [44]

Phyllosticta humuli Sacc. et Speg. — Филлостикта хмеля

Возбудитель первого типа филлостиктоза хмеля.

Пикниды приплюснутые, с тонкой оболочкой, 80—120 мкм в диам. Конидии продолговатые, с закругленными концами, прямые или слегка согнутые, 6—9 × 4,5 мкм, бесцветные. Образуются на обеих поверхностях листьев.

На молодых листьях появляются пятна, сначала темно-зеленые, позже беловатые, четко ограниченные жилками листа, неправильной формы, до 1 см шир.

Развитию болезни способствует повышенная влажность воздуха. Источник инфекции — пикноспоры в пикнидах, сохраняющиеся на опавших листьях.

Распространение: повсеместно в районах произрастания.

Меры борьбы: такие же, как против *P. cannabis*. [41, 42, 44, 71]

Phyllosticta lupulina Kab. et Bub. — Филлостикта хмеля мелкоплодная

Возбудитель второго типа филлостиктоза хмеля.

Пикниды расположены на верхней поверхности листьев, черные, шаровидные, 50—70 мкм в диам., с красно-коричневой оболочкой. Конидии бесцветные, одноклеточные, яйцевидно-эллипсоидальные, $3-7 \times 2,5-3$ мкм.

На листьях разного возраста появляются пятна, беловато-серые, с узкой пурпурно-коричневой каймой.

Источник инфекции, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *P. humuli*. [41, 42, 44]

Phyllosticta avenae Lob. — Филлостикта овса (рис. 1.113)

Возбудитель пятнистости, или филлостиктоза овса посевного.

Пикниды образуются на обеих поверхностях листьев, до 100 мкм в диам. Клетки оболочки темно-коричневые, угловатые, около 5—6,5 мкм в диам., у устьица более мелкие. Конидии продолговато-эллипсоидальные, с закругленными краями, бесцветные, $4,2-7,2 \times 1,6-2,0$ мкм.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

На нижних листьях образуются светло-зеленые, со временем увеличивающиеся пятна, охватывающие всю пластинку листа и приобретающие темно-серую окраску, с пурпурной каймой. Листья усыхают и преждевременно опадают.

Источник инфекции — пикноспоры в пикнидах, зимующие на пораженных растительных остатках.

Болезнь приводит к снижению продуктивности растений.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: такие же, как против *P. cannabis*. [39, 41, 44, 71]

Phyllosticta sojaecola Massal. — Филлостикта соелюбная

Син.: *Phyllosticta glycineum* Tehon et Daniels.

Возбудитель оливковой пятнистости, или филлостиктоза, сои.

Пикниды мелкие, черные, шарообразные, 100—150 мкм в диам., образуются на верхней поверхности листьев. Конидии овально-цилиндрические, $5-10 \times 2-3,5$ мкм, обычно с 2—3 каплями жира, бесцветные.

Телеоморфа — *Pleosphaerulina sojaecola* Miura.

Листья покрываются отдельными мелкими пятнами светло-зеленого цвета, которые, увеличиваясь, становятся темно-серыми, с коричневой или пурпуровой каймой. Середина пятна со временем светлеет, и на ней обнаруживаются пикниды. Наибольшее развитие болезнь имеет в фазах цветения — плодобразования. В фазе созревания поражаются листья нижнего яруса. Развитию заболевания способствует сухая жаркая погода.

Источник инфекции, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *P. cannabis*. [9, 44]

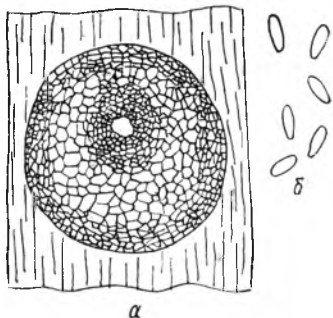


Рис 1.113. *Phyllosticta avenae*: а — пикнида; б — конидии [44]

***Phyllosticta cucurbitacearum* Sacc.— Филлостикта тыквенных**

Возбудитель филлостиктоза огурцов и тыквы.

Пикниды 80—100 мкм в диам., линзовидные. Конидии продолговатые, на концах туповатые, согнутые, с 2 каплями масла, $5-6 \times 2-3$ мкм, бесцветные.

Листья покрываются пятнами разной формы, которые при высыхании становятся грязно-беловатыми, усыхают и преждевременно опадают.

Источник инфекции, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как и у *P. cannabis*.

***Phyllosticta gossypina* Ell. et Mart.— Филлостикта хлопчатниковая**

Возбудитель филлостиктоза хлопчатника.

Пикниды шаровидные, 60—95 мкм в диам., с округлым устьищем, образуются на верхней поверхности листьев, немногочисленные. Конидии яйцевидные, $2,5-3,5 \times 1,5-2,5$ мкм, бесцветные. Листья покрываются расплывчатыми коричневыми пятнами, с широкой рыжевато-пурпурной каймой, усыхают и преждевременно опадают.

Источник инфекции, вредоносность и меры борьбы такие же, как у *P. cannabis*.

Распространение: Средняя Азия. [41]

Другие вредоносные виды: *P. medicaginis* Sacc. — ф. люцерны, поражает листья люцерны; *P. onobrychidis* Panass.— ф. эспарцета, поражает листья эспарцета; *P. sorghina* Sacc.— ф. сорго, поражает просо обыкновенное; *P. spinaciae* Zimm.— ф. шпината, поражает листья шпината; *P. acetosa* Sacc.— ф. щавеля, поражает листья щавеля; *P. trifolium* Barbarina — ф. клевера, поражает листья клевера; *P. viciae* Sck.— ф. вики, поражает листья вики; *P. nicotianae* Ell. et Ev.— ф. табака, поражает листья табака; *P. allicola* Lob.— ф. луковая, поражает листья лука репчатого; *P. brassicae* West.— ф. капусты, поражает листья капусты; *P. lycopersici* Peck.— ф. помидоров, поражает листья рассады томатов; *P. zeina* Panassenko — ф. кукурузы, поражает листья кукурузы; *P. solani* Ell. et Mart.— ф. пасленовая, поражает листья томатов и картофеля. [44]

Род *Ascochyta* Lid. — Аскохита

Пикниды шаровидные или приплюснутые, с простым округлым отверстием (порусом) или с разнообразными по форме устьищами.; погруженные в ткани листьев, стеблей, плодов и других органов растений. Конидии разнообразной формы и размеров: цилиндрические, веретеновидные, яйцевидные, прямые или слегка изогнутые, двухклеточные, бесцветные или желтовато-зеленоватые, иногда слегка дымчатые. У некоторых видов они образуются путем деления нижней клетки трехклеточных конидий.

Включает свыше 500 видов. Виды рода — паразиты растений (особенно бобовых, розоцветных, сложноцветных, пасленовых), вызывают пятнистости, или аскохитозы, разных органов растений. [21]

***Ascochyta pisi* Lib.— Аскохита гороха (рис. 1.114)**

Возбудитель бледного аскохитоза гороха.

Пикниды шаровидные, слегка приплюснутые, скученные в центре, пятна до 210 мкм в диам., светло- или темно-коричневые. Конидии продолговатые, с закругленными концами, несимметричные, слегка изогнутые, с легкой перетяжкой, $9,6-19 \times 3,5-6$ мкм, с одной, редко с двумя или тремя перегородками.

На листьях болезнь проявляется в виде желтоватых, а затем бурых пятен с темно-каштановой каймой; на стеблях — пятна такие же, но

вытянуты в длину. Семена заболевших растений щуплые, морщинистые с коричневыми пятнами. В центре пятна образуются темно-коричневые пикниды. Иногда при заражении растений в конце вегетации на бобах и стеблях пятна не образуются, а на их поверхности появляются многочисленные пикниды. Оптимальная температура для прорастания конидий 24 °С, минимальная 14, максимальная 30 °С. Для заражения оптимальна температура 18—20 °С.

Источник инфекции — пикноспоры, сохраняющиеся на пораженных растительных остатках, семенах, почве.

Болезнь приводит к выпадению всходов, задержке развития растений, преждевременному усыханию и опаданию листьев, неравномерному созреванию семян. Недобор урожая зеленой массы может составлять 30—50 ц/га, зерна — 2—7 ц/га.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: соблюдение севооборота; удаление послеуборочных остатков; выращивание устойчивых сортов; протравливание семян (за 3—5 мес до посева) 80 %-ным раствором ТМТД (3—4 кг/т) или 65 %-ным раствором фентиурама (4—6 кг/т); кондиционные по влажности семена лучше протравливать с увлажнением (5 л воды на 1 т) и прилипателями; известкование кислых подзолистых почв; внесение фосфорно-калийных удобрений; на семенных участках — двукратное опрыскивание посевов 1 %-ной бордоской жидкостью (с интервалом 10—12 дней). [14, 16, 39, 41, 44]

Ascochyta pinodes (Berk. et Blox.)

Л. К. Jones — Аскохита пинодес

Возбудитель темного аскохитоза гороха

Пикниды бледно- или темно-коричневые, 65—180 мкм в диам. Конидии бесцветные, продолговатые, прямые или слегка согнутые, с одной (до трех) перегородкой, 10—21 × 2,7—6,1 мкм.

Телеоморфа — *Mycosphaerella pinodes* (Berk. et Blox.) Mig.

Поражает ряд других растений.

На листьях, стеблях, бобах и семенах гороха появляются темно-коричневые пятна неправильной формы, 0,5—0,7 мм в диам.; на стеблях и корневой шейке — более мелкие, пурпурно-коричневые или темно-коричневые пятна, особенно многочисленные на узлах. На пораженных стеблях часто образуются язвообразные углубления, на всходах чернеет и загнивает корневая шейка. Оптимальная температура для заражения 16—20 °С. Споры возбудителя прорастают при влажности воздуха выше 90 %. Инкубационный период — 2—4 сут.

Источник инфекции — аскоспоры в перитециях, пикноспоры в пикнидах, мицелий, сохраняющиеся в пораженных растительных остатках, семенах, почве.

Вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *A. pisi*. [6, 39, 44]

Ascochyta pisicola Sacc. — Аскохита гороховолюбная

Возбудитель сливающегося аскохитоза гороха.

Пикниды черные, 100—210 мкм в диам. Конидии одно-, двухклеточные, бесцветные, 9,5—12 × 3—5,5 мкм.



Рис. 1.114. *Ascochyta pisi*:

а — конидии; б — пикнида в разрезе. [44]

Болезнь проявляется на листьях и стеблях в виде округлых светлоокрашенных, часто сливающихся пятен с темной каймой. Листья преждевременно отмирают. Развитию болезни способствуют повышенная влажность и температура воздуха 20—25 °С. Инкубационный период — 6—8 сут.

Источник инфекции и меры борьбы такие же, как у *A. pisi*.

Болезнь приводит к изреживанию всходов, задержке развития растений и созревания семян.

Распространение: повсеместно в районах возделывания. [39, 44]

***Ascochyta sojaicola* Abramov — Аскохита сои**

Возбудитель пятнистости бобов и стеблей сои.

Пикниды коричневые, слегка приплюснутые, 90—220 (160) мкм в диам., с темным устьищем. Конидии цилиндрические, иногда эллипсоидальные, с закругленными концами, слегка перетянутые, 8—11 × 3—5 мкм.

Поражаются листья, бобы, стебли во всех фазах развития. На семядолях образуются темно-коричневые пятна и извообразные углубления с темным ободком, на листьях — крупные, до 1 см в диам., округлые, серовато-белесые пятна с бурой каймой. Часто пораженные участки листа выпадают, остаются лишь бурые окаймления пятен. На пятнах, на верхней поверхности листьев образуются пикниды, погруженные в ткань и располагающиеся концентрическими кругами. Пораженные стебли расщепляются на продольные полосы. Створки бобов становятся трухлявыми и белесоватыми. Семена разрушаются или не развиваются.

Источник инфекции и меры борьбы такие же, как у *A. pisi*.

Болезнь приводит к недобору 15—20 % урожая зерна (во влажные годы), низкой всхожести семян.

Распространение: Приморский край, Хабаровский край, Амурская область. [6, 9, 39, 44]

***Ascochyta helianthi* Abramov — Аскохита подсолнечника**

Возбудитель черной пятнистости, или аскохитоза, подсолнечника.

Пикниды точковидные, до 200 мкм в диам. Конидии цилиндрические, 10—12 × 3—4 мкм, с одной перегородкой, бесцветные, с перетяжкой.

На листьях, стеблях и корзинках появляются темно-бурые почти черные пятна, округлые или неправильной формы, 1—2 см шир. Листья преждевременно отмирают. Болезнь усиливается во влажные годы.

Источник инфекции — пикноспоры в пикнидах, мицелий, сохраняющиеся на пораженных растительных остатках, семенах, почве.

Болезнь приводит к ослаблению растений и снижению их продуктивности.

Распространение и меры борьбы такие же, как у *A. pisi* [39, 41, 42, 44, 71]

***Ascochyta linicola* Naum. et Wassil — Аскохита льна**

Возбудитель аскохитоза льна.

Пикниды шаровидные или удлинённые, приплюснутые, 110—160 мкм в диам., 80—100 мкм выс., погруженные. Конидии одноклеточные, 5—7 × 2—2,6 мкм.

Болезнь проявляется на стеблях и коробочках в виде прозрачных, бурых, слегка вдавленных пятен без резких очертаний. Часто бурые пятна разрастаются и охватывают весь стебель. Поражение корневой шейки приводит к гибели растения. Заражению растения и развитию болезни способствует повышенная влажность почвы и воздуха. Гриб проникает в стебель до цветения.

Источник инфекции — пикноспоры в пикнидах, сохраняющиеся в семенах и растительных остатках.

Болезнь приводит к изреживанию посевов и снижению качества волокна.

Распространение: северо-западные и центральные районы СССР. Меры борьбы: такие же, как против *A. pisi*. [39, 41, 42, 44, 71] *Ascochyta betae* Prill. et Delacr.— Аскохита свеклы

Возбудитель пятнистости листьев и крапчатости клубочков и корней.

Пикниды темно-оливковые, округлые, 120—130 мкм в диам. Конидии сначала одноклеточные, яйцевидные, потом двухклеточные, цилиндрически-яйцевидные, 9—12 × 5—3 мкм.

Первые признаки болезни — потемнение сначала узлов стеблей, затем междоузлий. Пораженная ткань покрывается темными точками (пикнидами), высыхает. При поражении прикорневой части стебля растение увядает и усыхает. На листьях и плодах образуются желто-бурые пятна, покрывающиеся пикнидами. Развитию болезни способствуют резкие колебания температуры и влажности воздуха, недостаток освещения и загущенность посевов.

Источник инфекции — аскоспоры в перитециях, сохраняющиеся на пораженных растительных остатках.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: дезинфекция почвы в теплицах; соблюдение агротехники выращивания. [41, 42, 44, 71]

Ascochyta cucumis Fautr. et Roum.— Аскохита огуречная

Син.: *Ascochyta melonis* Pot., *A. citrullina* Sm., *Macrophoma decorticans* Allesch., *M. cucurbitacearum* Trav., *Diplodina citrullina* Grossenb.

Возбудитель пятнистости и черной стеблевой гнили тыквенных.

Пикниды разбросаны на верхней поверхности листьев, светло- или темно-коричневые, до 200 мкм в диам., прорываются из-под эпидермиса. Конидии продолговато-эллипсоидальные или почти цилиндрические, с одной перегородкой, 7—18 × 3—6 мкм, с перетяжкой, бесцветные.

Телеоморфа — *Didymella bryoniae* (Fuckel.) Rehm. (*Mycosphaerella melonis* Ferr.)

Поражает огурцы, дыни, тыквы, арбузы.

Черная стеблевая гниль возникает на стеблях и других надземных органах, на корневой шейке, пятнистость развивается на семядолях, семенах. Листья преждевременно опадают, стебли надламываются, плоды мумифицируются.

Источник инфекции, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *A. pisi*. [44]

Другие вредоносные виды: *A. arachidis* Woronich — а. арахиса, поражает листья арахиса; *A. rusticana* Kab. et Bub.— а. хрена крупноспоровая, поражает листья хрена; *A. batatae* Chochr. et Djurinsky — а. батата мелкоспоровая, поражает листья батата; *A. brassicae* rapae Bond.-Mont.— а. репы, поражает листья репы; *A. capsici* Bond.-Mont.— а. стручкового перца, поражает листья перца; *A. fragariae* Sacc.— а. земляники, поражает листья клубники и земляники; *A. abelmoschi* Hart.— а. кенафа, поражает листья кенафа; *A. lentis* Wassil — а. чечевичная, поражает листья чечевицы; *A. imperfecta* Peck.— а. несовершенная, поражает листья и стебли люцерны посевной; *A. lupinicola* Petrak.— а. люпина, поражает листья люпина; *A. rabiei* Labr.— а. нута, поражает стебли, листья и бобы нута; *A. onobrychidis* Bond.-Mont.— а. эспарцета, поражает листья, стебли, черешки эспарцета; *A. viciae* Lib.— а. вики, поражает листья, стебли и бобы вики; *A. phaseolorum* Sacc. и *A. boltshauseri* Sacc.— а. фасоли и а. маша, поражают листья

и бобы фасоли и маша; *A. fabae* Speg. — а. кормовых бобов, поражает листья, стебли и плоды кормовых бобов; *A. trifolii* Bond. et Trussova — а. клевера, порошатся листья и стебли клевера; *A. zeina* Sacc. — а. кукурузы, поражает листья кукурузы; *A. sorghi* Sacc. — а. сорго, поражает листья сорго, ячменя, овса, ржи, пшеницы и диких злаков.

Род *Septoria* Fr. — Септория

Пикниды разной формы, погруженные под эпидермисом. Конидии веретеновидные, цилиндрические, игольчатые, нитевидные, прямые или согнутые, бесцветные, с большим числом перегородок или без них. Конидиеносцы отсутствуют или очень короткие.

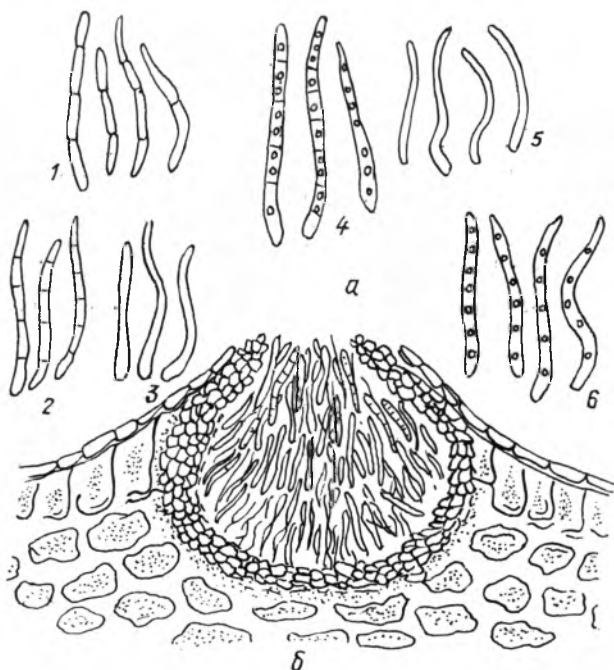


Рис. 1.115. Возбудители септориоза зонтичных:

a — конидии разных видов; *b* — пикнида в разрезе; 1 — *Septoria apii* (септория сельдерея); 2 — *S. carl* (септория тмина); 3 — *S. umbelliferum* (септория зонтичных); 4 — *S. pastinacina*; 5 — *S. pastinacae* (септория пастернака); 6 — *S. petroselinii* (септория петрушки) [21]

Отдельные виды рода являются конидиальными стадиями сумчатых грибов семейства *Mycosphaerellaceae*.

Включает около 2000 видов. Виды рода — факультативные паразиты или сапротрофы растений, особенно злаковых, сложноцветных, розоцветных, зонтичных (рис. 1.115); вызывают септориозы — образование бурых пятен на листьях. Имеются как узкоспециализированные, так и широкоспециализированные виды. Распространение септориозов в последние десятилетия увеличилось. [40, 68]

***Septoria graminum* Desm.—Септория злаков**

Возбудитель листового септориоза злаковых.

Пикниды многочисленные, 150 мкм в диам., с устьищем 25 мкм шир. Конидии нитевидные, прямые или закрученные, с нечеткими перегородками, $50-75 \times 1-1,5$ мкм.

Особенно часто поражает озимую пшеницу.

Первые признаки болезни обнаруживаются в фазе кущения, максимум развития — в фазе колошения. На листьях, стеблях и колосьях образуются светло-желтые или бурые слабо выраженные пятна с темным ободком, на которых формируются черные мелкие пикниды. Листья бледнеют, сморщиваются, часто перегибаются и отмирают. Колосья становятся пестрыми, иногда бурыми, зерно в колосе часто щуплое. Больные растения отстают в росте, сильно кустятся, колос укорачивается. Развитию болезни способствуют повышенные влажность (частые осадки) и температура $20-23^{\circ}\text{C}$. Конидии сохраняют жизнеспособность в течение 1,5 года.

Источник инфекции — пикноспоры в пикнидах, сохраняющиеся в пораженных растительных остатках.

Болезнь приводит к уменьшению ассимиляционной поверхности листьев, недоразвитию колоса, преждевременному дозреванию хлебов; недобор зерна может составлять 30 %.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: выращивание устойчивых сортов; своевременная сортоочистка; внесение полного минерального удобрения; протравливание семян такими же препаратами, как *Tilletia caries*. [39, 40, 41, 44, 71]

***Septoria tritici* Rob. et Desm.—Септория пшеницы**

Возбудитель септориоза всходов пшеницы.

Пикниды золотисто-коричневые, приплюснутые, эллипсоидальные, $100-150$ мкм в диам., с устьищем. Конидиеносцы узкобутилковидные, $5-13 \times 1,5-3$ мкм. Конидии двух типов: макроконидии, обратнобулавовидно-нитчатые, $35-98 \times 1,4-2,8$ мкм, бесцветные; микроконидии, согнутые (крючковатые) без перегородок, $5-9 \times 0,3-1$ мкм.

Поражает также рожь. На стеблях появляются продолговатые, соломенного цвета пятна, точечные от многочисленных пикнид. При сильном поражении стебли перегибаются.

Источник инфекции, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *S. graminum*. [5, 6, 39, 40, 44, 68]

***Septoria nodorum* Berk.—Септория узелковая**

Син.: *Septoria glumarum* Pass., *Phoma hennebergi* Kuhn., *Macrophoma hennebergi* (Kuhn.) Berl. et Vogl.

Возбудитель чешуйчатого и колоскового септориоза пшеницы.

Пикниды $140-210$ мкм в диам., расположены вдоль жилок, прорывающиеся. Конидии узкоцилиндрические, на концах закругленные, прямые или слегка согнутые, зрелые — с тремя перегородками, бесцветные, $15-25 \times 2-5$ мкм.

Пятна на coleoptile появляются через 2—4 недели после всходов в виде коричневых штрихов, достигающих верхушки и охватывающих весь coleoptile. Весной поражаются влагалища листьев, на которых появляются темно-коричневые участки, чередующиеся с более светлыми. На пластинках листьев образуются коричневые пятнышки. Лист отмирает. Поражаются и соломинки, на которых пятна, увеличиваясь, занимают большую часть междоузлия. Характерным признаком является то, что верхнее междоузлие остается зеленым, а пикниды располагаются на нижнем. Чешуйки буреют в части, не покрытой колосковой чешуей. Стержень колоса буреет у основания. Зерновки после стадии

молочной зрелости сморщиваются, темнеют, становятся стекловидными, с более глубокой бороздкой. Развитию заболевания способствует высокая влажность воздуха.

Источник инфекции — пикноспоры в пикнидах, сохраняющиеся на растительных остатках, зерне.

Болезнь приводит к значительным потерям урожая.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: такие же, как против *Tilletia caries*. [41]

***Septoria hordei* Jacz. — Септория ячменя**

Возбудитель белой пятнистости, или септориоза, листьев ячменя.

Пикниды 125—200 мкм в диам. Конидии 25—35 × 3—3,5 мкм.

Симптомы болезни, источник инфекции, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *S. graminum*.

***Septoria avenae* Frank. — Септория овса**

Син.: *Stagonospora avenae* Sm. et Ramsb.

Возбудитель белой пятнистости, или септориоза листьев овса.

Пикниды расположены на пятах под устьицами, точковидные, образуют продольные ряды, 90—150 мкм, коричневые, шаровидные, с устьицами. Конидии бесцветные, палочковидные, прямые или согнутые, 20—45 × 3—4 мкм, с тремя перегородками.

Телеоморфа — *Leptosphaeria avenaria* Weber.

Симптомы болезни, источник инфекции, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *S. graminum*. [44]

***Septoria lycopersici* Speg. — Септория помидоровая**

Возбудитель белой пятнистости, или септориоза, томатов.

Пикниды расположены на обеих поверхностях листьев, коричнево-черные, 100—160 мкм в диам. Конидии нитевидно-цилиндрические, 32—130 × 1,5—3 мкм, с неясными перегородками. В цикле развития гриба имеется только конидиальная стадия. Конидии отклоняются от одних и тех же конидиеносцев несколько раз. За лето гриб дает несколько поколений. Освобождение конидий происходит во время дождя или при выпадении росы.

Поражается рассада в парниках, взрослые растения — в открытом грунте.

На листьях, стеблях, иногда на плодах образуются серовато-коричневые с зелено-коричневой каймой пятна 2—3 мм в диам. расширяющиеся и сливающиеся. Поражаются сначала нижние, затем верхние листья, остаются незатронутыми лишь верхушечные. На плодах появляются пятна, сходные с пятнами на листьях, но с еще более резко выраженной каймой и еще более светлым центром. В парниках болезнь имеет очаговый характер. Распространению гриба способствуют высокая влажность воздуха, обилие осадков (влажность 77—94 %), умеренная температура (15—27 °C). Инкубационный период — 8—14 дней.

Источник инфекции — пикноспоры в пикнидах, сохраняющиеся в пораженных растительных остатках, плодах, почве.

Болезнь приводит к значительным потерям урожая.

Распространение: районы с повышенной влажностью.

Меры борьбы: соблюдение севооборота с ротацией томата на прежнем месте не ранее чем через 3 года; дезинфекция почвы в парниках; при первых признаках болезни — опрыскивание растений такими же фунгицидами, как *Fulvia fulva*.

***Septoria humuli* West. — Септория хмеля**

Син.: *Septoria humulina* Bond.

Возбудитель септориоза хмеля.

Пикниды расположены на верхней, реже на нижней поверхности листьев, 90—100 мкм в диам., светло-коричневые. Конидии нитевид-

ные, одноклеточные, иногда с одной — тремя перегородками, 25 — $40 \times 1-1,5$ мкм.

На листьях появляются мелкие бледно-коричневые пятна неправильной формы. Листья усыхают и преждевременно опадают.

Источник инфекции — зараженные пикноспорами листья.

Болезнь приводит к ослаблению растений и снижению их продуктивности.

Распространение: повсеместно в районах выращивания.

Меры борьбы: такие же, как против *Phoma humili*.

Другие вредоносные виды: *S. cucurbitacearum* Sacc. — с. тыквенных, поражает листья дынь, тыквы и арбуза; *S. carotae* Nagorny — с. моркови, поражает листья моркови; *S. fragariae* Desm. — с. земляники, поражает листья земляники; *S. linicola* (Speg.) Gar. — с. льна, поражает листья льна (карантинный объект); *S. onobrychidis* Bond. — с. эспарцета, поражает листья эспарцета; *S. pisi* West. — с. гороха, поражает листья гороха; *S. amygdali* Woron. — с. миндаля, поражает листья миндаля; *S. appii* (Br. et Cav.) Chest. — с. сельдерея, поражает листья сельдерея; *S. carvi* Syd. — с. тмина, поражает листья тмина; *S. grossulariae* (Lib.) West. — с. смородины, поражает листья смородины; *S. rubi* West. — с. малины, поражает листья малины; *S. humuli* West. — с. хмеля, поражает листья хмеля; *S. rhapontici* Thuem. — с. рапонтикума, поражает листья ревеня; *S. rosae* Desm. — с. розы, поражает листья розы; *S. petroselinii* Desm. — с. петрушки, поражает листья петрушки. [41, 51]

Род *Cytospora* Ehrenb. — Цитоспора

Для видов этого рода характерно наличие стромы, внутри или на которой размещаются плодовые тела или конидии. Строма может быть многокамерной, т. е. расчлененной на камеры с обособленными стенками, внутри которых развиваются пикниды, или простой, с сосочковидным устьищем. На пораженных органах растений грибы этого рода образуют окрашенные при разрыве эктостромы (в виде пластинок или дисков). Эктострома — верхняя часть стромы, окружающая устьище и отличающаяся от эндостромы — нижней части стромы, погруженной в субстрат — более твердой консистенцией и менее яркой окраской. Эктострома способствует разрыву поверхностных слоев ткани растения-хозяина, обеспечивая выход конидий.

Конидиеносцы разной формы: простые, нитевидные, слегка разветвленные, кустистые. Конидии маленькие, цилиндрически согнутые, 3—12 мкм в диам., одноклеточные, бесцветные, в массе грязно-белые, желтоватые, зеленоватые или красноватые, часто выходят из камер яркоокрашенными лентами.

Телеоморфы — виды рода *Valsa* Nits.

Описано свыше 400 видов. Паразитируют на древесных, реже травянистых растениях 147 родов, преимущественно в умеренных зонах; вызывают усыхание стеблей, ветвей побегов. [21, 44]

Cytospora capitata Sacc. et Shulz. — Цитоспора Шульцера

Син.: *Cytospora schulzeri* Sacc. et Syd.

Один из возбудителей цитоспороза семечковых пород.

Стромы развиваются в паренхиме коры, $0,8-2 \times 0,4-1$ мм, ложнокамерные (2—17 камер). На поверхность выступают бородавчатым диском, $0,2-0,7$ мм в диам., от серого до темно-коричневого цвета, часто с блестящей поверхностью. Камеры различной высоты сливаются в центре стромы в общую полость. Конидиеносцы бесцветные, слабо разветвленные, простые, $15-30 \times 2-3$ мкм. Конидии бесцветные, со-

сисковидные, $5 - 6,2 (8) \times 1 - 2$ мкм, выходят на поверхность субстрата золотисто-желтыми или кремовыми лентами.

Поражает растения семейства розоцветных: яблоню, айву, боярышник, рябину.

На стволах и ветвях образуются язвы, кора отмирает и расслаивается, из поперечных трещин выступают блестящие черные бугорки — пикниды. Во влажную погоду из них выходят ленточки спор. Сначала заболевание напоминает черный рак. В дальнейшем отмершая кора сохраняет красновато-коричневый цвет и плохо отделяется от древесины. Обугливания и окрашивания коры не наблюдается. Болезнь развивается в случае механического или термического повреждения коры или угнетения растений другими факторами.

Источник инфекции — пикноспоры в пикнидах, сохраняющиеся в пораженных ветках.

Болезнь при сильном развитии приводит к гибели деревьев.

Распространение: повсеместно.

Меры борьбы: уничтожение пораженных деревьев или отдельных веток; борьба с вредителями; своевременная обрезка деревьев с обязательной дезинфекцией ран садовой замазкой; искореняющее опрыскивание; опрыскивание деревьев такими же фунгицидами, как *Venturia pirina*. [7, 44]

***Cytospora sydownii* Gutn. — Цитоспора Сидова**

Возбудитель цитоспороза сливы.

Строма усеченная или эллипсоидальная, прорывающаяся, у основания $1,5 - 3$ мкм в диам., $0,8 - 1$ мм выс., серовато-белая, многокамерная. Камеры извилистые, $100 - 300$ мкм шир., часто с неполными стенками, сливающиеся. Конидиеносцы кустистые, $25 - 30$ мкм дл. Конидии $6 \times 1,5$ мкм.

Симптомы болезни, источник инфекции, вредоносность, меры борьбы и распространение такие же, как у *C. capitata*. [23, 44]

***Cytospora riparia* Sacc. — Цитоспора гранатовая**

Возбудитель цитоспороза граната.

Стромы $400 - 600$ мкм в диам. Конидиеносцы 15×1 мкм. Конидии палочковидные, прямые или слегка согнутые.

Симптомы болезни, источник инфекции, вредоносность, меры борьбы и распространение такие же, как у *C. capitata*. [23, 44]

***Cytospora vitis* Mont. — Цитоспора винограда**

Возбудитель цитоспороза виноградной лозы.

Строма продолговато-коническая, у основания $1,5$ мм в диам., с выступающим черным блестящим устьищем, погружена под разрушающийся эпидермис. Камеры в количестве $3 - 10$, яйцевидные или цилиндрические, $100 - 200$ мкм шир. Конидиеносцы разветвленные, кустистые, $15 - 20$ мкм. Конидии сосисковидные, согнутые, $4 - 5,5 \times 1$ мкм, в массе желтовато-красноватые.

Телеоморфа — *Valsa vitis* (Schw.) Fuck.

Симптомы болезни, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *C. capitata*.

Источник инфекции — аскоспоры в перитециях, пикноспоры в пикнидах, мицелий, сохраняющийся в пораженных побегах. [44]

***Cytospora rosarium* Grev. — Цитоспора роз**

Возбудитель цитоспороза роз.

Стромы тупоконические, $700 - 1500$ мкм шир., 500 мкм выс., оливково-черные. Камер $4 - 10$. Конидиеносцы $15 - 25 \times 1$ мкм, кустистые, мутовчатые. Конидии $4 - 6,5 \times 1,5$ мкм, сосисковидные, в массе грязно-белые.

Телеоморфа — *Valsa rosarium* de Not.

Поражает ветви и плоды.

Симптомы болезни, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *C. capitata*.

Источник инфекции — аскоспоры в перитециях, пикноспоры в пикнидах, мицелий, сохраняющийся в пораженных побегах. [41, 51]

Cytospora microspora (Cda) Rabenh.— Цитоспора мелкоспоровая (рис. 1.116)

Возбудитель цитоспороза ветвей яблонь, груш, рябины, боярышника, дуба.



Рис. 1.116. *Cytospora microspora*:

а — ветка растения со стромами; б — строма; в — конидии; г — конидиеносцы; д — строма в разрезе [21]

Строма коническая, многокамерная или с неполными камерами, с одним черным устьищем. Камеры расположены в полтора-два яруса, разнообразной формы. Конидиеносцы 22 мкм дл., заостренные. Конидии сосисковидные, на концах закругленные, $5-6,5 \times 1,5$ мкм, в массе грязно-белые.

Поражает кору стволов и скелетных веток, на которой образуется много полушаровидных стром, придающих коре красно-коричневую окраску. Кора плохо отделяется от древесины.

Источник инфекции, вредоносность, распространение и меры борьбы такие же, как у *C. capitata*. [41, 51]

Род *Coniothyrium* Cda — Кониотирий

В пикнидах развиваются одноклеточные дымчатые или оливковые мелкие конидии до 15 мкм дл., на коротких конидиеносцах.

Виды рода паразитируют на древесных, реже травянистых, растениях, вызывают гнили побегов и ягод, пятнистость листьев.

***Coniothyrium diplodiella* (Speg.) Sacc. — Кониотирий диплодиелла** (рис. 1.117).

Син.: *Phoma diplodiella* Speg.

Возбудитель белой гнили ягод винограда.

Пикниды шаровидно-линзовидные, с приплюснутым устьищем, 100—150 мкм в диам. Конидиеносцы бесцветные, нитевидные. Конидии эллипсоидальные или яйцевидные, дымчатые, $7-12 \times 5,5-8$ мкм.

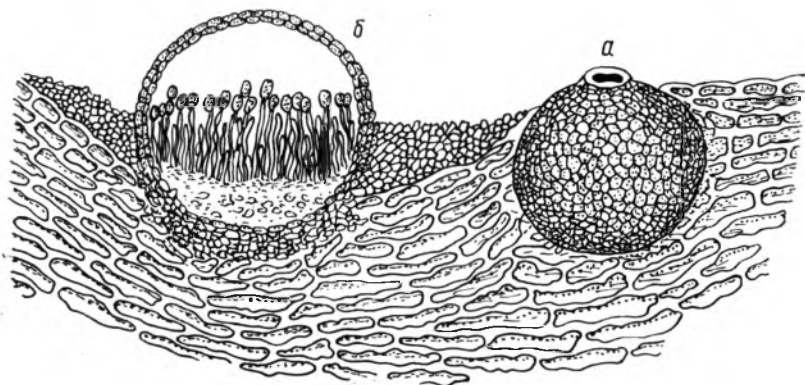


Рис. 1.117. *Coniothyrium diplodiella*:

a — пикнида; *b* — разрез через пикниду [21]

Поражает надземные органы.

Повреждение кистей начинается от основания и по плодоножкам переходит к ягодам, которые становятся синевато-коричневыми, затем бледно-серыми, сморщиваются и засыхают или остаются сочными, но гроздья опадают. На пораженных ветвях образуются продольные трещины и кольцевидные темно-коричневые пятна. Пораженные листья приобретают грязно-зеленую окраску, засыхают, но не опадают. Побеги покрываются бурыми или черными кольцевидными пятнами, на которых развиваются пикниды.

Источник инфекции — пикноспоры в пикнидах, мицелий, сохраняющиеся в пораженных кистях и ягодах.

Болезнь приводит к значительным потерям урожая.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: такие же, как против *Botrytis cinerea*. [23, 41, 44]

***Coniothyrium foliorum* Bond. — Кониотирий лиственный**

Возбудитель пятнистости листьев черной и красной смородины. Пикниды расположены на верхней поверхности листьев, полупогруженные, 80—120 мкм в диам., с коричневой оболочкой. Конидии эллипсоидальные, иногда слегка согнутые, оливковые, $5-7 \times 3-4$ мкм.

На обеих поверхностях листьев образуются неправильной формы пятна, часто охватывающие большую часть листа. Листья усыхают и преждевременно опадают.

Источник инфекции — такой же, как и у *C. diplodiella*.
Болезнь приводит к снижению продуктивности растений.
Распространение: повсеместно в районах произрастания.
Меры борьбы: такие же, как против *Septoria humuli*. [41, 44, 71]

Род *Macrophomina* Tassi — Макрофомина

Пикниды шаровидные, слегка приплюснутые, тонкостенные, чернеющие с возрастом, с маленьким выступающим устьищем. Конидиеносцы бутылковидные. Конидии одноклеточные, овально-цилиндрические, яйцевидные или эллипсоидальные, слегка изогнутые, бесцветные.

Спороносная стадия рода — *Sclerotium* Tode.

Виды рода — возбудители гнили.

***Macrophomina phaseolina* (Tassi) Goid. — Макрофомина фасоли**

Син.: *Macrophomina phaseoli* (Maubl.) Ashby, *Rhizoctonia bataticola* (Taub.) Butter, *Sclerotium bataticola* Tsub., *Botryodiplodia phaseoli* (Maubl.) Thir.

Возбудитель угольной (пепельной) гнили сои.

Микросклероции гладкие, от округлых до продолговатых или неправильной формы. Колонии — от белого до коричневого или серого цвета, темнеющие с возрастом, иногда располагаются концентрическими зонами. Пикниды шаровидные, чернеющие с возрастом, 100—200 мкм в диам., с маленьким выступающим устьищем. Конидии одноклеточные, яйцевидно-продолговатые или эллипсоидальные, бесцветные, 2,5—10,5 мкм в диам.

Поражает клубни картофеля, корнеплоды сахарной свеклы, наземные органы хлопчатника, люцерны, фасоли, сорго, баклажана, кукурузы, подсолнечника и других растений.

У сои заражению подвергаются корни. Сначала отмирают мелкие корешки, затем основной корень и стебель в прикорневой зоне. У основания стебля на одревесневших тканях видны черные штрихи, под эпидермисом располагаются многочисленные черные микросклероции, придающие тканям серовато-черный цвет. При поражении сеянцев наблюдается красно-коричневое окрашивание подсемядольного колена, при поражении взрослых растений — побурение основания стебля. При сильном развитии болезни листья желтеют и засыхают, завязь не образуется или же семена щуплые, немногочисленные. Жизнеспособность склероциев в почве — 7—8 недель. Оптимальная температура для жизнедеятельности гриба 25—28 °С. Низкая температура и влажная почва препятствуют развитию заболевания.

Клубни картофеля заражаются через чечевички и при повреждении кожицы. На них появляются черные, слегка водянистые пятна (у глазков или чечевичек). На ранних стадиях развития болезни кожица клубня сохраняет целостность, но нижележащие ткани загнивают, их цвет изменяется от серого до черного, затем пораженная ткань западает, образуются язвы. Иногда вся внутренняя часть клубня загнивает, и в разрезе видна темная мягкая масса с мелкими черными склероциями. Оптимальная температура для инфицирования картофеля 20—36 °С.

Источник инфекции — склероции, сохраняющиеся в сухой почве.

Болезнь приводит к значительным потерям урожая.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: соблюдение севооборота и правильный подбор предшественников; протравливание семенных клубней картофеля медьсодержащими препаратами. [46]

Род *Diplodia* Fr. — Диплодия

Пикниды прорывающиеся, черные, почти углистые, с сосочковидным устьцем. Конидии эллипсоидальные, яйцевидные, с одной перегородкой, темно-коричневые, более 15 мкм дл. Конидиеносцы цилиндрические, простые, бесцветные.

Виды рода — сапротрофы или паразиты различных растений — вызывают пятнистость листьев, черную гниль плодов, рак стволов.

***Diplodia malorum* Fuck. — Диплодия яблони**

Син.: *Sphaeropsis malorum* Peck.

Возбудитель усыхания ветвей и гнили плодов яблони.

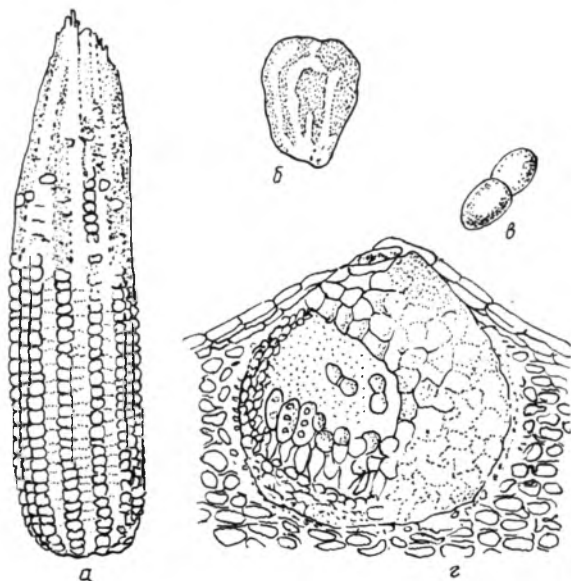


Рис. 1.118. *Diplodia zeae*:

a — пораженный початок; *b* — пораженное зерно; *в* — конидия; *г* — разрез через пикниду [21]

Пикниды 100—170 мкм в диам. Конидии $24-30 \times 10-12$ мкм, изредка с одной поперечной перегородкой, оливковые, иногда бесцветные.

Поражает многие плодово-ягодные культуры.

На листьях образуются бурые пятна. На плодах вызывает черную гниль, иногда гнилые яблоки засыхают, оставаясь мумифицированными, на них образуются многочисленные пикниды. На ветвях (на коре) вызывает наиболее вредоносную (язвенную) форму рака.

Источник инфекции — конидии в пикнидах, сохраняющиеся в пораженных растительных остатках и плодах.

Болезнь приводит к значительным потерям урожая.

Распространение: европейская часть СССР, Абхазская АССР. Меры борьбы: такие же, как против *Cytospora capitata*. [6, 23, 44]

***Diplodia zeae* (Schw.) Lev. — Диплодия кукурузы** (рис. 1.118)

Син.: *Phaeostagonosporopsis zeae* Woron., *Diplodia maydis* Sacc.

Возбудитель сухой гнили, или диплодиоза, кукурузы.

Пикниды погруженные, до 500 мкм в диам. Конидии оливково-рыжеватые, двухклеточные, $12-33 \times 3-7$ мкм.

Поражает початки, зерна, стебли, листья, корни, проростки. На стеблях болезнь развивается преимущественно на нижних междоузлиях, вызывая их переломы. Пораженные участки буреют и покрываются пикнидами. На початках, обычно начиная снизу, образуется сплошной белый, ватообразный налет мицелия, распространяющийся на обертки. Сильно пораженные початки сморщены, недоразвиты, легко ломаются. Жизнеспособность конидий в почве — 3—4 года. Оптимальная температура для роста гриба 20—30 °С, минимальная 10, максимальная 35 °С. Развитию болезни способствует совпадение высокой температуры и повышенной влажности.

Источник инфекции — пикноспоры в пикнидах, сохраняющиеся в пораженных растительных остатках: почве и семенах.

Болезнь приводит к значительным потерям урожая.

Распространение: Грузинская ССР.

Меры борьбы: уничтожение пораженных растительных остатков, пространственная изоляция полей, протравливание семян фунгицидами (ТМТД, фентиурам, гранозан и др.). [39, 41, 44, 71]

Под *Diplodina* West. — Диплодина

Пикниды свободные или погруженные в субстрат (под эпидермис), различной формы, с устьищем. Конидии цилиндрические, эллипсоидальные, с одной перегородкой, бесцветные.

Виды рода паразитируют на разных растениях (подсолнечнике, тыкве, льне, крыжовнике, винограде), вызывают гниль надземных органов. [44]

Diplodina destructiva (Plowr.) Perrak. — Диплодина разрушительная

Син.: *Phoma destructiva* Plowr., *Ascochyta lycopersici* Brun.

Возбудитель черной гнили помидоров.

Пикниды погруженные, округлые, 100—150 мкм, с устьищем. Конидии цилиндрические, с закругленными концами, сначала одноклеточные, потом двухклеточные, 7—11 × 2,5—3,5 мкм.

Поражаются плоды в период созревания и при хранении. Сначала на них появляются вдавленные черные пятна, затем ткань под ними размягчается и загнивает. На листьях образуются округлые пятна разных размеров, 0,5—1 см шир., темно-красные или оливково-коричневые, четко отграниченные, потом сливающиеся. Развитию заболевания способствует влажная погода. Оптимальная температура для роста в культуре 20 °С, минимальная 4, максимальная 29 °С.

Источник инфекции — конидии в пикнидах, мицелий, сохраняющиеся в пораженных плодах и листьях.

Болезнь приводит к значительным потерям урожая.

Распространение: повсеместно в районах возделывания.

Меры борьбы: уничтожение растительных остатков, протравливание семян ТМТД (8 г/кг); опрыскивание растений 1 %-ной бордоской жидкостью не позже чем за 15 дней до сбора урожая. [41, 44]

ФИТОПАТОГЕННЫЕ БАКТЕРИИ

Фитопатогенными называются бактерии, которые вызывают болезни растений. Наука, изучающая болезни растений (или бактериозы), является составной частью фитопатологии. Эта наука сравнительно молодая, ее становление относится к 80-м годам прошлого столетия. До этого считали, что грибы являются единственными возбудителями болезней растений. Основоположителем науки о бактериозах растений является Э. Смит. В нашей стране в признании и развитии учения о бактериальных болезнях растений сыграли важную роль такие ученые, как И. Л. Сербинов, А. А. Потебня, А. А. Ячевский, В. И. Взоров, В. П. Израильский, К. И. Бельтюкова, М. В. Горленко, И. В. Воронкевич и др.

В настоящее время почти для каждого вида растений известен тот или иной бактериоз. Фитопатогенные бактерии вызывают все известные типы поражения растений: пятнистости, увядания, гнили, опухоли. Эти заболевания имеют широкое распространение во всех климатических зонах. Однако бактериозы растений еще недостаточно изучены. Довольно часто открываются новые возбудители заболеваний, ранее считавшиеся другой этиологии.

Бактериозы приносят большие убытки народному хозяйству, снижая урожай сельскохозяйственных культур в результате гибели всего растения или его отдельных частей. Увядания гнили и некоторые другие типы поражений могут быть причиной массовой гибели всходов и взрослых растений на больших площадях — эпифитотии. Так, черный бактериоз пшеницы приводит к снижению урожая зерна на 44—90 %. Сосудистый бактериоз капусты при благоприятных для возбудителя условиях на Украине может вызывать гибель 40—100 % растений. В последнее десятилетие отмечены эпифитотии зерновых, плодовых, овощных и других сельскохозяйственных культур.

Фитопатогенные бактерии приносят вред не только во время вегетации, но и при хранении. Так, они вызывают гниль клубней картофеля, корнеплодов моркови, качанов капусты, порчу зерна и т. п.

Урожайность уменьшается также в результате того, что фитопатогенные бактерии влияют на различные физиологические функции растения и этим снижают его продуктивность. При образовании бактериальных пятнистостей и опухолей уменьшается ассимиляционный аппарат, что сказывается на величине урожая. Больные растения накапливают меньше органических веществ, чем здоровые, у них наблюдается задержка оттока ассимилятов из листьев, что приводит к снижению интенсивности роста. Поэтому больные растения меньше по величине и массе, чем здоровые; они дают меньший урожай худшего качества. Продукты метаболизма бактерий могут придавать продуктам питания токсические свойства. Некоторые фитопатогенные бактерии, как и условно патогенные бактерии, обладают полибиотрофными свойствами, т. е. способны вызывать заболевания растений, человека, животных, насекомых.

Однако фитопатогенные бактерии могут приносить и пользу. Они могут быть продуцентами биологически активных веществ типа ферментов, токсинов, антибиотиков, экзополисахаридов и др. Уже сегодня в микробиологической промышленности используются бактерии рода *Xanthomonas* для крупнотоннажного производства экзополисахарида, который широко используется в пищевой, химической, нефтедобывающей, буровой промышленности, сельском хозяйстве, медицине.

Направление поисков на использование полезных свойств фитопатогенных бактерий является новым и перспективным.

Систематика фитопатогенных бактерий, как и других групп бактерий, несовершенна, не является естественной, филогенетической. В основу ее положено наличие тех или иных общих признаков.

Согласно Определителю бактерий Берги [107], фитопатогенные бактерии входят в ряд секций:

Секция 4 (грамотрицательные аэробные палочки и кокки)

Семейство 1 *Pseudomonadaceae*

Род 1 *Pseudomonas*

Род 2 *Xanthomonas*

Семейство 3 *Rhizobiaceae*

Род 3 *Agrobacterium*

Семейство 6 *Acetobacteraceae*

Род 1 *Acetobacter*

Секция 5 (факультативные анаэробные грамотрицательные палочки)

Семейство 1 *Enterobacteriaceae*

Род 7 *Erwinia*, в том числе *Pectobacterium*

Систематическое положение *Bacterium podopanthum* требует уточнения. Однако с учетом ее основных свойств данную бактерию можно отнести к секции 5.

Несмотря на то, что секция 9 посвящена риккетсиям, пока трудно определить точное систематическое положение отнесенных к риккетсиоподобным фитопатогенных бактерий.

Фитопатогенные бациллы [107] относятся к секции 13, которая содержит семейство *Bacillaceae* род 1 *Bacillus*, род 2 *Clostridium*.

Грамположительные неспороносные бактерии, поражающие растения, относятся к секциям 15 и 17. В первую включен *Corynebacterium* (согласно новейшей классификации, *Corynebacterium* разделен на роды *Arthrobacter*, *Curtobacterium* и *Rhodococcus*, отнесенные к секции 17), а также род *Clavibacter*.

При написании главы 2 справочника авторы придерживались систематики бактерий, представленной в Определителе бактерий Берги 1974, 1986 гг. Однако для удобства пользования таксономические названия бактерий в работе расположены в алфавитном порядке.

В главе приводится краткая характеристика ряда распространенных в мире и СССР видов фитопатогенных бактерий и бактерий, обладающих при определенных условиях фитопатогенными свойствами; дается краткое описание биологических свойств, по возможности указан тип вызываемых ими поражений, симптоматика болезней, распространенность бактериоза. Ряд патогенов, которые не обнаружены в СССР и имеют малое распространение, только упоминаются. Описан также ряд видов, которые по тем или иным причинам не вошли в Одобренный список бактериальных названий. Ими являются *Clavibacter xyli* subsp. *cynodontis*, *Clavibacter xyli* subsp. *xyli*, *Bacterium podopanthum*, у которых не установлено точное систематическое положение, *Pseudomonas lupini*, *Erwinia horticola*, *E. toxica* и другие, принадлеж-

ность к роду у которых установлена, но они недостаточно полно изучены (*Xanthomonas beticola*, имеющаяся в коллекциях).

Карантинные объекты и мероприятия по защите растений от бактериальных заболеваний приведены отдельно.

СЕКЦИЯ 4

Семейство Acetobacteriaceae

Типовой род: *Acetobacter* Beijerinck, 1898. Эллипсоидальные или палочковидные клетки, одиночные или соединены попарно, грамтрицательны или грамвариабельны. Подвижные (при помощи перитрихальных или 4—8 полярных жгутиков) или неподвижные, неспороносные, аэробы, хемоорганотрофы, каталазоположительны, оксидазоотрицательны. Температурный оптимум роста 25—30 °С. Оптимум pH 5—6. Желатин не разжижают, нитраты не восстанавливают, индол не образуют, этанол окисляют до кислоты.

Семейство состоит из двух родов: *Acetobacter* и *Gluconobacter*. Фитопатогенные виды входят только в первый.

Род *Acetobacter* Beijerinck

Клетки от эллипсоидальных до палочковидных, прямые или слегка изогнутые, 0,6—0,8 × 1,0—4,0 мкм, одиночные, парные или цепочками. Неподвижны или подвижны при помощи перитрихально или латерально расположенных жгутиков; эндоспор не образуют, грамтрицательны (в нескольких случаях грамвариабельны), строгие аэробы. Большинство штаммов не образует пигмент, некоторые выделяют водорастворимый розовый пигмент; каталазоположительны, оксидазоотрицательны, желатин не разжижают, образуют индол и H₂S. Превращают этанол в уксусную кислоту; ацетаты и лактаты окисляют до CO₂ и воды. Лучшими источниками углерода являются этанол, глицерин и лактат. Образуют кислоту из *n*-пропанола, *n*-бутанола и *D*-глюкозы. Не гидролизуют лактозу и крахмал. Хемоавтотрофы. Иногда образуют целлюлозу.

Температурный оптимум роста 25—30 °С, оптимум pH 5,4—6,3.

Виды *Acetobacter* выявлены на цветках, фруктах, медоносных пчелах, в виноградном и пальменном вине, кефире, огородной почве, канализационной воде. Вызывают розовую болезнь плодов ананаса, загнивание плодов яблоны и груши.

Типовой вид: *Acetobacter aceti* (Pasteur 1864) Beijerinck 1898.

Состоит из 4 видов. Патогенные свойства для растений обнаружены у одного вида.

Как правило, растут на глюкозо-дрожжевом агаре, на маннитном агаре, этанольной среде, растворяя кальций, образуя зоны до 12 мм. Колонии округлые, плоские или выпуклые, диам. не более 3 мм. [107, 210, 218]

Acetobacter liquefaciens Ley, Swings and Gossele 1984.

Син.: *Gluconoacetobacter liquefaciens* Asai 1935, *G. liquefaciens* De Ley, *Acetobacter aceti* subsp. *liquefaciens* De Ley and Frateur 1974.

Возбудитель розовой болезни плодов ананасов и кожуры яблок.

Палочки, иногда почти кокковидные, искривленные, подвижны при помощи преимущественно перитрихально, латерально или полярно расположенных жгутиков, грамтрицательны.

На глюкозо-дрожжевом агаре образует водорастворимый коричневый пигмент, 5-кетоглюкуроновую кислоту и 2,5-дикетоглюкуроновую кислоту. Усваивает этанол, Na-ацетат, но не дульцит. Не растет

в присутствии 10 % этанола. На среде с маннитом большинство штаммов усваивает азот из L-глицина, L-треонина, L-триптофана и особенно L-аспарагина, L-глутамина. Большинство штаммов растет на пропаноле, этанолдиоле, глицерине, мезо-эритритоле, D-маннитоле, D-галактозе, D-фруктозе, D-глюкозе, D-глюконате кальция, L-глицерате кальция и D-L-лактате натрия. Используют минеральный азот NH_3 без добавления в среду факторов роста.

Бактерии образуют каталазу, кальцийлактооксидазу. Не восстанавливают нитраты. Не растут на метаноле, дульците, L-сорбозе, Na-малонате. Хороший рост при 28 °C; при 34 и 37 °C растут не все штаммы.

Семейство *Pseudomonadaceae* Winslow, Broadhurst, Buchanan Krumwiede, Rogers and Smith 1917

Типовой род: *Pseudomonas* Migula 1894. Прямые или изогнутые палочки, подвижны посредством 1 или нескольких полярных жгутиков, грамотрицательны, хемоорганотрофы. Строгие аэробы. Метаболизм дыхательный. Растут при температуре 4—43 °C.

Семейство включает 4 рода: *Pseudomonas*, *Xanthomonas*, *Frateri*, *Zoogloea*, из них фитопатогенными являются бактерии рода *Xanthomonas*, часть видов рода *Pseudomonas*. Из рода *Frateri* известно лишь несколько фитопатогенных штаммов, выделенных из лилии и плодов малины в Японии.

Род *Pseudomonas* Migula 1894

Типовой вид *Pseudomonas aeruginosa* (Schroeter 1872) Migula 1900.

В род *Pseudomonas* входит большая распространенная в природе группа бактерий, большинство видов которой — сапрофиты, являющиеся обитателями почвы, водоемов и других мест, где им принадлежит огромная роль в минерализации органических веществ. Среди видов рода *Pseudomonas* есть очень вредоносные фитопатогены и патогены животных. Роль фитопатогенных псевдомонад в этиологии бактериальных заболеваний за последние годы значительно увеличилась.

Для фитопатогенных псевдомонад характерно большое сходство морфологических, культурально-биохимических свойств, антигенной структуры; у них часто отмечается отсутствие видовой специфичности.

В род *Pseudomonas* включены 93 вида, из них 23 фитопатогенных.

Бактерии рода *Pseudomonas* (факультативные паразиты, сапрофиты) хорошо растут на искусственных средах с добавлением солей аммония, нитратов в качестве источников азота и простых органических веществ в качестве источников углерода и энергии. Только некоторые виды (*P. maltophilia*, *P. diminuta*, *P. vesicularis* и некоторые др.) требуют добавления органических факторов роста (метионина, пантотеновой кислоты, биотина). Они являются хемоорганотрофами, представляют собой палочки размером 0,5—1,0 × 1,5—5,0 мкм. Многие виды рода способны накапливать поли-β-оксималяную кислоту в качестве запасного вещества.

Фитопатогены рода *Pseudomonas* на КА образуют небольшие голубовато-серые прозрачные колонии с ровным или слабо волнистым краем. Центр колонии уплотнен и несколько приподнят. Колонии блестящие, гладкие, реже шероховатые (рис. 2.1). Бактерии подвижны посредством 1 или нескольких полярных жгутиков (рис. 2.2), редко неподвижны (вид *P. mallei*). Расположение пили или фимбрий — полярное (*P. aeruginosa*, *P. solanacearum*) или перитрихальное (*P. ceratiae*). Пили являются рецепторами для фагов, помогают хозяину «атаковать»

клеточную поверхность, способствуют фагоцитозу. Аэробы, тип метаболизма строго дыхательный. Не образуют ксантомонадин. Большинство, если не все, не растут при низких значениях pH (4,5). Оксидазо-вариабельны, каталазоположительны. Некоторые виды — факультативные хемоолиготрофы, способные использовать H_2 или CO в качестве источника энергии.

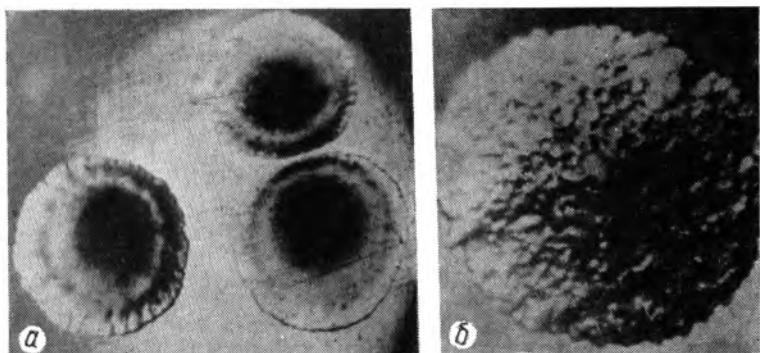


Рис. 2.1. Колонии бактерий рода *Pseudomonas*

а — S-форма; б — диссоциирующая культура

В род входят как пигментные, так и апигментные виды. Наиболее распространены пигменты флюоресцеин и пиоцианин. Флюоресцирующий пигмент обильно накапливается в среде с низким содержанием железа. Усилить флюоресценцию можно применением УФ-излучения, при этом наблюдается гамма цветов от белого до зеленовато-голубого.

В отличие от сапрофитов рода *Pseudomonas*, которые образуют различные пигменты, часто имеющие диагностическое значение (*P. aeruginosa* — сине-зеленый или красно-коричневый пиоцианин; *P. aeruginosa* — ярко-оранжевый) пигментообразование у фитопатогенных бактерий названного рода может быть лишь дополнительным признаком, по которому их группируют по скорости образования пигмента и его интенсивности. Основными пигментами фитопатогенов рода *Pseudomonas* является желто-зеленый флюоресцеин и коричневые пигменты. Последние, скорее всего, принадлежат к большой группе меланиновых пигментов. Для вида *P. alliiicola* образование коричневого пигмента может служить одним из дифференциальных критериев.

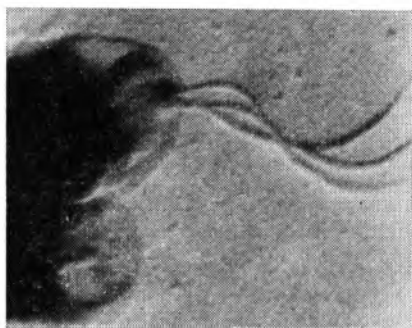


Рис. 2.2. Электронная микроскопия бактерий рода *Pseudomonas*

Клеточная стенка — важный и обязательный структурный элемент клетки (исключение микоплазмы и L-формы). Бактерии рода

Pseudomonas имеют клеточную стенку, типичную для грамотрицательных бактерий. На нее приходится 5—50 % сухих веществ клетки. Строение и химический состав клетки постоянны для видов и поэтому являются важными таксономическими признаками. У грамотрицательных прокариот строение клеточной стенки намного сложнее, чем у грамположительных. Они имеют многослойную клеточную стенку. В ее состав входит большее число различного типа макромолекул, при этом пептидогликан присутствует только в клеточной стенке, придавая ей необходимую жесткость. У грамотрицательных бактерий содержание пептидогликана значительно меньше, чем у грамположительных (1—10 и 50—90 % соответственно).

Важным компонентом клеточной стенки бактерий рода *Pseudomonas* является липополисахарид, который играет функциональную роль в патогенности, токсигенности, иммуногенности бактерий.

Для дифференциации фитопатогенов, условных патогенов и сапрофитов следует использовать следующие тесты: оксидазную активность, отношение к солям ТТХ, рост в присутствии некоторых аминокислот (валин, орнитин, тирозин), иммунные сыворотки к фитопатогенам, реакцию сверхчувствительности (рис. 2.3). Фитопатогены не имеют общих антигенных комплексов с сапрофитами.

Дифференциальным признаком для видов *Pseudomonas syringae* pv. *lachrymans*, pv. *tabaci*, pv. *phaseolicola*, pv. *pisi*, pv. *mosbrunorum* также является рост в среде с винной кислотой, которую перечисленные виды усваивают, в отличие от остальных.

Такие признаки, как наличие каталазы, протеопектиназы, тирозиназы, а также гидролиз жиров, пигментообразование (за исключением *P. alliicola*), не являются диагностическими, а служат лишь характеристикой бактерий.

Фитопатогены рода *Pseudomonas* могут вызывать у растений пятнистости, некрозы, опухоли, гнили, которые обусловлены изменением метаболизма в растительных клетках под влиянием веществ, выделяемых патогенами. К таким веществам относятся ферменты, гормоны, токсины. Среди факторов патогенности ведущими считаются специфические структуры бактериальной поверхности (антигены) и токсины. Доказано участие многих ферментов фитопатогенных псевдомонад в развитии инфекции. Гнили продуцируются в основном нефлюоресцирующими псевдомонадами (*P. ceratiae*, *P. caryophylli*, *P. gladioli*). Они обусловлены активностью пектинолитических ферментов и целлюлаз. Патовары *P. syringae* (*syringae*, *tabaci*, *phaseolicola*, *glycinea*, *tomato* и др.) продуцируют фитотоксины, способные вызывать хлороз у чувствительных растений. *P. syringae* pv. *phaseolicola*, возбудитель ореольной или угловатой пятнистости бобовых, продуцирует несколько токсинов, из которых наиболее изучен фазеолотоксин.

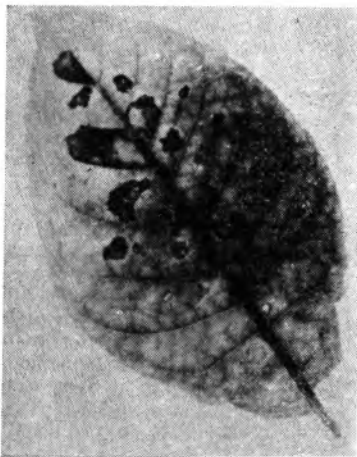


Рис. 2.3. Реакция сверхчувствительности на листьях табака при инокуляции их фитопатогенными бактериями рода *Pseudomonas*

Высокая концентрация растительного гормона 3-индолилуксусной кислоты, продуцируемой *P. syringae* pv. *savastanoi*, как предполагают, является причиной образования опухолей у растений семейства маслиновых.

Выдвинута гипотеза о циркадных ритмах устойчивости растений к бактериальной инфекции. Она подтверждена в опытах на табаке, огурцах, фасоли и некоторых других растениях при искусственном их заражении. Оказалось, что ночью растения наиболее устойчивы к инфекции. Степень восприимчивости зависит от вида и физиологического состояния листьев растений. Высокая восприимчивость в течение суток наблюдается между 10—13 и 15—17 ч.

Основным местом обитания фитопатогенных псевдомонад являются больные растения. В почве, вне растительных остатков они быстро погибают в результате действия антагонистов. Исключение составляет *P. solanacearum*, которая хорошо сохраняется в почве на глубине 10—75 см.

Взаимоотношения бактерии и растения сложные, фитопатогены не всегда вызывают патологические изменения у растения-хозяина. Они могут находиться на растении в качестве эпифитов. Некоторые эпифитные псевдомонады являются потенциальными патогенами, например *P. viridiflava*.

Сапрофитные флюоресцирующие псевдомонады — обычные обитатели почвы, ризосферы растений, где они могут оказывать стимулирующее действие на рост растений и угнетающее на патогенные для растений микроорганизмы. *P. fluorescens* преобладает в ризосфере пшеницы, *P. maltophilia* — в ризосфере капусты, рапса, горчицы, кукурузы, свеклы. Это, вероятно, обусловлено выделением корнями перечисленных растений серосодержащих аминокислот, необходимых для роста названного возбудителя.

Фитопатогенные бактерии могут входить в состав нормальной микрофлоры кишечного тракта насекомых, которые в некоторых случаях являются резервуарами и переносчиками возбудителей заболеваний растений. Есть данные о том, что фитопатогенные бактерии рода *Pseudomonas* при определенных условиях вызывают заболевания и гибель насекомых. [4, 7, 11, 12, 14, 16—18, 25, 27, 28, 32, 35—37, 39, 43, 45, 47—49, 52, 56, 57, 61, 64—66, 69, 74, 77—80, 82, 83, 85, 92, 97, 98, 101—105, 112—114, 117, 122, 125, 129, 130, 138, 141, 142, 145—147, 152, 155—157, 160, 163, 167, 168, 170, 171, 173, 174, 178, 179, 181, 182, 184, 187, 190, 197, 202, 206, 208, 210—213, 217, 220]

Pseudomonas aeruginosa (Schroeter 1872) Migula 1900

Син.: *Bacterium aeruginosum* Schroeter 1872, *B. aeruginum* Cohn 1872, *B. pyocyaneum* (Zopf) Lehmann и Neumann 1896, *Micrococcus pyocyaneus* Zopf 1884, *Bacillus aeruginosus* (Schroeter) Trevisan 1885, *B. fluorescens* Crook-Shank 1890, *B. pyocyaneus* (Zopf), Flügge 1886, *B. vendrelli* Lasseur et al., 1944, *Pseudomonas pyocyanea* (Zopf), Migula 1895, *P. polycolor* Clara, 1930. *P. vendrelli* Mrazec et al. 1946, *Chlorobacterium lactis* Guillobeau 1890.

Типовой вид; сапрофит, условно патогенный для растений, человека, животных, насекомых.

Палочки размером $0,5—0,7 \times 1,5—3,0$ мкм, подвижны посредством жгутика, грамтрицательны, продуцируют различные пигменты — пиоцианин, пиорубин, флюоресцин и др. Не образуют каротиноиды, хлорофилл, феназин, желто-оранжевые пигменты. Имеются штаммы, продуцирующие меланиноподобный пигмент. Частое выделение меланинообразующих штаммов из ран онкологических больных дало основание предположить их взаимосвязь со злокачественными образованиями.

Оксидазоположительны, не образуют леван при росте на сахарозе, разжижают желатин, не гидролизуют крахмал, не образуют лецитиназу, не растут при 4 °С, растут при 41 °С, денитрификаторы. Не продуцируют H₂S и индол. Не способны аккумулировать внутриклеточно поли-β-оксibuтират в качестве запасного источника углерода. Имеют аргининдигидролазную систему ферментов, отличаются ароматообразованием.

Вид, гетерогенный по ряду свойств. На твердой среде образует 2 типа колоний: большие, гладкие с приподнятым центром, ровным краем и маленькие, шероховатые, выпуклые. Второй тип колоний выделен из естественных источников, в отличие от первого, полученного из клинического материала. Превращение больших колоний в малые наблюдается часто, в то время как обратное превращение встречается чрезвычайно редко.

Некоторые штаммы *P. aeruginosa* из клинического материала оказались сильно патогенными для сельдерея, салата, картофеля и др. Они вызывают гниль инокулированных растений. Наиболее чувствительна морковь. Существует корреляция между наличием пиоцианина и способностью вызывать гниль растений. *P. aeruginosa* при хранении лука может вызывать внутреннюю бурую гниль, а также быть причиной размягчения ткани в области шейки луковицы, поражать цветочные культуры.

Не имеет широкого распространения в качестве фитопатогена. Высокопатогенна для людей и насекомых.

Распространение: повсеместно.

Pseudomonas caryophylli (Burkholder 1942) Starr and Burkholder 1942

Возбудитель вилта гвоздики.

Палочки размером 0,35—0,95 × 1,05—3,18 мкм, подвижны, грамотрицательны. Колонии округлые, гладкие с ровными краями. Не образуют индол и H₂S, восстанавливают нитраты. Оптимальная температура роста 30 — 33 °С, максимальная 41, минимальная 4 °С. Не образуют слизь в минеральной среде с 2—4 % сахарозы. Единичные штаммы образуют лецитиназу и гидролизуют твин 80; один штамм нуждается в ростовых факторах.

Образуют внутриклеточно поли-β-оксibuтират в качестве запасного источника углерода, разжижают желатин, не гидролизуют крахмал, денитрификаторы. Оксидазоположительны. Имеют аргининдигидролазную систему ферментов. Штаммы вида могут образовывать способные к диффузии желто-зеленые нефлюоресцирующие пигменты; образуют газ в анаэробных условиях в сложной среде, содержащей нитраты.

P. caryophylli вызывает некрозы и вилт гвоздики. Листья больных растений становятся сероватыми, затем желтеют, гвоздика увядает и погибает. Желтые полосы могут появляться на стеблях. Корни разрушаются. Способна вызывать гниль ломтиков лука, подобно *P. seipacia* и *P. marginata*.

Бактерия является карантинным объектом для СССР.

Распространение: США.

Pseudomonas seipacia (Burkholder 1950) Palleroni and Holmes 1981

Возбудитель бактериоза лука, сапрофит.

Палочки размером 3,2—1,6 × 1,0—0,8 мкм, не растут при 4 °С. Температурный максимум роста для некоторых штаммов 41 °С, оптимум 30—35 °С. Оксидазоположительны, образуют слизь при росте на сахарозе, не гидролизуют крахмал, гидролизуют твин 80. Способны аккумулировать поли-β-оксимасляную кислоту в качестве источника углерода. Не содержат аргининдигидролазу, не денитрификаторы.

Штаммы могут продуцировать различного цвета нефлюоресцирующие пигменты.

Отличается от других видов составом жирных кислот клеточной стенки, который представлен в основном миристиновой, 3-оксимиристиновой и 3-оксипальметиновой кислотами.

Характерно также наличие в мембранах производных тритерпена, которые по размерам и ряду свойств подобны стеролам эукариот.

Штаммы *P. cichorii* выделены из гнилого лука, почвы, воды, клинического материала. Вид является условно патогенным для человека, его обычно связывают с различного типа инфекциями.

Распространение: повсеместно. Фитопатогенные штаммы выделены в США.

Pseudomonas cichorii (Swingle 1925) Stapp 1928

Син.: *Phytomonas cichorii* Swingle 1925, *Ph. endiviae* (Kotte) Clara 1934, *Bacterium cichorii* (Swingle) Elliott 1930, *B. formosanum* Okabe 1935, *Pseudomonas endiviae* Kotte 1930.

Возбудитель бактериоза цикория.

Палочки размером $0,8 \times 1,2$ — $3,5$ мкм, одиночные или парные, имеют капсулу, подвижны посредством более одного жгутика, грамотрицательны.

На мясном агаре образуют серо-белые колонии, округлые, приподнятые, со слабо волнистыми краями.

Не накапливают поли- β -оксибутират в качестве источника углерода, имеют флюоресцирующий пигмент, не обладают аргининдигидролазной системой.

Не продуцируют феназиновый, желтый или оранжевый пигменты. Не образуют леван на среде с сахарозой. Не разжижают желатин, не имеют липазы, не способны к денитрификации, продуцируют лецитиназу. Нитраты не восстанавливают, не образуют H_2S и индол, крахмал не гидролизуют. Не растут при $4^\circ C$, оптимальная температура роста $30^\circ C$. Использует большое количество органических веществ в качестве источника углерода.

P. cichorii патогенна, главным образом, для различных видов цикория, но встречается и на салате латуке, дельфиниуме (живокость). Получены положительные результаты при искусственном заражении многих растений. Для цикория характерна внутренняя гниль желто-оливкового цвета, главным образом, для молодых внутренних листьев. На листьях могут развиваться темно-коричневые до черных некротические пятна.

Распространение: заболевание обнаружено в Америке, Германии, на Тайване.

Pseudomonas fluorescens (Trevisan 1889) Migula 1895

Син.: *Bacillus fluorescens liquefaciens* Flugge 1886, *B. fluorescens* Trevisan 1889, *Pseudomonas fluorescens* Migula 1895, *Bacterium fluorescens* (Trevisan) Lehmann and Neumann 1896, *Liquidomonas fluorescens* (Trevisan) Orla-Yensen 1909.

Условный патоген, вызывающий при определенных обстоятельствах заболевания у ряда растений, широко распространенная апрофитная бактерия.

Палочки размером $0,7$ — $0,8 \times 2,0$ — $3,0$ мкм, подвижны посредством более одного жгутика, не образуют хлорофилла, желто-оранжевых пигментов, оксидазоположительны, разжижают желатин, не гидролизуют крахмал, не растут при $41^\circ C$, оптимальная температура роста 25 — 30 , минимальная $4^\circ C$, используют трегалозу. Не требуют факторов роста; строгие аэробы, за исключением штаммов, способных к денитрификации, которые могут расти в анаэробных условиях в среде с нитратами. Штаммы могут использовать 60 — 80 различных источников угле-

рода. Не накапливают поли-β-оксибутират в качестве запасного источника углерода, большинство штаммов продуцируют флюоресцирующий пигмент. Имеют аргининдигидролазную систему, не содержат лизиндекарбоксилазу, орнитиндекарбоксилазу, амилазу, не усваивают целлобиозу, салицин, гликолевую кислоту. Гетерогенный вид.

Флюоресцирующие псевдомонады способны вызывать при определенных условиях мягкую гниль ряда растений: моркови, капусты, сельдерея, лука, салата, картофеля, цикория и некоторых других.

Наряду с другими видами бактерий рода *Pseudomonas* принимают участие в комплексных патологических процессах, которые приводят к загниванию стеблей озимой пшеницы. Штаммы *P. fluorescens* выделены в качестве возбудителей мягких гнилей калл и гиацинтов. Проверка патогенности культуры показала, что она является слабовирулентной по сравнению с основным возбудителем из рода *Ergwinia*.

Обнаружена также мягкая гниль корнеплодов сахарной свеклы в кагатах. Штаммы, обладающие фитопатогенными свойствами, разделили на 3 патовара: *P. marginalis* pv. *marginalis*, *P. m.* pv. *alfalfae*, *P. m.* pv. *pastinaceae*. На каллах заболевание не сопровождается активным образованием слизи, а некрозом или локализованной мацерацией инфицированного участка. *P. fluorescens* является причиной увядания цикламенов, гнили их луковиц. Заболевание проявляется в постепенной потере тургора листьями, ткань луковиц желтеет, затем становится черно-бурой, однако остается твердой до полной гибели растения. Листья засыхают, растение погибает. *P. fluorescens* может вызвать также гниль тюльпанов, нарциссов, герберы.

Вредоносен бактериоз корней рапса, чаще озимого, вызываемый *P. fluorescens* Migula var. *napi* Peresypkin и *Xanthomonas campestris* pv. *campestris*. Урожайность растения в результате заболевания может снижаться на 30—40 %. Возбудители бактериоза образуют L-формы, которые вызывают заболевания рапса в естественных условиях.

Pseudomonas fluoro-violaceus

Возбудитель гнили калл, герберы, ирисов; условный патоген.

Палочки $0,6 \times 1 - 2$ мкм, подвижны при помощи полярных жгутиков, грамтрицательны. На КА образуют серовато-белые колонии, округлые, с уплотненным приподнятым центром и прозрачным неровным краем. На МПА колонии блестящие, серые, с конусовидным центром и волнистым прозрачным краем. Бактерии вызывают помутнение МПБ с образованием пленки. Растут при 4 °C, не растут при 42 °C. Образуют на среде Кинг А фиолетовый пигмент, экстрагируемый хлороформом, флюоресцирующий пигмент при росте на среде Кинг Б, бульоне, желатине, молоке. Молоко пептонизируют, желатин разжижают, индол и H_2S не образуют, нитраты не восстанавливают, NH_3 не образуют. Лакмусовую сыворотку редуцируют, а затем подщелачивают. Бактерии ферментируют (с образованием кислоты) глюкозу, ксилозу, арабинозу, фруктозу, маннозу, трегалозу, глицерин, маннит, целлобиозу, раффинозу, сорбит, адонит, инозит. Не ферментируют лактозу, сахарозу, рамнозу, дульцит, салицин. Образуют левансахаразу и лецитиназу. Используют аммиачные и нитратные формы азота, анаэробно расщепляют аргинин.

Особенностью вида является синтез розово-фиолетового, диффундирующего в среду пигмента. Оптимальным источником углерода для биосинтеза фиолетового пигмента является глицерин. Пигмент образуется на твердых и жидких средах — имеет свойства индикатора: в кислой среде он желтый, в нейтральной — фиолетовый. Пигмент обладает слабой антибиотической активностью.

При бактериальной гнили калл наблюдается ослизнение основания листьев и образование на их черешках черно-бурых пятен, которые

быстро увеличиваются и превращаются в длинные полосы. Пораженные листья повисают у основания стебля. Здоровые листья приобретают хлоротическую окраску и постепенно засыхают. Корневища гнивают полностью, превращаясь в кашецепоподобную массу с неприятным запахом.

Выделяется совместно с *E. carotovora* subsp. *carotovora* из пораженных калл, ирисов, герберы. Реакция сверхчувствительности на табак отрицательна, что говорит об условной патогенности. Бактерии вызывали в слабой степени гниль плодов томатов, фасоли, гороха, мацерировали ломтики картофеля и моркови. Возбудитель изолирован также из ризосферы ряда сельскохозяйственных растений (озимой пшеницы, свеклы, клубники, люцерны).

Распространение: обнаружена на каллах, ирисах, гербере в цветоческих хозяйствах Белоруссии. Бактериоз широкого распространения не имеет.

***Pseudomonas gladioli* Severini 1913**

Син.: *Bacterium gladioli* (Severini) Elliott 1930, *Bacterium marginatum* Mc-Culloch 1921, *Phytomonas gladioli* (Severini) Magrou, 1937, *Ph. marginata* (Mc-Culloch) Bergey et al. 1923, *Ph. alliicola* Burkholder 1942, *Pseudomonas marginata* (Mc-Culloch) Stapp 1928, *P. alliicola* Starr and Burkholder 1942.

Возбудитель бактериоза гладиолусов, ирисов, лука, моркови.

Палочки $0,8 \times 2,0$ мкм., грамтрицательны, подвижны, оксидазоположительны. Образуют нефлюоресцирующий желто-зеленый пигмент, слизь при росте на сахарозе. Не требуют факторов роста, разжижают желатин, не гидролизуют крахмал, образуют лецитиназу, гидролизуют твин 80. Не растут при 4°C , растут при 41°C . Оптимальная температура роста $30-35^{\circ}\text{C}$. Вид использует 78 из 136 различных источников углерода. Не утилизирует лактозу, мальтозу, рамнозу, использует в качестве источника углерода соли *D*-винной кислоты, не использует леулилат, 2, 3-бутилен гликоль, триптамиин, α -амиламин, соли *m*-оксибензойной кислоты. Накапливает внутриклеточно поли- β -оксибутират в качестве запасного источника углерода, не имеет аргининдигидролазную систему, не способен к денитрификации.

Возбудитель вызывает мягкую гниль чаще всего клубней гладиолусов. Листья начинают усыхать с верхушки. Появляется желтизна вдоль края листа. Серо-черные пятна образуются у основания листьев, при сильном поражении растение ломается у основания. Желтые или красноватые вдавленные пятна развиваются на клубнях, которые становятся вялыми, из них выделяется желто-коричневая масса. Поражаются молодые и старые клубни.

При поражении ирисов на листьях, ближе к основанию, могут появляться слабо приподнятые мелкие пятна красно-коричневого цвета. Затем пятна увеличиваются, вдавливаются. Обычно пораженная ткань сухая, но в случае повышенной влажности можно наблюдать поражение типа мягкой гнили. При сильном поражении растения погибают. На клубнях появляются желтые водянистые округлые пятна, которые затем становятся коричневыми, почти черными, увеличиваются, приобретая неправильную форму. Клубни становятся ломкими, выделяют клейкий эксудат. Заболевание вызывает также гниль стебля. Возбудитель сохраняется в клубнях, и, таким образом, клубни являются источником заражения в новом сезоне.

При поражении лука *P. gladioli* pv. *alliicola* внутренние слои становятся мягкими. На ранней стадии заболевания растение выглядит внешне здоровым. Особенно сильно проявляется болезнь в период образования и созревания семян. Основным ее симптомом является появление в нижней части стрелки удлиненных пятен желто-бежевого цвета,

ватем ткань стрелки ослизняется, легко снимается, внутренние ткани превращаются в кашеподобную массу. Стрелки ломаются, падают. Семенные головки на таких стрелках часто вообще не образуются. Свыше 16 % образовавшихся семян являются больными.

Заболевание вредоносное, поражает до 14,5 % вегетирующих растений.

Растениями-хозяевами являются гладиолусы, ирисы, лук, морковь.

Распространение: Северная и Южная Америка, Европа, на Гавайях, в Австралии.

***Pseudomonas lupini* Beltjкова et Koroljova**

Возбудитель бурой бактериальной пятнистости люпина.

Полиморфные палочки размером $0,4 - 0,7 \times 1,2 - 2,5$ мкм, имеют капсулу, подвижны посредством 3—7 полярных жгутиков, оксидазоотрицательны. На КА колонии серовато-белые, блестящие, плоские, центр плотный, края неровные. На МПБ бактерии вызывают умеренный рост, флюоресценцию, образуют осадок. Молоко пептонизируют, желатин разжижают, не образуют индол и H_2S . Крахмал не гидролизуют. Образуют кислоту из глюкозы, фруктозы, галактозы, маннозы, сахарозы, раффинозы, маннита, глицерина, арабинозы, ксилозы, рамнозы. Не образуют кислоту из салицина, трегалозы, мальтозы, лактозы, декстрина, инулина, дульцита.



Рис. 2.4. Бактериоз бобов люпина

Из бактериозов люпина наиболее распространенной является бурая бактериальная пятнистость. Возбудитель поражает взрослые растения, всходы, семена. На стеблях всходов появляются запавшие пятна бежево-рыжего цвета. Они увеличиваются, охватывают стебель со всех сторон, в месте поражения образуется перетяжка, со временем растение погибает. На семядолях образуются маслянистые пятна — язвы коричневого, бежевого цвета. На стеблях взрослых растений можно наблюдать мелкие запавшие маслянистые коричневые пятна, вытянутые вдоль стебля. Затем пятна достигают дл. 1 см и более. На листьях развиваются мелкие маслянистые коричнево-бежевые пятна, которые имеют неправильную форму, подсыхая, становятся прозрачными в проходящем свете.

На бобах характерны мокнувшие темно-зеленые или бурые пятна (рис. 2.4). Вокруг них часто появляется более темного цвета кайма. Створки боба с внутренней стороны также имеют поражения. Больные семена мелкие, щуплые, бурые или буро-коричневые с рыжеватым оттенком.

Пораженность растений составляет 0,1—43 %.

При искусственном заражении озимой и яровой пшеницы, ячменя и ржи на листьях образуются мелкие пятна. *P. lupini* оказалась патогенной для фасоли, сои, гороха, кормовых бобов, нута; слабо патогенной для чины, клевера, донника, чечевицы, эспарцета.

Распространение: УССР.

Pseudomonas solanacearum (Smith 1896) Smith 1914

Син.: *Bacillus solanacearum* E. F. Smith 1896, *B. nicotianae*, Uyeda 1904, *B. sesami* Malkoff 1906, *B. musae* Rorer 1911, *B. musarum* Leman 1921, *Bacterium solanacearum* Chester 1898, *Phytomonas solanacearum* (E. F. Smith) Bergey et al. 1923, *Ph. ricini* Archibald 1927), *Erwinia nicotianae* (Uyeda) Bergey et al. 1923, *Xanthomonas solanacearum* (E. F. Smith) Dowson 1943.

Возбудитель широко распространенного бактериального увядания многих экономически важных сельскохозяйственных культур.

Палочки $0,5 - 0,7 \times 1,5 - 2,5$ мкм, подвижны, неспороносные, оксидазоположительны, не образуют лецитиназу, леван из сахарозы, не разжижают желатин, не гидролизуют крахмал. Утилизируют ряд веществ в качестве источника углерода, аккумулируют поли- β -оксибутират в качестве резервного источника питания. Не растут при 40°C , аргининдигидролазная система отсутствует, денитрификаторы. Образует на КА серо-белые колонии, круглые блестящие, гладкие, с ровными краями, в молодом возрасте более прозрачные, слизистые, приподнятые. Часто через небольшой период времени после посева колонии *P. solanacearum* начинают темнеть из-за образования различных оттенков коричнево-черного пигмента. На некоторых средах, например на среде ТТХ, бактерия образует колонии нескольких типов.

Существует корреляция между патогенностью *P. solanacearum* и видом колоний на среде с ТТХ.

Оптимальная температура роста $27-37^\circ\text{C}$.

Культура лизогенна, выделены фаги, отмечена специфичность бактериофага *P. solanacearum*.

Особенностью *P. solanacearum* является быстрая потеря вирулентности и жизнеспособности в лабораторных условиях. Образование пигмента часто связывают с потерей вирулентности.

Заболевание, вызываемое данным возбудителем, характеризуется сходными симптомами проявления на различных растениях. Болезнь носит сосудистый характер, вызывает увядание растений, часто внезапное, листья желтеют, сморщиваются и обвисают, можно наблюдать покоричневение жилок, коричневые полосы на стеблях. Причиной увядания являются не только нарушения водного тока, но и действие токсинов, выделяемых *P. solanacearum*.

При поражении клубней картофеля на разрезе видны потемневшие сосудистые пучки. Сосудистое кольцо клубня имеет серый или бурый цвет. При разрезе больного клубня вытекает слизь грязно-белого цвета. При другом заболевании картофеля, тоже с признаками кольцевой гнили (возбудитель *Cornebacterium sepedonicum*), сосудистое кольцо клубня имеет желтый цвет. Характерно, что у загнивающего изнутри картофеля корковый слой сохраняется очень долгое время неповрежденным.

Бактериоз на табаке начинает проявляться с момента увядания 1—2 листьев во время дневной жары. Часто увядают листья только с одной стороны ветки. Если заболевание протекает вяло, листья становятся светло-зелеными, затем желтыми. Появляются некрозы между жилками, по краям листьев. Если условия благоприятствуют заболеванию, растения табака приобретают симптомы вилта в течение нескольких дней. Быстро проявляется бактериальное увядание и у баклажанов. При этом на устойчивых к вилту сортах баклажанов может увянуть только 1 ветка. На садовом бальзамине образование дополнительных корней является главным симптомом болезни.

При слабом проявлении заболевания у земляного ореха происходит пожелтение листьев. При сильном — ветки увядают, чернеют, после чего растение часто погибает. Может также наблюдаться гниль корней. У перца листья медленно желтеют, закручиваются, а затем опадают. Диагностическим признаком заболевания является появление слизистой тягучей массы черешка, стебля, клубня и т. п.

При поражении бананов (болезнь Моко) наблюдается низкорослость растений, увядание отрастающих побегов, уродливость гроздьев плодов, их почернение и загнивание, увядание и гибель всего растения. У подсолнечника возбудитель вызывает пятнистость листьев, затем их увядание и засыхание. Черешки и стебли могут ослизняться. Степень поражения вилтом зависит от сроков заражения растения, степени его устойчивости к возбудителю и климатических условий. Инкубационный период для молодых растений обычно равен 5—6 сут, для более старых растений 20—30 сут.

Источниками инфекции являются больные растения, семена, сорная растительность. В отличие от большинства фитопатогенных бактерий, возбудитель бактериального увядания выживает в почве и воде, сохраняя в ней жизнеспособность длительное время. В распространении вилта могут принимать участие насекомые.

В настоящее время нет единого мнения относительно распространенности и вредоносности возбудителя бактериального увядания в СССР. Так как заболевание вредоносно, широко распространено на различных культурах и имеет особенности проявления в различных климатических зонах, исследователи часто давали ему различное название: бактериальное увядание, вилт, слизистый бактериоз, коричневая гниль и многие др.

Заболевания очень вредоносны. Потери урожая отдельных культур могут достигать 50—100 %; до 25 % урожая земляного ореха на Яве, 20—22 % урожая перца в Индии, до 75 % урожая картофеля в США. В отдельные годы возникала опасность полной гибели табака в ряде стран Центральной и Южной Америки.

P. solanacearum имеет широкий спектр хозяев, поражает до 200 видов растений различных семейств, особенно чувствительны к нему пасленовые (картофель, томаты, табак, баклажаны и т. д.).

Распространение: в тропиках, субтропиках, а также в районах с высокими температурами и влажностью, а именно: в Северной и Южной Америке, Европе, Азии, Африке, Австралии, Новой Зеландии, на Филиппинах. Имеются сообщения о наличии данного заболевания и в областях с умеренным климатом.

Pseudomonas syringae van Hall 1902

Син.: *Bacterium syringae* (Van Hall) E. F. Smith 1905, *B. cerasi* (Griffin) Elliott 1930, *B. citrarefaciens* Lee 1917, *B. citriputeale* C. O. Smith 1913, *B. hibisci* Nakata and Takimoto 1923, *B. holci* Kendrick 1926, *B. matthiolae* Briosi and Pavarino 1912, *B. spongiosum* (Aderhold and Ruhland) Elliott 1930, *B. trifoliorum* Jones et al. 1923, *B. utiformica* (Clara) Burgwitz 1935, *B. vignae* Gardner and Kendrick 1923, *B. viridifaciens* Tisdale and Williamson 1923, *Bacillus cerasus* (Griffin) Holland 1920, *B. spongiosus* Aderhold and Ruhland 1905, *Phytophthora syringae* (van Hall 1902) Bergey, Harrison, Breed, Hammer and Hulton 1930, *Ph. cerasi* (Griffin) Bergey et al. 1930; *Ph. citriputeale* (C. O. Smith) Bergey et al. 1930, *Ph. cerasi* var. *prunicola* (Wilson) Bergey et al. 1939, *Ph. hibisci* (Nakata and Takimoto) Bergey et al. 1930, *Ph. holci* (Kendrick) Bergey et al. 1930, *Ph. matthiolae* Briosi and Pavarino Bergey et al. 1930, *Ph. prunicola* Wormald 1930, *Ph. spongiosa* (Aderhold and Ruhland) Magrou 1937, *Ph. trifoliorum* (Jones et al.) Burkholder 1926, *Ph. utiformica* Clara 1934, *Ph. vignae* (Gardner and

Kendrick) Bergey et al. 1923, *Ph. vignae* var. *leguminophila* Burkholder, 1930, *Ph. viridifaciens* (Tisdale and Williamson) Bergey et al., 1925, *Pseudomonas barkeri* (Berridge 1924) Clara 1934, *P. cerasus* Griffin 1911, *P. citrarefaciens* (Lee 1917) Stapp 1928, *P. citriputalis* (C. O. Smith) Stevens 1925, *P. cerasi* var. *prunicola* Wilson 1933, *P. hibisci* (Nakata and Takimoto, 1923) Stapp 1928, *P. holci* Kendrick 1926, *P. prunicola* Wormald 1930, *P. punctulans* (Bryan 1933) Savulescu 1947, *P. rimaefaciens* Koning 1938, *P. spongiosa* (Aderhold and Ruhland 1905) Braun 1927, *P. tonelliana* (Ferraria 1926) Burkholder 1948, *P. trifoliorum* (Jones, Williamson, Wolf and McCulloch 1923) Stapp 1928, *Pseudomonas utiformica* Clara 1932, *P. vignae* (Gardner and Kendrick) Stapp, 1928, *P. viridifaciens* Tisdale and Williamson 1923.

Возбудитель болезней ряда растений.



Рис. 2.5. Гидролиз твина 85 бактериями рода *Pseudomonas*: светлые зоны по ходу бактериального штриха

Палочки $0,7—1,2 \times 1,5$ мкм; подвижны посредством более 1 жгутика, грамтрицательны, образуют флюоресцирующий пигмент, оксидазоотрицательны. Поли- β -оксибутират внутриклеточно не аккумулируют, переменны в отношении разжижения желатина, образования лецитиназы и левана, гидролиза твина (рис. 2.5), роста при 4°C . Аргининдигидролазную систему не имеют, не обладают способностью к денитрификации. Штаммы не растут при 41°C , оптимальная температура роста $25—30^{\circ}\text{C}$. Не гидролизуют крахмал, не используют трегалозу, 2-кетоглюконат, герианиол, L-валин, β -аланин. В качестве источника углерода используют много соединений; не утилизируют

D-тарtrato, *L*-лейцин, *L*-тирозин, *L*-триптофан. Существует переменность в потреблении тех или иных веществ. Редкие штаммы требуют факторов роста. Большинство штаммов растет медленно в минеральной среде с источником углерода и относительно медленно в сложной среде. Питательный спектр более узок и более гетерогенен по сравнению с сапрофитными флюоресцирующими псевдомонадами. Индол и H_2S не образуют. На КА или МПА колонии серо-белые, прозрачные, округлые, с уплотненным и чуть приподнятым центром; гладкие, блестящие, с ровными или слабо волнистыми краями.

Сложный вид, состоящий из 41 патовара, различающихся между собой специализацией на растениях-хозяевах.

Первые симптомы болезни на сирени появляются ранней весной в виде коричневых водянистых пятен на листьях и молодых ветках. В дождливую погоду пятна чернеют и увеличиваются в размере. Молодые листья чернеют быстро и полностью, в то время как пятна на более старых листьях увеличиваются медленно. Инфекция на молодых ветках распространяется вокруг ветки, опоясывая ее на несколько см. Стебель выше поражения ломается, и эта часть растения погибает. На более старых ветках пятна распространяются продольно к черешкам, вызывая гибель листьев; ветки остаются живыми. Поражения развиваются также на цветоножке, цветах; цветочные почки могут чернеть. Бактерии поражают, в первую очередь, паренхиму, распространяясь через межклеточное пространство коры, вызывая почернение, а затем

гибель клеток, часто образуя каверны. Инфекция может распространяться через сосудистую систему, вызывая увядание верхних листьев и вдавленность почерневших участков стебля вдоль внутренних очагов поражения.

На citrusовых возбудитель вызывает ожог ветвей и листьев, пятнистость плодов (черная ямка). Болезнь наблюдается только ранней весной и поздней осенью, когда снижается температура и идут дожди (17 °C и ниже). На плодах заболевание чаще всего проявляется при их хранении при низкой температуре.

Заболевание на плодах проявляется в образовании на них коричневых, затем чернеющих пятен диам. 0,6—1,8 см. Поражение не проникает в мякоть плода, ограничивается только кожей. Поэтому здесь вредоносность меньше, чем при заболевании ветвей и листьев. Однако при сильном развитии бактериоза на плодах товарная ценность их значительно снижается. У лимонов чаще поражаются плоды, у апельсиновых деревьев — листья и ветви.

У косточковых плодовых деревьев *P. syringae* pv. *syringae* вызывает бактериальный рак, некроз коры. При бактериальном раке поражаются различные части растения. Распускающиеся почки начинают чернеть, листья на таких побегах тоже чернеют, засыхают, но не опадают. Почки, находящиеся в покое, чернеют и не распускаются. Кроме того, поражаются цветочные побеги, которые чернеют и остаются на ветвях. На плодах образуются пятна. Поражение можно наблюдать на коре старых деревьев; при этом она сморщивается, отслаивается от соседних тканей, образуя углубление, из которого иногда истекает

застывающая камедь, которую не следует путать с более жидким эксудатом, характерным только для ожога плодовых деревьев, вызываемого *Erwinia amylovora*. При интенсивном развитии заболевания отдельные ветви, или даже целое дерево, отмирают.

Для бактериального рака характерна влажная мацерированная ткань древесины, издающая кислый запах, в отличие от бактериозов, вызываемых *Xanthomonas campestris* pv. *pruni*, *Erwinia carotovora*.

На яблонях болезнь проявляется в виде волдырей — подушечек, более светлых, чем окружающая ткань, с последующим отслоением коры и шелушением штамба. Естественная обсемененность плодовых деревьев на Украине составляет 4 %.

P. syringae pv. *syringae* вызывает раково-язвенное заболевание тополя, проявляющееся в образовании узловатых развороченных ран (рис. 2.6) с желтоватым оттенком по краям. Весной в коре появляются многочисленные трещины, из которых выступает бесцветный, позже красно-коричневый эксудат. Раны увеличиваются и окольцовывают ветвь или ствол, приводя их к усыханию. Цветочные почки не раскры-



Рис. 2.6. Раково-язвенное заболевание ветки тополя (естественное проявление)

ваются, или появившиеся сережки приобретают маслянистый темно-коричневый цвет и опадают раньше времени. На листьях развиваются темно- или серо-коричневые непрозрачные некрозы неправильной формы. Особенно чувствительны к данному заболеванию на Украине черный и бальзамический тополя в возрасте 4—8 лет.

Опасное контагиозное заболевание, наносит большой экономический ущерб хозяйствам, обесценивает работы по полезащитному лесоразведению. Особенно вредоносно в Алтайском и Красноярском краях, Приобской лесостепи. Приводит к усыханию до 70—95 % деревьев. Бактериоз яблони является самым опасным и распространенным заболеванием в Приморском крае. Сады там расположены в основном на склонах, и степень поражения усиливается вниз по склону от 18 до 45 %.

Таким образом, круг хозяев у *P. syringae* pv. *syringae* очень широк: все виды сливы, груши, дуба, сирени, тополя, цитрусовые, ясень, жасмин, томаты, лебеда, грецкий орех, олеандр, миндаль и др. В почве бактерии быстро погибают. Их распространению способствуют дожди, ветры, град.

Распространение: повсеместно.

Pseudomonas syringae pv. *aceris* (Ark 1939) Starr and Burkholder 1942

Син.: *Phytomonas aceris* Ark 1939.

Возбудитель бактериоза клена.

Палочки размером $0,3 - 0,8 \times 0,8 - 2,5$ мкм, подвижны посредством 1—2 полярных жгутиков, грамотрицательны. Продуцируют флюоресцирующий пигмент. Желатин разжижают. На МПА колонии серо-белые, появляются через 24 ч. Молоко пептонизируют, но не свертывают. Нитраты восстанавливают, индол и H_2S не образуют. Утилизируют с образованием кислоты глюкозу, фруктозу, галактозу, арабинозу, ксилозу, сахарозу, мальтозу, лактозу, раффинозу, маннит, глицерин и дульцит. Слабый рост наблюдается в бульоне с 6 % NaCl. Оптимальная температура роста 13—31 °C.

На листьях сеянцев клена появляются многочисленные пятна различных размеров, вначале водянистые, окруженные желтой зоной; позже они темнеют, становятся коричневыми или черными. На черешках могут образовываться язвы, и пораженные листья опадают. Заболевание наблюдается ранней весной при холодной дождливой погоде.

Распространение: США и Япония.

Pseudomonas syringae pv. *antirrhini* (Takimoto 1920) Young et al. 1978

Син.: *Pseudomonas antirrhini* Takimoto 1920, *Bacterium antirrhini* (Takimoto) Elliott 1930, *Phytomonas antirrhini* (Takimoto) Magrou 1937, *Xanthomonas antirrhini* (Takimoto) Dowson 1943.

Возбудитель бактериальной пятнистости львиного зева.

Подвижные палочки $0,3 - 0,4 \times 0,8 - 1,2$ мкм, грамотрицательны, имеют капсулу, образуют леван. На мясном агаре образуют округлые блестящие, сначала беловатые, со временем желтеющие колонии. Желатин разжижают. В бульоне образуют муть и пленку. Молоко свертывают и пептонизируют. Лакмусовое молоко и нитраты редуцируют. Оптимальная температура роста 26—27 °C, максимальная 34, терминальная 51 °C.

На листьях львиного зева появляются округлые или неправильной формы коричневые пятна с серо-белым центром. На стеблях образуют удлиненные вдавленные пятна с ярким коричневым центром и красновато-голубыми краями.

Распространение: бактериоз описан в Японии, зарегистрирован в СССР.

Pseudomonas syringae pv. *apii* (Jagger 1921) Young et al., 1978

Син.: *Pseudomonas apii* Jagger 1921, *P. jaggeri* Stapp 1928, *Phytomonas apii* (Jagger) Bergey et al. 1923, *Ph. jaggeri* (Stapp) Magrou 1937, *Bacterium jaggeri* (Stapp) Elliott 1930.

Возбудитель пятнистости сельдерея.

Палочки $0,75 - 1,5 \times 1,5 - 3,0$ мкм, подвижны посредством 1—3 полярных жгутиков, грамотрицательны. В различных средах продуцируют флюоресцирующий пигмент. Разжижают желатин. На мяском агаре колонии округлые, блестящие, гладкие, приподнятые, края ровные, серовато-белые. Вызывают помутнение бульона и образование пленки. Молоко пептонизируют, но не свертывают, не образуют индол и H_2S . Крахмал не гидролизуют. Образуют кислоту при росте в средах, где источниками углерода являются глюкоза, галактоза, фруктоза, манноза, арабиноза, ксилоза, сахароза, маннит и глицерин. Не утилизируют рамнозу, лактозу, мальтозу, раффинозу, салицин.

Поражают, главным образом, листья, на которых образуются небольшие, округлые или неправильной формы коричневые пятна, редко превышающие 5 мм в диам. Иногда пятен так много, что они вызывают усыхание листа, но чаще их вредное действие ограничивается уменьшением ассимиляционной поверхности листа, некоторой деформацией листовой пластинки. На черешках поражение наблюдается редко.

Бактерия патогенна для сельдерея.

Распространение: бактериоз описан в США, встречается в СССР.

Pseudomonas syringae pv. *aptata* (Brown and Jamieson 1913) Young et al. 1978

Син.: *Bacterium aptatum* Brown and Jamieson 1913, *Phytomonas aptata* (Brown and Jamieson) Bergey et al. 1923, *Pseudomonas aptata* (Brown and Jamieson) Stevens 1925.

Возбудитель бактериальной пятнистости листьев сахарной свеклы.

Подвижные палочки, грамотрицательны, не кислотоустойчивы, образуют флюоресцирующий пигмент, леван, оксидазоотрицательны. На агаре колонии белые, гладкие, блестящие, края ровные. Желатин разжижают, молоко свертывают, нитраты не восстанавливают, H_2S не образуют, индол образуют слабо, крахмал не гидролизуют. Выделяют кислоту при разложении декстрозы, галактозы, сахарозы. Слабо растут в бульоне с 7 %-ным NaCl.

Оптимальная температура роста $27-28^\circ C$, максимальная $34-35^\circ C$, минимальная $1^\circ C$. Бактерия чувствительна к засухе и к солнечному свету, сохраняет свою вирулентность в течение 2—3 лет. Относится к группе толерантных бактерий.

Возбудитель не проникает через неповрежденную кутикулу.

На сахарной свекле в естественных условиях заболевание проявляется в виде темно-коричневых, часто черных, неправильной формы пятен и полос 3—15 мм в диам. на черешках, средних и больших жилках. В центре пятен часто образуются наросты пробковой ткани. При сильном поражении развивается мокрая гниль.

При искусственном заражении заболевают бобы, баклажаны, салат.

Устойчивы картофель, клевер, хризантемы. *P. syringae* pv. *aptata* вызывает также пятнистый бактериоз листьев настурции. При этом заболевании появляются водянистые, прозрачные, впоследствии бурые пятна 2—5 мм в диам., засыхающие до дыр.

Растениями-хозяевами являются свекла, настурция, салат, фасоль, баклажаны, перец.

Распространение: бактериоз зарегистрирован в США, Англии, СССР, Коре, Австралии и других странах.

Pseudomonas syringae pv. *atrofaciens* (Mc-Culloch 1920) Young et al. 1978
Син.: *Bacterium atrofaciens* Mc-Culloch 1920, *Phytomonas atrofaciens* (Mc-Culloch) Bergey et al. 1923, *Pseudomonas atrofaciens* (Mc-Culloch) Stevens 1925.

Возбудитель базального бактериоза пшеницы.

Палочки $0,6 \times 1,0 - 2,7$ мкм, имеют капсулы, в культуре образуют длинные цепочки, подвижны посредством 1—4 полярных жгутиков, грамотрицательны. Продуцируют зеленый флюоресцирующий пигмент, оксидазоотрицательны. На мясном агаре колонии белые, позже серые, округлые, гладкие, блестящие. В бульоне образуют муть с ободком, иногда нежную пленку. Желатин разжижают. Молоко пеп-



Рис. 2.7. Базальный бактериоз зерновых:

а — колос, б — лист

тонизируют без свертывания, нитраты не восстанавливают, продуцируют H_2S и индол. Гидролизуют крахмал. Образуют кислоту в среде с сахарозой, декстрозой, галактозой, ксилозой, маннозой, глицерином. Не ферментируют лактозу, мальтозу, салицин, дульцит, эскулин, инулин. Оптимальная температура роста $25-28^\circ C$, максимальная $36-37$, минимальная ниже $2^\circ C$.

Базальный бактериоз проявляется на зернах, чешуйках колосков и листьях (рис. 2.7). Вызывает побурение основания чешуек. При слабом поражении темнеет лишь ее внутренняя часть, тогда болезнь внешне ничем не проявляется. На листьях образуются коричневые или беловатые пятна. Возбудитель вызывает сухую гниль оберточного листа и колоса, побурение колеоптиле, покраснение чешуек и зерен, карликовость растений, а также корневую гниль озимой пшеницы. При заражении до молочной спелости заболевание переходит на зерно, которое делается шуплым, недоразвитым, зародыш погибает. Во время эпифитотии базальный бактериоз поражает 10—80 % колосьев.

Распространение: широкое в различных странах (США, Канада, СССР, Австралия, страны Африки и др.)

Pseudomonas syringae pv. *atropurpurea* (Reddy and Godkin, 1923) Young et al., 1978.

Син.: *Bacterium coronafaciens* var. *atropurpurea* Reddy and Godkin 1923, *Pseudomonas coronafaciens* var. *atropurpurea* (Reddy and Godkin) Stapp 1928, *Phytomonas coronafaciens* var. *atropurpurea* (Reddy and Godkin) Magrou 1937.

Возбудитель бактериоза костра и пырея.

Заболевание проявляется в виде округлых, несколько удлиненных оливково-зеленых водянистых пятен с коричневым центром. Со временем пятна становятся темно-коричневыми, пурпурно-коричневыми, почти черными, могут сливаться, захватывая большую часть пластинки листа. Вокруг молодых пятен может образовываться ореол.

Поражает пырей ползучий, костер безостый, овес, райграсс английский и многие другие растения семейства злаковых.

При сильном поражении верхние узлы отмирают, может погибнуть все соцветие. Заболевание передается при ранении растения и через устьица.

Распространение: в ряде областей США. Бактериоз обнаружен на различных видах костра в СССР.

Pseudomonas syringae pv. *berberidis* (Thornberry and Anderson 1931) Young et al., 1978

Син.: *Phytomonas berberidis* Thornberry and Anderson 1931, *Bacterium berberidis* (Thornberry and Anderson) Burgwitz 1935, *Pseudomonas berberidis* (Thornberry and Anderson) Stapp 1935.

Возбудитель бактериоза барбариса.

Палочки размером $0,5 - 1,0 \times 1,5 - 2,5$ мкм, подвижны посредством 2—4 полярных жгутиков, имеют капсулу, грамотрицательны, продуцируют флюоресцирующий пигмент. На КА округлые, белые, опалесцирующие с ровными краями колонии. В бульоне образуют муть с пленкой, желатин не разжижают. Молоко оставляют без изменения, нитраты не восстанавливают, индол и H_2S не образуют. Образуют кислоту из глюкозы, сахарозы, галактозы. Рамнозу и мальтозу не утилизируют, крахмал не гидролизуют. Оптимальная температура роста $18^\circ C$, максимальная 30 , минимальная $7^\circ C$.

Возбудитель вызывает образование темных водянистых пятен на листьях, черешках, молодых побегах. Поражения на листьях бывают 2—5 мм в диам., округлые или угловатые, со временем становятся темно-пурпурными. Поражаются листья всех возрастов. При сильной пятнистости листья опадают.

На ветках появляются такие же пятна, сначала округлые, затем продолговатые. На цветках и ягодах поражения не обнаружено. Монофаг.

Распространение: бактериоз обнаружен в США. Зарегистрирован в СССР в Московской, Ленинградской и Смоленской областях.

Pseudomonas syringae pv. *cannabina* (Sutic and Dowson 1959) Young et al., 1978

Возбудитель бактериоза конопли.

Вызывает пятнистость стеблей и листьев конопли. На стеблях проявляется в виде длинных серо-белых полос, немного выпуклых, достигающих в дл. 10 и более см. На листьях образуются угловатые коричневые, затем черные, окаймленные желтоватым водянистым ореолом пятна. Пятна чаще всего располагаются вдоль средней жилки. При высыхании они продырявливаются. Часто наблюдается деформация листовой пластинки. На стеблях поражение охватывает все ткани, вплоть до древесины, вызывая их отмирание. Растениями-хозяевами возбудителя являются конопля, фасоль, вика.

Распространение: бактериоз впервые обнаружен в Италии. Зарегистрирован в СССР.

Pseudomonas syringae pv. *ciccaronei* (Ercolani and Caldarola 1972) Young et al., 1978

Возбудитель бактериоза сладкого рожка.

Палочки размером $1,6 \times 0,8$ мкм, подвижны посредством 2—3 жгутиков, грамотрицательны, флюоресцирующие, каталазоположительны. Образуют округлые блестящие прозрачные колонии. Не образуют леван, не восстанавливают нитраты, не разжижают желатин, не имеют лецитиназы, не образуют индол и H_2S . Образуют кислоту из глюкозы и сахарозы, не образуют из лактозы и салицина, гидролизуют твин 80. Оптимальная температура роста 24—26 °C.

Заболевание проявляется в образовании на листьях небольших некротических темных пятен, окруженных хлоротической каймой, особенно хорошо заметной с верхней стороны листа. Пятна разбросаны по всей поверхности листа.

Распространение: Италия.

Pseudomonas syringae pv. *coronafaciens* (Elliott 1920) Young et al., 1978

Син.: *Bacterium coronafaciens* Elliott 1920, *Phytomonas coronafaciens* (Elliott) Bergey et al. 1923, *Ph. avenae* (Manns) Bergey et al. 1930, *Bacillus avenae* Russel 1892, *B. avenae* Manns 1909, *Pseudomonas avenae*, Manns, 1909.

Возбудитель бурого (красного) бактериоза овса.

Палочки $0,65 \times 2,3$ мкм, подвижны посредством 1 или нескольких полярных жгутиков, грамотрицательны, оксидазоотрицательны, образуют леван. Капсулу имеют, продуцируют флюоресцирующий пигмент. На мясном агаре колонии округлые, белые, гладкие, со слабо приподнятыми краями. На бульоне муть средней интенсивности с белой пленкой. Медленно разжижают желатин. Молоко свертывают и пептонизируют. Слабо восстанавливают нитраты, не образуют индол и H_2S . Слабо гидролизуют крахмал. Утилизируют глюкозу, сахарозу, левулезу с образованием кислоты. Оптимальная температура роста 24—25 °C, минимальная 1, максимальная 31 °C.

Болезнь известна под названием «halo-blight». При этом заболевании на листьях, реже на метелках, влагалищах, чешуйках цветов, появляются светло-зеленые пятна 4—5 мм в диам., вдавленные в центре. Пятна разрастаются, ткань в середине засыхает, становится коричневой или серой. Вокруг пятна образуется ореол светло-зеленой или желтоватой ткани 0,5—2 см в диам. Они могут сливаться. Иногда пятнистость располагается по краям пластинки продольными полосками. В сухую теплую погоду пораженная ткань приобретает коричневую окраску, засыхает. Обычно она окружена коричневой или узкой желтой каймой. Поражение может иметь также красно-коричневый цвет.

Посевы овса могут быть на 34 % поражены бурым бактериозом. При искусственном заражении патогенна для ржи, ячменя, пшеницы.

Распространение.: широкое (США, Канада, Новая Зеландия, Румыния, СССР и др.).

Pseudomonas syringae pv. *delphinii* (Smith 1904) Young et al. 1978

Син.: *Bacillus delphini* Erwin F. Smith 1904, *Bacterium delphini* (Erwin F. Smith) Bryan 1924, *Phytomonas delphinii* (Erwin F. Smith) Bergey et al. 1930, *Pseudomonas delphinii* (Erwin F. Smith) Stapp 1928.

Возбудитель черной бактериальной пятнистости шпорника.

Палочки $0,6 - 0,8 \times 1,5 - 2,0$ мкм, имеют капсулу, подвижны посредством 1—6 жгутиков, грамотрицательны, продуцируют флюоресцирующий пигмент. На агаре белые, округлые, гладкие, блестящие,

иногда слабвязкие колонии. В бульоне хороший рост, имеется пленка. Желатин разжижают. Молоко пептонизируют без коагуляции. Нитраты не восстанавливают. Не образуют индол и H_2S . При росте в среде с глюкозой, сахарозой, галактозой, леулезой образуют кислоту. Крахмал гидролизуют слабо. Оптимальная температура роста $25^\circ C$, максимальная 30 , минимальная $1^\circ C$. Слабый рост в бульоне с 4% -ным $NaCl$.

На листьях появляются водянистые, неправильной формы, угловатые черные пятна. На нижней поверхности листа они коричневые. С нижней стороны пятна вдавленные, с верхней — несколько выпуклые. Пятна могут быть по всей поверхности листовой пластинки, но часто они бывают на концах лопастей. Пятна развиваются также на цветочных почках, лепестках и стеблях. В результате поражения растение или отдельные его части принимают уродливый вид. Пятна на листьях имеют тенденцию к образованию концентрической зональности.

Растения-хозяева — шпорники и борец.

Распространение: широкое (США, Канада, Франция, Австралия, Бразилия, СССР).

Pseudomonas syringae pv. *dysoxyl* (Hutchinson 1949) Young et al., 1978

Возбудитель бактериоза растений семейства Meliaceae.

Неспороносные палочки, подвижны посредством 1—2 полярных жгутиков, короткие, с округлыми краями, размером $0,8 \times 0,5$ мкм, грамтрицательны, продуцируют водорастворимый коричневый пигмент. Колонии варибельной формы, серого цвета, прозрачные, гладкие, края ровные или волнистые. Образуют кислоту из глюкозы, фруктозы, лактозы, сахарозы, раффинозы и маннита. Не образуют индол и H_2S , не восстанавливают нитраты. Оптимальная температура роста $25^\circ C$.

Возбудитель вызывает пятнистость листьев, черешков, стеблей; никогда не наблюдали бактериоза на плодах. Вначале заболевание проявляется в виде маслянистых округлых просвечивающихся пятен, затем они становятся серо-коричневыми, увеличиваются в размере. Растение-хозяин и возбудитель относятся к эндемичным видам. Дерево произрастает в Новой Зеландии, где бактериозом поражается до 99% взрослых растений; особенно распространено заболевание на севере острова; болеют круглый год, однако интенсивность заболевания усиливается летом и снижается зимой. Монофаг.

Передается бактериоз посредством больных тканей, дождем; возможна передача на дальние расстояния при помощи насекомых, птиц, животных.

Распространение: Новая Зеландия.

Pseudomonas syringae pv. *eriobotryae* (Takimoto 1931) Young et al., 1978

Син.: *Bacterium eriobotryae* Takimoto 1931, *Phytomonas eriobotryae* (Takimoto) Burkholder 1939, *Pseudomonas eriobotryae* (Takimoto) Dowson 1943.

Возбудитель бактериоза мушмулы японской.

Палочки $0,7 - 0,9 \times 2,2 - 3,0$ мкм, подвижны посредством 1—2 жгутиков, грамтрицательны. Образуют леван. На агаре колонии появляются спустя 3 сут после посева, белые, прозрачные, края ровные. Вызывают помутнение бульона, образуют в нем пленку и кольцо. Желатин не разжижают, молоко пептонизируют без коагуляции, нитраты не восстанавливают. Индол и H_2S не образуют, крахмал не гидролизуют. Не образуют кислоту при росте в средах с декстрозой, сахарозой, лактозой, глицерином. Оптимальная температура роста $25 - 26^\circ C$, максимальная $32^\circ C$.

Возбудитель вызывает гниль почек.

Распространение: Япония.

Pseudomonas syringae pv. *glycinea* (Coerper 1919) Young et al., 1978

Син. *Bacterium glycineum* Coerper 1919, *B. sojae* Wolf 1920, *Pseudomonas glycinea* Coerper 1919, *P. sojae* (Wolf) Stapp 1928, *Phytophthora glycinea* (Coerper) Burkholder 1926, *Ph. sojae* (Wolf) Burkholder 1926. Возбудитель угловатой пятнистости сои.

Палочки $1,2 - 1,5 \times 2,3 - 2,9$ мкм, подвижны посредством полярного жгутика, грамтрицательны. Продуцируют флюоресцирующий пигмент, не разжижают желатин, образуют леван, оксидазоотрицательны. На МПА колонии круглые, гладкие, блестящие, края в основном ровные, иногда слабо волнистые. Индол и H_2S не образуют. Молоко свертывают, но не пепторизируют, не восстанавливают нитраты. Крахмал не гидролизуют. Образуют кислоту в средах с декстрозой



Рис. 2.8. Угловатая пятнистость на примордиальных листьях сои (естественное проявление)

и сахарозой. Оптимальная температура роста $24-25^\circ\text{C}$, максимальная 35°C .

Заболевание вызывает преждевременное опадание листьев, уменьшение их ассимиляционной поверхности на $40-50\%$, что в конечном счете сказывается на величине урожая, может быть причиной гибели всходов и взрослых растений. У больных растений повышается интенсивность дыхания и транспирация. Снижается интенсивность фотосинтеза и количество хлорофилла в листьях. Больное растение содержит меньше моносахаридов, дисахаридов, жира и азота. Возбудитель вызывает заболевание всех надземных частей сои (от сеянцев до взрослых растений), но значительно чаще угловатая пятнистость встречается на листьях (рис. 2.8). На последних пятна первоначально мелкие, маслянистые, особенно с нижней стороны. Пораженная ткань светло-коричневого цвета, затем она приобретает шоколадный цвет, просвечивает в проходящем свете. Пораженные участки листа обычно имеют желтовато-оранжевый ореол. Пятна часто размещаются вдоль жилок листа, по краям листьев. Со временем больные участки увеличиваются в размере, приобретают различные оттенки коричневого и черного цветов. Ткань в местах поражения выпадает, и листья принимают уродливую форму (рис. 2.9). Иногда с нижней стороны листа выступает экссудат, который застывает и приобретает вид тонкой серебристой пленки.

На пораженных семядолях образуются серо-коричневые, серо-черные, вначале маслянистые, затем засыхающие пятна. Часто больная семядоля уже, меньше здоровой, места поражения более темноокрашены.

Пятна могут быть гладкие, плотные в центре и на краю семядоли; могут быть поверхностными либо продвигаться вглубь семядоли на 1—3 мм. В случаях поражения стеблей на них развиваются продолговатые шоколадные, со временем темнеющие пятна, иногда растрескивающиеся дл. до 2,5 см.

На бобах пятна округлые, темно-коричневые, иной раз черноватые, сухие или влажные, слабо маслянистые. Для больных семян характерна меньшая, по сравнению со здоровыми, величина. Обычно они тусклые, часто сморщенные. На семенах встречаются серо-коричневые сухие пятна, трещины. Поверхность больных семян иногда приобретает зеленовато-серый оттенок (рис. 2.10).

Не всегда удается отличить по внешнему виду больные семена от здоровых и определить вид возбудителя.

Широко распространена на посевах сои, где приносит наибольший вред по сравнению с другими возбудителями. Поражение бактериозом зависит в значительной степени от сорта и климатических условий. Так, некоторые сорта сои на Черновицкой опытной станции были поражены на 75—100 %, в то время как в условиях Киева эти же сорта оказались либо совершенно здоровыми, либо пораженными на 2—4 %. Угловатая пятнистость поражает растения сои любого возраста. Однако массовое проявление этого бактериоза наблю-

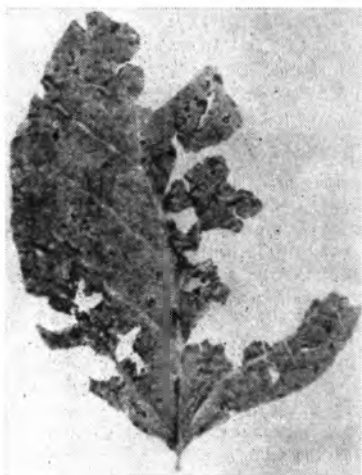


Рис. 2.9. Выпадение ткани в местах поражения листа сои угловатой пятнистостью

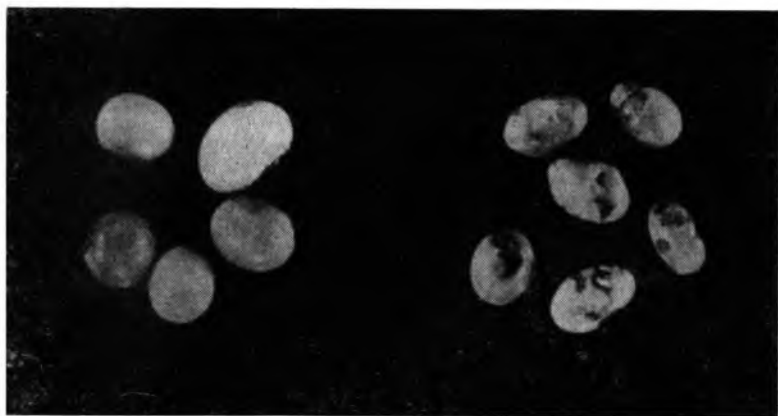


Рис. 2.10. Семена сои, пораженные бактериозом (справа) и здоровые (слева)

дается во второй половине лета, когда происходит вторичное заражение растений.

Монофаг. При искусственном заражении бактерия слабо вирулентна для люпина, конских бобов, чечевицы.

Распространение: бактериоз широко распространен во всех районах соотечествения (США, Канаде, Германии, Австрии, Чехословакии, Болгарии, СССР, Монголии, Южной Африке, Бразилии и др.).

Pseudomonas syringae pv. *helianthi* (Kawamura 1934) Young et al., 1978

Син.: *Bacterium helianthi* Kawamura 1934, *B. helianthi* var. *tuberosi* (Thornberry and Anderson) Weiss and Wood 1943, *Phytomonas helianthi* (Kawamura) Magrou 1937, *Ph. helianthi* var. *tuberosi* Thornberry and Anderson 1937, *Pseudomonas helianthi* (Kawamura) Savulescu 1947.

Возбудитель бактериоза подсолнечника.

Палочки размером $1,0 - 1,4 \times 1,6 - 2,4$ мкм, подвижны посредством полярного жгутика, грамтрицательны. На мясном агаре колонии белые, округлые, края ровные. В бульоне бактерии образуют муть, пленку. Желатин не разжижают, молоко пептонизируют, индол и H_2S не образуют, крахмал гидролизуют. Образуют кислоту при росте на сахарозе и глицерине, не утилизируют лактозу и мальтозу. Оптимальная температура роста $27-28^\circ C$, максимальная $35,5$, минимальная $12^\circ C$. Возбудитель хорошо растет при pH $6,4$, не растет при pH $5,4$ и $8,8$.

Вызывает пятнистость на листьях подсолнечника. Поражает землянику, грушу.

Распространение: Япония, Румыния.

Pseudomonas syringae pv. *japonica* (Mukoo 1955) Dye et al. 1980

Син.: *P. striafaciens* var. *japonica* Mukoo 1955

Возбудитель бактериоза злаковых.

Бактерии паразитируют на ржи, ячмене, пшенице, рисе и многих других представителях злаковых.

Распространение: Япония.

Pseudomonas syringae pv. *lachrymans* (Smith and Bryan 1915)

Young et al. 1978

Син.: *Bacterium lachrymans* E. F. Smith and Bryan 1915, *Bacillus lachrymans* (E. F. Smith and Bryan) Holland 1920, *B. burgeri* Potebnia 1915, *Phytomonas lachrymans* (E. F. Smith and Bryan) Bergey et al. 1923, *Pseudomonas lachrymans* (E. F. Smith and Bryan) Carsner 1918.

Возбудитель угловатой пятнистости огурцов.

Палочки размером $0,8 \times 1,0 - 2,0$ мкм, подвижны посредством 1—5 полярных жгутиков, грамтрицательны, образуют леван (рис. 2.11). Некоторые штаммы образуют флюоресцирующий пигмент. На МПА колонии круглые, беловатые, гладкие, блестящие, слегка выпуклые, имеют гонкий ровный край. Разжижают желатин. Молоко не свертывают, пептонизируют. Нитраты не восстанавливают. Индол и H_2S не образуют. Образуют кислоту в средах с глюкозой, фруктозой, маннозой, арабинозой, ксиллозой, сахарозой и маннитом. Не ферментируют мальтозу, рамнозу, лактозу, раффинозу, глицерин и салицин. Оптимальная температура роста $25-27^\circ C$, минимальная 1 , максимальная $35^\circ C$.

Поражает семядоли, листья, цветы и плоды (рис. 2.12). Поражение всходов происходит при посеве зараженными семенами. При этом на семядолях появляются мелкие светло-коричневые пятна. Затем поражение охватывает почти всю поверхность семядоли, она уменьшается в размере. Больные всходы имеют изуродованные семядоли. При сильном поражении всходы погибают. На листьях болезнь проявляется

в виде угловатых маслянистых темно-серых или коричневых пятен. Пятна могут занимать большую часть листовой поверхности, затем они продырявливаются. На плодах образуются округлые язвы. Молодые

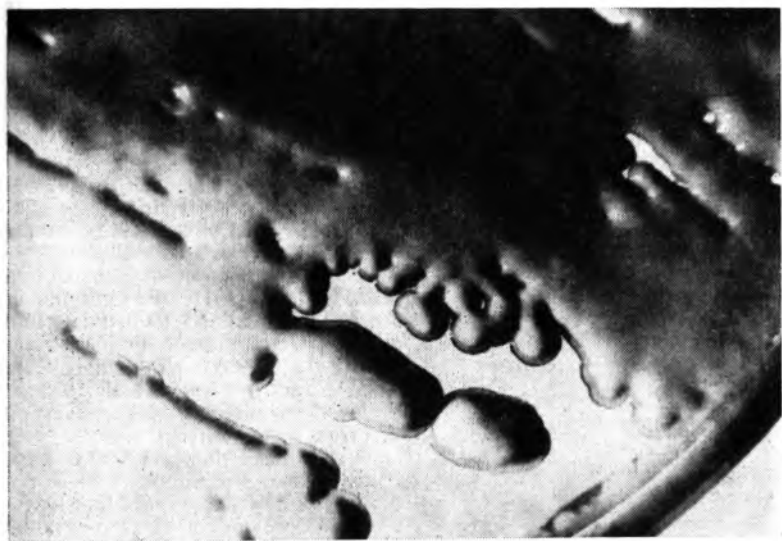


Рис. 2.11. Образование левана. *P. syringae* pv. *lachrymans*

плоды искривляются, приобретают уродливую форму, их товарная ценность теряется, снижается урожай. На язвах в сырую погоду образуется экссудат, поэтому возбудитель называют слезоточивым (*lachrymans*).

Угловатая пятнистость огурцов — наиболее вредоносное заболевание этой культуры как в открытом, так и в закрытом грунте. В некоторых случаях недобор урожая от болезни может составлять 50% и более.

Бактерия-возбудитель приурочена к паразитированию на растениях только семейства тыквенных. Поражает огурцы и дыни, несколько слабее тыкву. Слабо или совсем не поражает патиссоны, арбузы, крукнеки.

Распространение: широкое (США, Канада, ГДР и ФРГ, Франция, Италия, Англия, СССР и др.).

Pseudomonas syringae pv. *lapsa* (Ark 1940) Young et al. 1978.

Син.: *Phytophthora lapsa* Ark 1940, *Pseudomonas lapsa* (Ark 1940) Starr and Burkholder 1942.

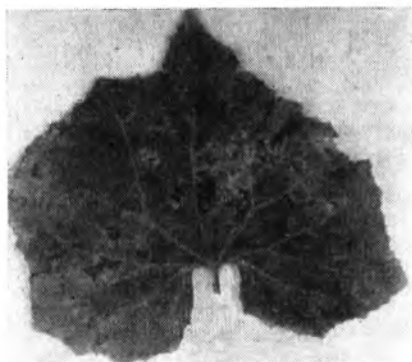


Рис. 2.12. Угловатая пятнистость огурцов

Возбудитель гнили листьев, стебля кукурузы и сахарного тростника.

Палочки $0,56 \times 1,55$ мкм, подвижны посредством 1—4 полярных жгутиков. Продуцируют флюоресцирующий пигмент. Используют с образованием кислоты декстрозу, сахарозу, мальтозу, лактозу, арабинозу, ксилозу, галактозу, раффинозу, маннит, глицерин. Желатин разжижают, нитраты восстанавливают. Слабый рост в бульоне с 5 %-ным NaCl.

Вызывает быструю гниль листьев и стебля кукурузы. Растения часто ломаются и падают на землю.

Поражает кукурузу и сахарный тростник.

Распространение: США.

Pseudomonas syringae pv. *maculicola* (Mc-Culloch 1911) Young et al. 1978

Син.: *Bacterium maculicolum* Mc-Culloch 1911, *B. maculicola* (McC.) Mc-Culloch 1928, *Bacterium maccullochianum* (Mc-Culloch) Burgwitz 1935, *Phytomonas maculicola* (Mc-Culloch) Bergey et al. 1923.

Возбудитель бактериальной пятнистости капусты.

Палочки $0,9 \times 1,5-3,0$ мкм, подвижны посредством 1—5 полярных жгутиков, грамотрицательны. Образуют флюоресцирующий пигмент. На КА колонии вначале мелкие, круглые, блестящие, гладкие, в проходящем свете прозрачные, опалесцирующие, с возрастом становятся грязно-белыми, центр уплотняется и приподнимается, края слабо волнистые. На МПБ бактерии образуют муть без пленки. Слабо разжижают желатин. Пептонизируют молоко без свертывания, нитраты не восстанавливают, H_2S не образуют, индол об-

разуют слабо. Крахмал гидролизуют слабо. Оптимальная температура роста $24-25^\circ C$, максимальная 29, минимальная ниже $0^\circ C$.

Ферментируют с образованием кислоты глюкозу и сахарозу, но не лактозу, мальтозу, салицин. Слабый рост в бульоне с 4 %-ным NaCl.

Поражает, главным образом, цветную капусту на всех фазах ее роста и развития, начиная от проростков и кончая семенами. Основным признаком заболевания являются темные маслянистые пятна на пораженных семядолях, листьях, стеблях, головках, цветоносах, стручках (рис. 2.13).

Пятна на стручках образуются как на внешней, так и на внутренней поверхности, откуда инфекция переходит на семена. Возбудитель вызывает также потемнение сосудов черешков и корней, ослизнение стебельков и корешков проростков.

Вред от бактериоза выражается в уменьшении ассимиляционной поверхности листьев, снижении качества и уменьшении количества товарных головок и семян цветной капусты. Могут быть поражены до 30—50 % растений при благоприятных для болезни условиях.



Рис. 2.13. Бактериальная пятнистость стручков цветной капусты (естественное проявление)

Распространение: встречается во многих странах (США, Финляндия, Болгария, Великобритания, СССР, Италии, Тайване и др.).

Pseudomonas syringae pv. *mellea* (Johnson 1923) Young et al. 1978
Син.: *Bacterium melleum* Johnson 1923, *Phytomonas mellea* (Johnson) Bergey et al. 1930, *Pseudomonas melleum* (Johnson) Dowson 1939.

Возбудитель висконсинской бактериальной пятнистости табака.

Палочки $0,5-0,8 \times 1,0-2,4$ мкм, образуют капсулу, подвижны посредством 1—7 полярных жгутиков, грамотрицательны, образуют флюоресцирующий пигмент, на бульоне — помутнение с образованием пленки. На агаре колонии круглые, гладкие, блестящие, приподнятые, желтоватые. Желатин разжижают, молоко свертывают и медленно пептонизируют, нитраты не восстанавливают, индол и H_2S не образуют, кислоту на сахарах не образуют. Оптимальная температура роста $26-28^\circ C$, максимальная $35-36$, минимальная $7-9^\circ C$, рост угнетается в присутствии 4 %-ного NaCl.

В начале заболевания появляются небольшие округлые пятна, окруженные желтовато-зеленым ореолом. Ореол может и не быть. Через некоторое время пятна увеличиваются в размере, становятся коричневыми, а затем беловатыми. Поражение может быть ограничено жилками или развиваться вдоль жилки, образуя удлиненные пятна. Старые поражения имеют коричневый или коричнево-белый цвет. Заболевают, главным образом, нижние листья. Данный возбудитель отличается от *P. tabaci* (основного возбудителя бактериоза табака) наличием капсул, желтым цветом колоний, не образует кислот на декстрозе, сахарозе и других сахарах.

Поражает различные виды табака.

Распространение: США, Румыния, Бельгия, СССР и другие страны.

Pseudomonas syringae pv. *mori* (Boyer and Lambert 1893) Young et al. 1978

Син.: *Bacterium mori* Boyer and Lambert 1893, *B. mori* (Boyer and Lambert) emend. E. F. Smith 1910, *B. cubonianum* Ferraris 1928, *Bacillus mori* (Boyer and Lambert) Holland 1920, *B. cubonianus* Macchiati 1892, *Phytomonas mori* (Boyer and Lambert) Bergey et al. 1923, *Pseudomonas mori* (Boyer and Lambert) Stevens 1913.

Возбудитель бактериоза (ожога) шелковицы.

Палочки размером $0,9-1,3 \times 1,8-4,5$ мкм, подвижны при помощи нескольких полярных жгутиков, не имеют капсулы, грамотрицательны. На агаре колонии белые, округлые, прозрачные, гладкие, плоские, края ровные. Оксидазоотрицательны, образуют леван, желатин не разжижают, молоко пептонизируют, не восстанавливают нитраты, индол и H_2S не образуют. Образуют кислоту из ксилиты, декстрозы, маннозы, сахарозы, глицерина и не образуют из лактозы, мальтозы, салицина. Крахмал не гидролизуют или гидролизуют слабо. Растут при температуре $1-35^\circ C$.

Заболевание наиболее сильно проявляется весной и в начале лета, затем болезнь затухает. Поражаются листья, молодые побеги, почки, черешки, корни только кустовой шелковицы в случаях сильного поражения. На листьях образуются вначале водянистые угловатые пятна, затем они приобретают коричневый или черный цвет, окружены светлым ореолом. Пятна впоследствии продырявливаются. На их поверхности, особенно в сырую погоду, выступает экссудат. Сильно пораженные листья желтеют, скручиваются. При поражении черешков листья могут опадать. Жилки листьев иногда чернеют. На молодых побегах развиваются удлиненные пятна, окруженные водянистым ореолом. Побеги могут сильно искривляться. При отмирании пораженной ткани вследствие роста соседних клеток образуются трещины, язвы. При одностороннем поражении побеги изгибаются, засыхают и погибают. Взрослые

деревья, в отличие от саженцев, не погибают, но часто уродуются и дают плохой урожай. У больных растений нарушается метаболизм. Снижается качество и количество урожая листа шелковицы, в листьях уменьшается содержание аскорбиновой кислоты, нарушаются окислительно-восстановительные процессы. Гусеницы шелкопрядов, вскормленные больным листом, дают коконы, уступающие по качеству контрольным.

Источником заражения являются больные черенки, больные саженцы, неперегнившие растительные остатки, пораженные ветви взрослых деревьев. Бактерии могут проникать в растения через устьица и ранки. Поражаемыми растениями являются виды рода *Morus*. Наиболее сильно страдает японская шелковица.

Распространение: все районы выращивания тутового дерева: в Италии, Франции, Англии, США, Канаде, Бразилии, Болгарии, СССР, Японии, Корее, Южной Африке, Австралии и др.

Pseudomonas syringae pv. *morsprunorum* (Wormald 1931) Young et al. 1978

Син.: *Bacterium mors-prunorum* Wormald 1932, *Phytomonas morsprunorum* Wormald, *Agrobacterium mors prunorum* (Wormald) Savulescu 1947, *Pseudomonas morsprunorum* Wormald 1931.

Возбудитель бактериального рака косточковых плодовых деревьев.

Палочки размером $0,3-0,5 \times 0,8-2,5$ мкм, подвижны посредством 1-4 полярных жгутиков, грамтрицательны, капсул не имеют. Штаммы возбудителя медленно растут на КА и МПА и образуют видимые колонии лишь на вторые — третьи сутки. Колонии правильно округлые, белого цвета, окружены узким прозрачным опалесцирующим ободком. Поверхность блестящая, край ровный. На бульоне нежный рост, желатин разжижают, нитраты не восстанавливают, леван образуют, крахмал не гидролизуют. Молоко слабо свертывают, индол не образуют. Образуют кислоту в присутствии декстрозы, сахарозы, глицерина. Оптимальная температура роста 25°C , максимальная 35°C .

На стволах и ветках сливы — раковые образования или плоская пораженная поверхность, часто с трещинами, что приводит к гибели деревьев. Листья приобретают бледно-зеленую с желтизной окраску, могут засыхать.

На абрикосе поражение листьев в виде «ожога». На черешне — пятнистость с желтоватой каймой и выпадением ткани листа. Встречается также поражение почек и соцветий, которые в конечном счете увядают и засыхают.

Распространение: заболевание впервые описано в Англии, Дании, СССР. Из регионов УССР встречается в Закарпатье.

Pseudomonas syringae pv. *panici* (Elliott 1923) Young et al. 1978

Син.: *Bacterium panici* Elliott 1923, *B. panici-miliacei* Ikata and Yamauchi 1931, *Pseudomonas panici* (Elliott) Stapp 1928, *P. panici-miliacei* Savulescu 1947, *P. panicimiliacei* (Ikata and Yamauchi 1931) Savulescu 1947, *Phytomonas panici* (Elliott) Bergey et al. 1930, *Xanthomonas panici* (Elliott) Savulescu 1947.

Возбудитель полосатого бактериоза проса.

Палочки размером $0,69-1,1 \times 1,66-2,6$ мкм, подвижны посредством 1-3 полярных жгутиков, капсулу имеют, грамтрицательны.

На МПА колонии круглые, белые, гладкие, блестящие, вначале с гладким, затем слабо волнистым краем, в бульоне образуют муть с нежной пленкой. По биохимическим свойствам принадлежит к группе флюоресцирующих бактерий. Желатин разжижают медленно, молоко пептонизируют, нитраты восстанавливают, NH_3 и H_2S образуют, индол — нет. Не образуют кислоту на глюкозе, сахарозе, мальтозе, лактозе, манните и глицерине. Крахмал гидролизуют медленно. Оптималь-

ная температура роста 33—34 °С, максимальная 45, минимальная 5,5 °С.

Болезнь характеризуется появлением на листьях, влагалищах и стеблях продольных водянистых полос. Инфицированная ткань коричневая. При сильном поражении главный стебель и верхние листья отмирают. Часто на поверхности пораженных органов появляется экссудат в виде тонких белых чешуек. Сильно пораженные растения отстают в росте, стебли их чернеют, размочаливаются. Метелки могут опадать, оказываются пустыми.

Поражает просо, щетинник и чумизу.

Распространение: США, Болгария, СССР и другие страны.

Pseudomonas syringae pv. *populans* (Rose 1917) Dhanvantari 1977

Возбудитель пузырчатой пятнистости яблони.

Аэробные палочки, подвижны посредством 1—7 полярных жгутиков, граммотрицательны, образуют на агаре белые, округлые, блестящие колонии с зеленым пигментообразованием. Утилизируют глюкозу, арабинозу, галактозу, фруктозу, маннозу, рибозу, ксилозу, сахарозу, мелобиозу, глицерин, сорбит и салицин с образованием кислоты. Гидролизуют твин 80, крахмал не гидролизуют, имеют каталазу и уреазу, тирозиназа отсутствует. Не образуют индол и H₂S, не восстанавливают нитраты, устойчивы к 4—5 %-ному NaCl, утилизируют аспарагин как единственный источник углерода и азота. Максимальная температура роста 34 °С.

Бактерии патогенны для персика.

Распространение: возбудитель вызывает пузырчатую пятнистость яблони в США, пузырчатость коры и рак яблони в США, Канаде и Англии.

Pseudomonas syringae pv. *passiflorae* (Reid 1938) Young et al. 1978

Син.: *Phytophthora passiflorae* Reid 1938, *Pseudomonas passiflorae* (Reid) Bukholder 1948.

Возбудитель бактериоза пассифлоры.

Палочки размером 0,45 × 1,5 мкм, имеют капсулу, подвижны посредством 1—5 полярных жгутиков, граммотрицательны. На агаре колонии сероватые, плоские, блестящие, гладкие, просвечивающие. Бактерии вызывают помутнение бульона с образованием белой пленки. Желатин разжижают. Молоко не свертывают, нитраты не восстанавливают, индол и H₂S не образуют. Продуцируют кислоту при росте в присутствии сахарозы, галактозы, крахмала, но не лактозы, раффинозы, глюкозы, маннита. Крахмал не гидролизуют.

При этом заболевании на фруктах развиваются четко очерченные, неправильно округлые маслянистые пятна, коричневые поражения с бледно-желтым ореолом; на листьях водянистые ярко-коричневые угнетенные участки, окруженные неравномерно разрастающейся тканью на молодых стеблях; на более старом дереве — темно-зеленые округлые гладкие или темно-коричневые поражения в виде трещин. Кора сухая и пористая (ноздреватая), имеющая продольные трещины; легко отделяется от расположенной под ней части дерева, на которой находятся темно-коричневые полосы.

Распространение: Новая Зеландия.

Pseudomonas syringae pv. *persicae* (Prunier et al. 1970) Young et al. 1978

Возбудитель бактериальной болезни персикового дерева.

Заболевание начинается с локализованных некрозов на молодых ветках. При сильном проявлении заболевания ветки могут полностью усыхать. Бактериоз развивается также на листьях, стволах, плодах. Симптомы сходны с вызываемыми другими возбудителями рода *Pseudomonas*.

Распространение: Италия.

Pseudomonas syringae pv. *phaseolicola* (Burkholder 1926) Young et al. 1978

Син.: *Phytomonas medicaginis* var. *phaseolicola* Burkholder 1926, *Ph. puerariae* (Hedges) Bergey et al. 1930, *Bacterium medicaginis* var. *phaseolicola* (Burkholder) Link and Hull, 1927, *B. puerariae* Hedges 1927, *Pseudomonas medicaginis* var. *phaseolicola* (Burkholder) Stapp and Kotte 1929, *P. phaseolicola* (Burkholder) Dowson, 1943, *Xanthomonas medicaginis* var. *phaseolicola* Burkholder 1943.

Возбудитель угловатой пятнистости фасоли.

Палочки размером $0,7-1,5 \times 1,5-3$ мкм, подвижны с помощью жгутика, грамотрицательны, оксидазоотрицательны, образуют леван и флюоресцирующий пигмент. На МПА колонии округлые, серобелые, приподнятые в центре, края прозрачные, голубоватые, ровные или слабо волнистые. На бульоне образуют муть и тонкую пленку.

Желатин большинство штаммов разжижают медленно, не восстанавливают нитраты. Молоко не свертывают, часть штаммов пептонизируют его. Не образуют индол и H_2S . Гидролизуют крахмал. Образуют кислоты из декстрозы, галактозы, левулезы, маннозы, арабинозы, ксилозы, сахарозы, глицерина. Не образуют кислоту из рамнозы, мальтозы, лактозы, раффинозы, маннита, салицина. Слабый рост в бульоне с 4 %ным NaCl. Оптимальная температура роста 20—23 °C, минимальная 2,5, максимальная 33 °C.

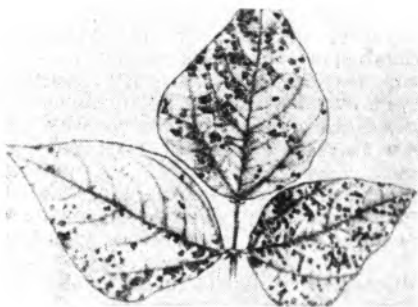


Рис. 2.14. Угловатая пятнистость, или бактериальный ореол, листьев фасоли

Бактерии обнаружены в природе в вирулентной шероховатой форме. Жизнеспособность возбудителя на искусственных средах сохраняется долго, штаммы более 20 лет растут в условиях коллекционной культуры. Бактериоз поражает все надземные органы растения. Заболевание, вызываемое *P. syringae* pv. *phaseolicola*, называют также ореольным поражением, жировой пятнистостью. Обнаруживается на ранних фазах роста на семядолях, на которых образуются бурые мелкие пятна в виде бородавок, расплывчатые маслянистые пятна.

На листьях пятна сначала мелкие, угловатые, маслянистые, темно-зеленые, просвечиваются на свет, располагаются между жилками листа. Затем они становятся красно-коричневыми (рис. 2.14). Очаги поражения могут сливаться, четкость углов остается. При этом бактериозе выделяется грязно-белый экссудат, который подсыхает и хорошо виден на нижней стороне листа в виде серой тонкой пленки. Диагностическим признаком заболевания является наличие больших хлоротических зон вокруг поражения. Можно наблюдать слабое увядание кончиков листьев, которые постепенно коричневеют.

Поражение на стеблях характеризуется образованием продольных красновато-бурых трещин и язв. На бобах вначале появляются маслянистые пятна, затем они приобретают различные оттенки коричневых тонов. На семенах желтоватые пятна, язвочки, напоминающие уколы насекомых. Семена сморщиваются, остаются недоразвитыми и мелкими.

При дождливой погоде и низкой температуре болезнь развивается очень быстро. Если поражаются первые, настоящие, листья,

растения не успевают зацвести, погибают, особенно восприимчивые сорта.

Поражает фасоль. При искусственном заражении на сое образуются некротические пятна с большим светло-зеленым с желтизной ореолом. Слабые признаки поражения имеются на люпине синем и нуте.

Распространение: широкое в районах выращивания фасоли (США, странах Европы, Бразилии, Австралии, СССР и др.).

Pseudomonas syringae pv. *pisi* (Sackett 1916) Young et al. 1978.

Син.: *Bacterium pisi* (Sackett) E. F. Smith 1920, *Phytomonas pisi* (Sackett) Bergey et al. 1923, *Pseudomonas pisi* Sackett, 1916.

Возбудитель бактериального ожога гороха.

Палочки размером $0,6-0,8 \times 1,1-3,2$ мкм, капсул не имеют, подвижны посредством полярного жгутика, грамотрицательны, не кислотоустойчивы, образуют леван и флюоресцирующий пигмент. На агаре колонии серовато-белые, округлые, слабо приподнятые. Желатин разжижают, молоко свертывают и пептонизируют, нитраты не восстанавливают, индол и H_2S не образуют, крахмал не гидролизуют. Образуют кислоту при росте в среде с декстрозой, галактозой, сахарозой. Оптимальная температура роста $27-28^\circ C$, максимальная $37,5$, минимальная $7^\circ C$.

Возбудитель поражает все надземные органы растения — стебли, черешки, листья, прилистники и бобы, вызывая темно-зеленые водянистые поражения, которые увеличиваются при повышенной влажности, становятся коричневыми.

Пятна на различных органах гороха могут иметь более темную середину, а вокруг — мокнущую жирную кайму. Поражаются чаще молодые сочные органы и листья нижних ярусов. Обычно заболевание начинается на листьях нижнего яруса и постепенно распространяется на верхние (рис. 2.15). Возбудитель проникает в растения через устьица или ранки. Затем бактерии распространяются под эпидермисом в паренхиме коры; они постепенно разрушают клеточные стенки, проникают в сосудистые пучки, вызывая увядание гороха. В семена возбудитель попадает по сосудам плодоножки. На них образуются округлые желтоватые пятна. У созревших семян пятно часто расположено вокруг рубчика.

Возбудитель поражает также душистый горошек, чину, вигну.

Распространение: широкое (в США, Канаде, Уругвае, Англии, Ирландии, Венгрии, Румынии, СССР, Австралии, в Северной и Южной Африке и других странах).

Pseudomonas syringae pv. *primulae* (Ark and Gardner 1936) Young et al., 1978

Син.: *Phytomonas primulae* Ark and Gardner 1936, *Pseudomonas primulae* (Ark and Gardner) Starr and Burkholder 1942.

Возбудитель бактериальной пятнистости примулы.

Палочки размером $0,51-0,73 \times 1,0-3,16$ мкм, не имеют капсулу, подвижны посредством полярного жгутика, грамотрицательны, продуцируют флюоресцирующий пигмент. На МПА колонии желтоватые, округлые, гладкие, блестящие с ровными краями. Желатин разжижают, молоко свертывают, нитраты не восстанавливают, индол и H_2S не образуют. Растут в среде Ушинского и Ферми, в бульоне с 5 %-ным NaCl; не растут в среде Кона. Образуют кислоту из декстрозы, лактозы, сахарозы, мальтозы, галактозы, арабинозы, глицерина, маннита. Крахмал не гидролизуют. Оптимальная температура роста $19-22^\circ C$, максимальная 34 , минимальная $10^\circ C$.

На молодых листьях поражения в виде небольших водянистых пятен, которые становятся неправильно круглыми, коричневыми. На бо-

лее старых листьях больные участки окружены ярким желтым ореолом. Пятна могут сливаться, захватывая большие участки листовой поверхности или же весь лист. Монофаг.

Распространение: США.

Pseudomonas syringae pv. *gibicola* (Bohn and Maloit 1946) Young et al. 1978

Возбудитель бактериоза смородины.

Палочки размером $0,4 - 0,9 \times 0,9 - 1,7$ мкм, подвижны посредством 2—5 полярных жгутиков, грамотрицательны, капсулы нет. Продуцируют флюоресцирующий пигмент. На агаре колонии белые, округлые, гладкие, блестящие, края ровные. Желатин разжижают медленно. Молоко остается без изменения. Нитраты восстанавливают. Индол и H_2S не образуют. Продуцируют кислоту из декстрозы, галактозы, левулезы, ксилозы, маннита; не образуют из лактозы, мальтозы, декстрина, гликогена, инулина, крахмала. Крахмал не гидролизуют. Оптимальная температура роста $20-25^\circ C$, максимальная $30-32,5$, минимальная $3,5^\circ C$.

Бактериоз проявляется в виде пятнистости, которая приводит к опаданию листьев. Пятна на листьях небольшие, круглые, с темно-коричневым центром, окружены узким или широким ореолом. Пятна могут развиваться после града на черешках и молодых побегах. На плодах пятна диам. 1 мм или меньше, коричневые, приподнятые, плоды преждевременно созревают.

Распространение: США

Pseudomonas syringae pv. *savastanoi* (Smith 1908) Young et al. 1978

Син.: *Bacterium savastanoi* E. F. Smith 1908, *B. oleae* Arcangeli 1886, *B. oleae* Trevisan 1889, *Phytomonas savastanoi* (E. F. Smith) Bergey et al. 1923, *Pseudomonas savastanoi* (E. F. Smith) F. L. Stevens 1913, *Agrobacterium savastanoi* (E. F. Smith) Starr and Weiss 1943, *Bacillus oleae* (Arcangeli) Trevisan 1889, *B. prillieuxianus* Trevisan 1889, *B. oleae tuberculosis* Savastano 1889.

Возбудитель туберкулеза маслины.

Палочки размером $0,4 - 0,5 \times 1,2 - 1,5$ мкм, подвижны посредством 1—4 полярных жгутиков, грамотрицательны. На агаре колонии прозрачные, белые, круглые, плоские, с ровными краями, растут медленно. Бульон слабо мутнеет с образованием тонкой пленки. Лезван не образуют, желатин не разжижают, молоко только пептонизируют, нитраты не восстанавливают. Индол образуют слабо, не образуют H_2S , крахмал не гидролизуют. Продуцируют кислоту из сахарозы, декстрозы, галактозы. Оптимальная температура роста $25-26^\circ C$, максимальная $34-35$, минимальная $1^\circ C$.

Туберкулез маслины проявляется в образовании в большом количестве на корнях, стволах, ветвях и листьях быстро разрастающихся наплывов, наростов, которые вначале округлой формы, затем становятся приплюснутыми, растрескиваются. Наросты сначала мягкие, затем твердеют, постепенно внутри ткань разлагается, образуя лабиринтообразные пустоты — каверны, которые заполнены большим количеством бактерий. Последние, попав на раны, ссадины дерева, вызывают вторичное заражение. Проникая через древесину в сосуды, бактерии по ним достигают других частей дерева и вызывают образование новых наростов.

Больные побеги плохо растут, становятся карликовыми, бесплодными или отмирают. Это отражается на урожайности. Зараженное дерево обычно не выздоравливает. Монофаг.

Распространение: бактериоз известен в Италии, Франции, Испании, Португалии, по всему Средиземноморскому побережью, в Алжире, Тунисе, Аргентине, США, в СССР (Крым.).

Pseudomonas syringae pv. *sesami* (Malkoff 1906) Young et al. 1978
Син.: *Pseudomonas sesami* Malkoff 1906, *Bacterium sesami* (Malkoff) Nakata 1930, *B. sesamicola* Takimoto 1927, *Phytomonas sesami* (Malkoff) Kovachevsky 1930, *Ph. sesamicola* (Takimoto) Magrou 1937.

Возбудитель бактериоза кунжута.

Палочки $0,6-0,8 \times 1,2-3,8$ мкм, подвижны при помощи 2—5 полярных жгутиков, грамотрицательны, капсулы нет. Продуцируют флюоресцирующий пигмент. На агаре колонии белые, круглые, плоские, гладкие, края ровные. В бульоне быстро растут, пленки не образуют. Желатин разжижают, леван образуют, молоко только пептонизируют, нитраты не восстанавливают. Индол и H_2S не образуют. Продуцируют кислоту из декстрозы, не образуют из лактозы, сахарозы, глицерина. Крахмал не гидролизуют. Оптимальная температура роста $30^\circ C$, максимальная 35 , минимальная $0^\circ C$.

Болезнь появляется, когда растение кунжута имеет высоту $1,0-1,5$ см. Поражения развиваются, главным образом, у основания черешка и распространяются на лист, где образуются угловатые темно-коричневые пятна, а с нижней стороны листа выступает эксудат. Центр пятна становится темным с темно-коричневым краем. Ткань пятен высыхает, продырявливается. При сильной инфекции листья опадают. Болезнь протекает быстро, в течение 3—4 сут все листья могут быть поражены, стебель часто загнивает.

Распространение: Болгария, Италия, США, Бразилия, Индия, Япония, Корея. В СССР отмечен на Северном Кавказе.

Pseudomonas syringae pv. *stratifaciens* (Elliott 1927) Young et al. 1978

Син.: *Bacterium stratifaciens* Elliott 1927, *Phytomonas stratifaciens* (Elliott) Bergey et al. 1930, *Pseudomonas stratifaciens* (Elliott) Starr and Burkholder 1942.

Возбудитель полосатого бактериоза овса и ячменя.

Палочки размером $0,66 \times 1,76$ мкм, имеют капсулу, подвижны при помощи нескольких полярных жгутиков, грамотрицательны, продуцируют флюоресцирующий пигмент. Образуют на агаре белые слабоприподнятые колонии с цельными или слегка волнистыми краями. В бульоне вызывают помутнение, кольцо и тонкую пленку. Желатин разжижают, молоко свертывают и пептонизируют, редукция нитратов слабая, индол не образуют. Продуцируют кислоту из декстрозы, левулезы, сахарозы, но не из мальтозы, лактозы, глицерина и маннита. Крахмал гидролизуют. Оптимальная температура роста $22^\circ C$, максимальная $33-35$, минимальная $1^\circ C$.

Заболевание начинается с появления на листьях вдавленных водянистых полос с узкими и желтыми краями. Со временем пятна становятся бурыми, охватывая всю пластинку листа. Вдоль полос появляются капли эксудата, которые застывают в виде белой пленки. Поражаются в основном листья, но полосы можно наблюдать на стеблях, влагалищах, чешуйках метелок. Растение обычно засыхает.

В естественных условиях возбудитель вызывает бактериоз овса и в слабой степени ячменя.

Распространение: бактериоз зарегистрирован в США, Канаде, СССР, Австралии и других странах.

Pseudomonas syringae pv. *tabaci* (Wolf and Foster 1917) Young et al. 1978

Син.: *Bacterium tabacum* Wolf and Foster 1917, *B. tabacum* emend. Wolf and Foster 1918, *Phytomonas tabacae* (Wolf and Foster) Bergey et al. 1923, *Ph. tabaca* (Wolf and Foster) Bergey et al. 1930, *Pseudomonas tabaci* (Wolf and Foster) Stevens 1925.

Возбудитель бактериальной ябрухи (дикого ожога) табака.

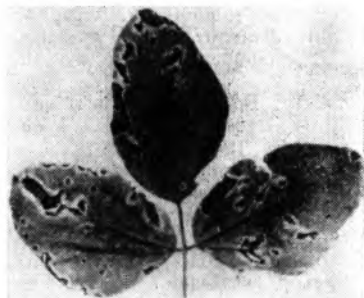
Палочки размером $1,2 \times 3,3$ мкм, подвижны при помощи нескольких полярных жгутиков, граммотрицательны. Продуцируют флюоресцирующий пигмент. На агаре колонии белые, круглые, блестящие, приподнятые в центре, с прозрачными краями. Желатин разжижают, молоко свертывают и пептонизируют, нитраты восстанавливают, образуют леван, не образуют индол и H_2S . Продуцируют кислоту из декстрозы, сахарозы, галактозы, маннозы, левулезы, ксилозы, L-арабинозы, но не лактозы, мальтозы, салицина. Оптимальная температура роста 24—28 °С, максимальная 38, минимальная около 4 °С.

Болезнь чаще наблюдается на листьях, поражаются также чашелистики, семенные коробочки. На молодой рассаде по краям листьев появляются маслянистые мокнущие пятна, хорошо видимые утром.



Рис. 2.15. Бактериоз листа и стебля гороха (искусственное заражение)

Рис. 2.16. Дикий ожог листа сои



Днем пятна подсыхают, приобретают бурую, черную окраску. Сырая погода способствует развитию заболевания.

На более старых листьях в поле появляются круглые хлоротические пятна до 1 см в диам. Через несколько суток ткань пятна начинает отмирать, некротические пятна сливаются. Центральная часть таких больших пятен обычно приподнята, более темноокрашена, на остальной наблюдаются концентрические круги. В сырую погоду вокруг пятна образуется хлоротический ореол, исчезающий в сухую погоду. На черешках листьев иногда развиваются светло-коричневые вдавленные пятна, на пораженных семенных коробочках — небольшие бурые, тоже вдавленные пятна.

P. syringae pv. *tabaci* является возбудителем вредоносной и широко распространенной на табачных плантациях болезни.

Растениями-хозяевами возбудителя являются табак, томаты, петуния, баклажаны, вигна, соя и многие др. (рис. 2.16).

Распространение: во всех районах возделывания табака и махорки, где летом выпадает достаточное количество осадков: в США, странах Европы, Южной Африки, Аргентине, Бразилии, Новой Зеландии и СССР (Западная Грузия, Краснодарский край, Украинская ССР).

Pseudomonas syringae* pv. *tagetis (Hellmers 1955) Young et al. 1978.
Возбудитель бактериоза барчатцев прямостоячих.

Палочки 1,5 — 3,1 × 0,5 — 0,9 мкм, подвижны посредством 1—2 полярных жгутиков, грамтрицательны, имеют тонкую капсулу. Колонии округлые, блестящие, серые, не образуют флюоресцирующий пигмент. Оптимальная температура роста 27—28 °С, максимальная 33—35 °С. Образуют кислоту из ксилитозы, фруктозы, глюкозы, галактозы, маннозы, сахарозы, раффинозы, глицерина. Лактозу, мальтозу, салицин, декстрин, инулин, этанол и сорбит не ферментируют. Индол и H₂S не образуют, нитраты не восстанавливают.

Поражаются, главным образом, листья, реже чашелистики цветов, только при сильном поражении можно наблюдать пятна и на лепестках цветков, стебли не поражаются. На растении образуются округлые или угловатые, мелкие и крупные (0,3—2 см в диам.) черно-коричневые пятна, не имеющие желтого ореола.

Распространение: Дания.

Pseudomonas syringae* pv. *theae (Hori 1915) Young et al. 1978

Син.: *Bacillus theae* Hori and Bokura 1915.

Возбудитель бактериоза растения чая.

Палочки размером 0,8—1,0 × 1,4—1,8 мкм, подвижны посредством 5—8 жгутиков, грамтрицательны. На желатине вырастают блестящие колонии серо-белого цвета, через 2 сут становятся темно-коричневыми. Желатин разжижают, молоко не свертывают, слабо образуют индол. Глюкозу и сахарозу не ферментируют.

Заболевание проявляется в образовании коричневых пятен на старых листьях, ветках и черешках чайного куста.

Распространение: Япония.

Pseudomonas syringae* pv. *tomato (Okabe 1933) Young et al. 1978

Син.: *Bacterium tomato* Okabe 1933, *B. punctulans* Bryan 1933, *Phytomonas tomato* (Okabe) Magrou 1937, *Ph. punctulans* (Bryan) Magrou 1937, *Pseudomonas tomato* (Okabe) Alstatt 1944, *P. punctulans* (Bryan) Nagel 1944.

Возбудитель бактериальной пятнистости томатов.

Палочки размером 0,69—0,97 × 1,8—6,8 мкм, подвижны посредством 1—3 полярных жгутиков, грамтрицательны. Продуцируют флюоресцирующий пигмент. На агаре белые, округлые, слабо приподнятые с гладкой блестящей поверхностью колонии. На бульоне муть с пленкой, образуют леван. Желатин разжижают. Молоко свертывают, нитраты восстанавливают, индол и H₂S не образуют. Образуют кислоту из декстрозы, сахарозы, маннита, глицерина: не образуют из лактозы и мальтозы. В присутствии 3 %-ного NaCl растут слабо. Оптимальная температура роста 20—25 °С.

Заболеванию подвержены в первую очередь листья, особенно молодые. На последних образуются водянистые, желтовато-коричневые, позже темно-коричневые, неправильно круглые пятна. Центр поражения приподнят, оно приобретает желто-зеленый ореол. Пятна сливаются, сморщиваются, край пятна неровный. На плодах образуются мелкие черные, слабо приподнятые, относительно поверхностные поражения.

Помимо томатов поражает дыни.

Данный бактериоз распространен, часто носит эпидемический характер, может приносить значительные экономические потери при благоприятных для болезни условиях.

Распространение: США, Тайвань и др.

Pseudomonas syringae* pv. *viburni (Thornberry and Anderson 1931) Young et al. 1978

Син.: *Phytomonas viburni* Thornberry and Anderson 1931,

Bacterium viburni (Thornberry and Anderson) Burgwitz 1935, *Pseudomonas viburni* (Thornberry and Anderson) Stapp 1935.

Возбудитель бактериальной пятнистости калины.

Палочки размером $0,5-1,0 \times 1,0-2,0$ мкм, есть капсула, подвижны посредством 2—4 полярных жгутиков. Продуцируют флюоресцирующий пигмент. На агаре колонии нежные, серые, округлые с ровными краями. Образуют муть и пленку в бульоне. Желатин не разжижают. Молоко не пептонизируют, нитраты не восстанавливают. Индол и H_2S не образуют, крахмал не гидролизуют. Не ферментируют ксилозу, рамнозу, глюкозу, маннозу, галактозу, фруктозу, лактозу, мальтозу, сахарозу, раффинозу, декстрин, инулин, глицерин, маннит, сорбит, дульцит, салицин. Оптимальная температура роста $25^\circ C$, максимальная 35 , минимальная $12^\circ C$.

Поражения развиваются прежде всего на листьях и молодых ветках. На листьях они сначала водянистые, округлые, затем развиваются неправильной формы вдавленные коричневые пятна 2—4 мм в диам. Центральная часть пятна просвечивает на свет. На молодых ветках поражения водянистые, удлиненные, вначале поверхностные, затем несколько вдавливаются, но ограничиваются только корой. Поражает различные виды калины.

Распространение: США.

Pseudomonas viridiflava (Burkholder 1930) Dowson 1939

Син.: *Phytophthora viridiflava* Burkholder 1930, *Bacterium viridiflavum* (Burkholder) Burgwitz 1935

Обычный эпифит и потенциальный патоген, который при определенных условиях вызывает поражение фасоли.

Палочки $0,6-1,2 \times 1,35-3,6$ мкм, подвижны посредством 1—2 жгутиков, грамотрицательны, не образуют леван, разжижают желатин, не гидролизуют крахмал, пептонизируют без свертывания молоко, нитраты не восстанавливают. Слабо образуют H_2S , не образуют индол. Колонии желтоватого цвета на среде с 5 %-ной сахарозой и золотисто-коричневого — с дрожжевым экстрактом или глицерином. У некоторых штаммов можно наблюдать голубовато-зеленый нерастворимый пигмент. В декстрозном бульоне образуется оранжево-желтый пигмент.

Штаммы способны утилизировать разнообразные органические субстраты.

Вариабельность в морфологии колоний: колонии обычного типа, выпуклые, кремово-желтые, другие — плоские, матовые, серые. Не образуют лецитиназу, гидролизуют эскулин. Не аккумулируют поли- β -оксибутират в качестве источника углерода, продуцируют флюоресцирующий пигмент, каротиноиды; феназиновый, оранжевый пигменты не продуцируют. Не имеют аргининдигидролазную систему, оксидазотрицательны, не способны к денитрификации, не утилизируют 2-кетоглюконат, β -аланин, гераниол.

Поражение на зеленых стручках фасоли имеют красно-коричневый цвет. При инокуляции молодых растений бактерии быстро распространяются по растению, вызывая некрозы. Часть растения, выше места введения, может погибнуть. Имеется четкая граница между здоровой и пораженной тканью. Здоровая ткань, однако, может образовывать галлы, которые иногда в 2 раза больше в диам., чем стебель. В местах поражения могут выступать красновато-коричневые капли эксудата. Возбудитель быстро теряет вирулентность при хранении.

Кроме фасоли поражает вигну, сою, хризантемы, петрушку, томаты и другие виды.

Распространение: Англия, Швеция, США, Кения.

Другие вредоносные виды: *Pseudomonas syringae* pv. *garcae* (Amagal, Teixeira and Pinheiro 1956) Young et al., 1978, поражает кофейное дерево; *P. syringae* pv. *ulmi* (Sutic and Tesic 1958) Young et al. 1978, поражает ильм.

**Виды с неустановленной естественной связью
с хорошо описанными видами рода *Pseudomonas***

***Pseudomonas amygdali* Psallidas and Panagopoulos 1975**

Возбудитель бактериоза миндального дерева.

Палочки $0,7 \times 1,7$ мкм, подвижны посредством 1—6 жгутиков, расположенных полярно.

Температурные границы роста 3—32 °C.

Не образуют флюоресцирующий пигмент. Образуют кислоту из глюкозы, маннозы, галактозы, фруктозы, сахарозы, маннита, сорбита, D-рибозы, L-арабинозы. Не ферментируют ксилозу, лактозу, мальтозу, мелибиозу, трегалозу, раффинозу, инулин, салицин, дульцит, инозит и ряд других соединений. Некоторые изоляты имеют уреазу. Лецитиназу и аргининдигидролазную систему не имеют, не гидролизуют желатин, казеин, эскулин, крахмал. Нитраты не восстанавливают.

Реакция сверхчувствительности на табаке положительна. На миндальном дереве образуют некрозы и разрастание ткани. Монофаг.

Распространение: Греция.

***Pseudomonas andropogonis* (Smith 1911) Stapp 1928**

Син.: *Pseudomonas stizolobii* (Wolf 1920) Stapp 1935, *Aplanobacter stizolobii* Wolf 1920.

Возбудитель бактериоза сорго, суданской травы, кукурузы, клевера.

Палочки размером $0,5—0,7 \times 1—2$ мкм, с 1—2 полярными жгутиками. Не продуцируют флюоресцирующий пигмент. Большинство штаммов оксидазоотрицательны. Желатин разжижают, нитраты восстанавливают, аргининдигидролазная система отсутствует. Утилизируют глюкозу, фруктозу, маннозу, галактозу, аденин, глицерин, сорбит, маннит. Сахарозу, мальтозу, раффинозу, салицин, дульцит не ферментируют.

***Pseudomonas asplenii* (Ark and Tompkins 1946) Savulescu 1947**

Син.: *Phytomonas asplenii* Ark and Tompkins 1946.

Возбудитель пятнистости листьев костенца.

Палочки размером $0,3—0,5 \times 1,2—2,4$ мкм, подвижны посредством 1—3 полярных жгутиков, грамотрицательны. В культуре продуцируют флюоресцирующий пигмент. На МПА колонии серовато-белые, гладкие. Желатин разжижают, нитраты не восстанавливают, молоко не свертывают, индол и H_2S не образуют, крахмал не гидролизуют. Образуют кислоту из декстрозы, сахарозы, мальтозы, арабинозы, ксилозы, глицерина, галактозы, фруктозы, но не раффинозы. Оптимальная температура роста 22—30 °C.

Болезнь начинается с образования небольших водянистых просвечивающих пятен на одной или обеих сторонах листа, чаще на верхней. При теплой и влажной погоде пятна быстро увеличиваются, могут поразить весь лист. Возможна гибель растения в случае сильного поражения бактериозом.

Распространение: США.

***Pseudomonas avenae* Manns 1909**

Син.: *Pseudomonas alboprecipitans* Rosen 1922.

Возбудитель бактериоза овса и лисохвоста.

Палочки $0,6 \times 1,6$ мкм, имеют полярный жгутик. Флюоресцирующий пигмент не образуют. Нитраты восстанавливают. Кислоту образуют из декстрозы, галактозы, маннита, слабо из глицерина. Не ферментируют сахарозу, лактозу и мальтозу. Оксидазоотрицательны. Слабо гидролизуют крахмал. Оптимальная температура роста 36°C .

Заболевание проявляется в виде пятнистостей на листьях. Пятна имеют желтый ореол.

Распространение: США, Канада, СССР, ряд стран Западной Европы.

Pseudomonas cattleyae (Pavarino 1911) Savulescu 1947

Син.: *Bacterium cattleyae* Pavarino 1911, *Phytomonas cattleyae* (Pavarino) Ark and Thomas 1946.

Возбудитель бактериальной пятнистости растений семейства орхидных и некоторых других растений.

Палочки $0,4-0,6 \times 2,4$ мкм, подвижны посредством 1—2 жгутиков, грамотрицательны. На МПА колонии серовато-белые, гладкие, быстрорастущие. Желатин не разжижают, молоко не изменяют, нитраты восстанавливают. Индол и H_2S не образуют. Кислоту продуцируют из арабинозы, декстрозы, галактозы, лактозы, левулезы, сахарозы, ксилозы, дульцита, глицерина, маннита. Не образуют кислоту из раффинозы.

При заболевании на листьях образуются небольшие темные водянистые пятна, быстро увеличивающиеся в размере; с возрастом они становятся темно-коричневыми. Может быть поражена значительная часть листа, при благоприятных условиях поражается верхушка растения.

Распространение: Италия и США.

Pseudomonas cissicola (Takimoto 1939) Burkholder 1948

Син.: *Aplanobacter cissicola* Takimoto 1939.

Возбудитель бактериальной пятнистости циссуса.

Палочки размером $0,5-0,9 \times 1,0-2,0$ мкм, имеют капсулу, неподвижны.

На КА колонии белые, округлые, гладкие. Желатин не разжижают, молоко не свертывают, нитраты не восстанавливают, не образуют индол и H_2S , крахмал не гидролизуют. Нет кислоты из сахарозы, декстрозы, лактозы, глицерина. Оптимальная температура роста 30°C .

Заболевание проявляется в виде черных пятен на листьях. Растением-хозяином возбудителя является *Cissus japonica*.

Распространение: Япония.

Pseudomonas corrugata Roberts and Scarlett 1981

Син.: *Pseudomonas corrugata* Scarlett et al. 1978.

Возбудитель пустостебельности томатов.

Палочки, подвижные посредством 1 полярного жгутика, аккумуляруют поли- β -оксибутират. Колонии морщинистые, желтоватые, иногда с зеленым центром. Со временем они могут стать желто-коричневыми. Возбудитель образует желто-зеленый нефлюоресцирующий пигмент. Желатин гидролизует, имеет лецитиназу, леван не образует. Растет при 37°C , не растет при 41°C .

Способность вызывать гниль ломтиков лука, неспособность утилизировать D-арабинозу, целлобиозу, адипат, мезо-тарtrate, отсутствие пектатного гидролиза отличают *P. corrugata* от *P. seraciac* и *P. gladioli*.

Возбудитель поражает томаты. Особенно распространен и вредоносен в теплицах.

Распространение: Англия, Франция и др.

Pseudomonas rubrilineans (Lee, Purdy, Barnum, Martin, 1925) Stapp 1928

Син.: *Phytomonas rubrilineans* Lee, Purdy, Barnum, Martin 1925.

Bacterium rubrilineans (Lee et al.) Elliott 1930, *Xanthomonas rubrilineans* (Lee et al.) Starr and Burkholder 1942.

Возбудитель бактериоза сахарного тростника, суданки, кукурузы и некоторых других растений.

Палочки размером $0,7 \times 1,6$ мкм, не имеют капсулы, подвижны посредством полярного жгутика, грамотрицательны, оксидазоположительны. Факультативные анаэробы. На МПА колонии темно-желтого цвета, небольшие, гладкие, блестящие. Желатин разжижают, молоко пептонизируют без свертывания. Нитраты восстанавливают, H_2S образуют. Кислоту образуют из глюкозы, фруктозы, галактозы, глицерина, сорбита, арабинозы и маннита, не образуют из лактозы, мальтозы, сахарозы, рафинозы, салицина.

На молодом сахарном тростнике заболевание проявляется в виде длинных узких темно-красных полос на листьях. Начинается бактериоз с появления водянистых темно-зеленых полос, идущих вверх и вниз по листу. Только при сильном развитии болезни наблюдается поражение обертки листа. Чаще болеют растения среднего яруса. Если заболевают центральные побеги, может наступить гниль верхушки. Возбудитель проникает в растение через устьица.

Растениями-хозяевами являются сахарный тростник, сорго, суданская трава, кукуруза.

Распространение: заболевание обнаружено в США, на Кубе, Бразилии, Колумбии, Гаваях, Филиппинах, Японии, Австралии, Индии, Африке

Pseudomonas rubrisubalbicans (Christopher and Edgerton 1930) Krasilnikov 1949

Син.: *Phytomonas rubrisubalbicans* Christopher and Edgerton 1930, *Bacterium rubrisubalbicans* (Christopher and Edgerton) Burgwitz 1935, *Xanthomonas rubrisubalbicans* (Christopher and Edgerton) Savulescu 1947.

Возбудитель бактериоза сахарного тростника и других растений.

Палочки, имеющие капсулу, подвижны посредством нескольких полярных жгутиков, аэроб, грамотрицательны, оксидазоположительны. На агаре колонии серо-белого цвета, блестящие, приподнятые, прозрачные. Желатин не разжижают, H_2S не продуцируют. Используют глюкозу, фруктозу, галактозу, арабинозу, лактозу, маннит, глицерин, сорбит, декстрозу, не утилизируют мальтозу, сахарозу, рафинозу, маннозу.

Оптимальная температура роста $30^\circ C$.

На листьях развиваются, главным образом, красные, иногда белые полосы, или белеют края листьев. Полосы идут параллельно жилкам листьев и могут быть от маленьких до 1 м в дл. Эксудат не выделяется на листьях.

Растениями-хозяевами бактерии являются сахарный тростник, сорго и др.

Распространение: США.

Pseudomonas woodsii (E. F. Smith, 1911) Stevens 1925

Син.: *Bacterium woodsii* E. T. Smith 1911, *Phytomonas woodsii* (E. F. Smith). Bergey et al. 1930.

Возбудитель пятнистости гвоздики.

Палочки размером $0,47-1,05 \times 1,05-2,1$ мкм, грамотрицательны, не образуют спор, подвижны посредством одного или нескольких полярных жгутиков.

На МПА колонии небольшие округлые, кремовые, в бульоне хорошо растут. Желатин не разжижают. Молоко подшелачивают, но не свертывают. Нитраты не восстанавливают. Индол не образуют, H_2S образуют слабо. Кислоту продуцируют из декстрозы, левулезы, галак-

тозы, арабинозы, ксилозы, рамнозы, лактозы, глицерина, маннита. Не образуют кислоты из сахарозы, мальтозы и салицина. Крахмал не гидролизуют.

Заболевание проявляется, главным образом, в виде пятнистости листьев. Пятна вначале мелкие, светло-коричневые с водянистой каймой, затем вдавленные, коричневые до 8—12 мм в дл. При большой влажности бактерии образуют капли экссудата. Листья желтеют, вянут и погибают. Естественное поражение наблюдается на стеблях и цветочных почках.

Распространение: Канада, США, Италия, Болгария и некоторые другие страны.

Род *Xanthomonas*

Палочки размером $0,4-0,7 \times 0,7-1,8$ мкм. Не продуцируют внутриклеточно поли- β -оксибутират. Грамотрицательны. Подвижны посредством одного полярного жгутика, редко — двух. Облигатные аэробы, имеют строго дыхательный тип метаболизма, O_2 — конечный электронный акцептор. Не являются денитрификаторами и не восстанавливают нитраты. Оптимальная температура роста 25—30 °C, максимальная 30 — 39 °C.

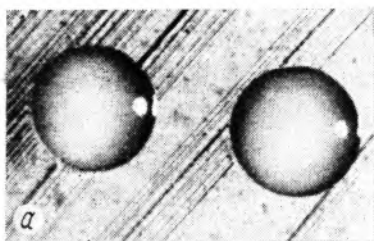
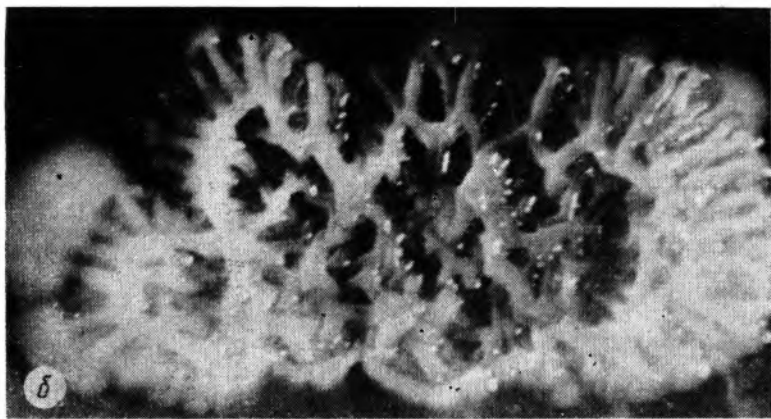


Рис. 2.17. Колонии бактерий рода *Xanthomonas*:
а — S-форма б — R-форма

Рис. 2.17. Колонии бактерий рода *Xanthomonas*:

а — S-форма б — R-форма



Колонии на агаровых средах обычно желтые гладкие, слизистые, встречаются шероховатые (рис. 2.17). Тест на оксидазу отрицателен или слабо положительный. Каталазоположительны. Хемоорганотрофы, способные использовать различные углеводы и соли органических кислот в качестве источника углерода. Не используют аспаргин в качестве единственного источника углерода и азота. Ингибитором роста культуры является 0,1 % трифенил тетразолий хлорид.

Требуют факторов роста, а именно: метионин, глютаминовую, никотиновую кислоты или их комбинации. Все виды фитопатогенны.

С бактериями рода *Xanthomonas* имеет много сходных черт *Pseudomonas maltophilia* (состав жирных кислот ЛПС клеточной стенки, активность ряда ферментов и т. д.). Эти данные, а также результаты гибридизации нуклеиновых кислот свидетельствуют о необходимости переноса этого вида в род *Xanthomonas* или новый род.

Типовой вид *Xanthomonas campestris* (Pammel 1895) Dowson, 1939.

Нет данных о наличии фимбрий и пили. Продуцируют желтый пигмент за исключением видов *X. campestris* pv. *manihotis* и *X. campestris* pv. *ricini*. Установлено, что пигменты бактерий рода *Xanthomonas* не каротиноидной природы, а представляют собой высокоспецифические бромированные ариловые полиены, ксантомонадины.

Все виды бактерий рода *Xanthomonas* относятся к возбудителям бактериальных болезней. Передаются различными путями: семенами, с растительными остатками, многолетними растениями, при помощи насекомых. Зараженность семян может быть внутренняя и внешняя. Передача инфекции происходит также в результате деятельности человека.

***Xanthomonas albilineans* (Ashby 1929) Dowson 1943**

Син.: *Bacterium albilineans* Ashby 1929, *Phytomonas albilineans* (Ashby) Magrou 1937, *Agrobacterium albilineans* (Ashby) Savulescu 1947, *Pseudomonas albilineans* (Ashby) Krasilnikov 1949, *Xanthomonas albilineans* var. *paspali* Orian 1962.

Возбудитель ожога листьев сахарного тростника.

Палочки 0,25—0,3 × 0,6—1,0 мкм, подвижны посредством полярного жгутика, грамотрицательны. На агаре образуют темножелтые колонии, блестящие с ровными краями. Желатин не разжижают, молоко оставляют без изменения, нитраты не восстанавливают, не образуют, NH_3 , индол, H_2S . Кислоту образуют из глюкозы, сахарозы, маннозы, ксилозы. Крахмал не гидролизуют. Не образуют мукоидных колоний на питательном агаре с добавлением 5 % глюкозы, продуцируют ксантомонадины, гидролизуют эскулин, не обладают уреазной активностью, каталазоположительны. Не имеют аргининдигидролазной системы, лизин- и орнитиндекарбоксилазы.

Требует факторов роста — метионина и глютаминовой кислоты. Не переносит концентрации NaCl выше 0,5 %. Оптимальная температура роста около 25 °C, максимальная 37 °C.

Вызывает сосудистое заболевание, проявляющееся в острой и хронической форме. Они различны в проявлении, но могут переходить одна в другую. При острой форме заболевания растения быстро увядают и погибают. Наиболее характерным внешним симптомом хронической формы являются прямые узкие, хорошо видимые беловатые полосы, которые тянутся на всю длину листа. На более старых листьях полосы расширяются и теряют свою строгую форму, развиваются неправильной формы красноватые полосы, позднее пораженная ткань листа вянет. Такое усыхание характерно при сухой погоде. Другой симптом хронической формы — образование боковых побегов, на которых также образуются полосы на листьях. Побеги, достигнув определенной длины, отмирают. Покраснение сосудистых пучков при поперечном срезе также является симптомом болезни.

Поражает также просо, сорго, кукурузу.

Распространение: Япония, Австралия, Ява, Филиппины, Мадагаскар, Бразилия и другие страны.

***Xanthomonas ampelina* Panagoulou 1969**

Возбудитель бактериоза виноградной лозы.

Палочки подвижны посредством полярного жгутика, каталазо-положительны. Растут медленно, продуцируют коричневый диффундирующий пигмент на галактозо-меловом агаре с добавлением дрожжевого экстракта. Предполагают природу пигмента, отличную от ксантомонадинов. Нет мукоидного роста на питательном агаре с добавлением 5 %-ной глюкозы. Не гидролизуют желатин, эскулин, крахмал. Не образуют индол, не все штаммы образуют H_2S . Обладают уреазной активностью. Продуцируют кислоту из арабинозы, галактозы. Не образуют или образуют слабо из глюкозы, сахарозы, маннозы, трегалозы, целлобиозы, фруктозы, лактозы, мальтозы, ксилозы, рибозы, мелобиозы, раффинозы, адонита, маннита, сорбита, дульцита, рамнозы, салицина, инулина. Максимальная температура роста 30 °C. Максимальное содержание NaCl в среде 1,0 %.

X. ampelina имеет ряд признаков (наличие нитевидных клеток, присутствие уреазы, утилизация тартратов, слабое образование кислоты из глюкозы, состав ферментов синтеза ароматических аминокислот), которые являются атипичными для бактерий рода *Xanthomonas*.

Вызывает пятнистость, язвенно-раковое заболевание виноградной лозы, увядание.

Распространение: США, европейские страны.

Xanthomonas axonopodis Starr and Garces 1950

Возбудитель гоммоза (камедетечения) у ряда растений семейства злаковых.

Палочки $0,4 \times 1-3$ мкм. Растут медленно, небольшие желтые колонии появляются на седьмые сутки. Нет мукоидного роста в агаре с добавлением 5 %-ной глюкозы, каталазоположительны, имеют полярный жгутик, продуцируют ксантомонадины, гидролизуют эскулин и крахмал, не гидролизуют желатин, образуют H_2S из пептона, индол не образуют, не обладают уреазной активностью, не имеют аргининди-гидролазную, лизин- и орнитиндекарбоксилазную активности. Образуют кислоту из глюкозы, сахарозы, трегалозы; не образуют из арабинозы, маннозы, галактозы, целлобиозы, фруктозы, лактозы, мальтозы, раффинозы, декстрина, глицерина, адонита, маннита, сорбита, дульцита, рамнозы, салицина, инулина. Плохо растут на питательном агаре; для роста им необходимы аминокислоты, но точные требования не изучены. Не восстанавливают нитраты. Оптимальная температура роста 30 °C. Максимальная температура роста составляет 35—37 °C, максимальное содержание NaCl в среде — 1,0 %. Оптимум pH 6,6—7,6, минимум — 5,8.

Распространение: Колумбия.

Xanthomonas beticola (Smith, Brown, Townsend) Savulescu 1947

Син.: *Bacterium beticulum* Smith, Brown, Townsend 1911, *B. beticola* (Smith, Brown, Townsend) Potebnia 1915, *Pseudomonas beticola* (Smith, Brown, Townsend) Holland 1920, *Phytomonas beticola* (Smith, Brown, Townsend) Bergey et al. 1923.

Возбудитель туберкулеза свеклы.

Короткие палочки, для которых характерно активное поступательно-вращательное движение. Колонии плоские, слизистые (рис. 2.18), имеют не совсем ровные края, у них отсутствует зеленоватый оттенок, характерный для большинства видов ксантомонад.

Восстанавливают нитраты, свертывают молоко без пептонизации, на средах с источниками углерода образуют не только кислоту, но и газ.

При туберкулезе свеклы происходит разрастание ткани с образованием наростов — бугорков. Поражаются столовые, сахарные и кормовые сорта.

Опухоли отличаются от наростов корневого рака. Туберкулезные опухоли имеют неправильную форму, шероховатую поверхность, располагаются чаще на верхней части корнеплода. При корневом раке об-

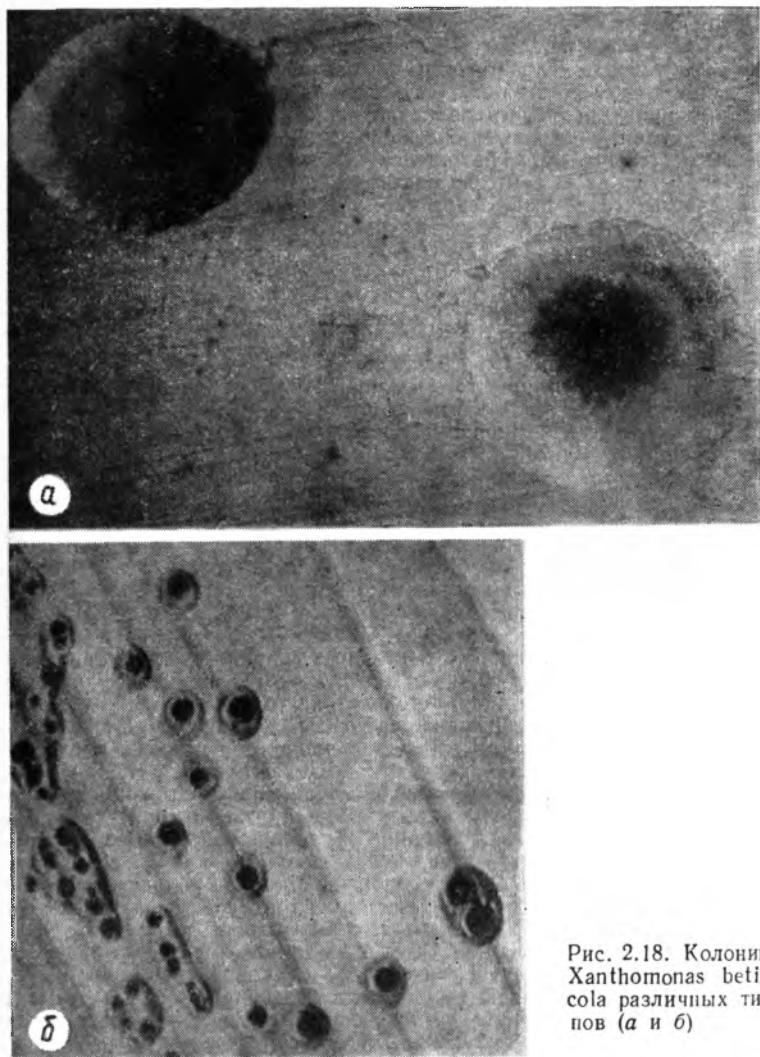


Рис. 2.18. Колонии *Xanthomonas beticola* различных типов (а и б)

разуются шарообразные, с более гладкой поверхностью, наросты, которые как бы сидят на ножке. Но главное — при корневом раке внутренняя ткань опухоли плотная, светлая. Ткань наростов туберкулеза более рыхлая, с кавернами, которые заполнены серовато-желтой

гнилью, содержащей возбудителя. Для *X. beticola* характерна узкая специализация.

Больные корнеплоды быстро разлагаются под влиянием вторичной инфекции. Поэтому они являются источником гнили в овощехранилищах. У них значительно снижается сахаристость.

Распространение: США. С 1944 г. бактериоз обнаружен в различных областях СССР.

***Xanthomonas fragariae* Kennedy and King 1962**

Возбудитель угловатой пятнистости листьев земляники.

Мукоидный рост на агаре с добавлением 5 % глюкозы, ксантомонадины продуцируют, гидролизуют желатин и крахмал, не гидролизуют эскулин, не образуют H_2S , не имеют уреазной активности, каталазоположительны. Образуют кислоту из глюкозы, сахарозы, маннозы, фруктозы, но не из лактозы, мальтозы, ксилозы, рибозы, мелибиозы, раффинозы, мелезитозы, декстрина, арабинозы, галактозы, трегалозы, целлобиозы, глицерина, адонита, маннита, сорбита, дульцита, рамнозы, салицина, инулина. Требуют факторов роста в виде аминокислот, восстанавливают нитраты, не образуют индол. Аргининдигидролаза, лизин-, орнитиндекарбоксилазы отсутствуют. Максимальная температура роста 33 °С, максимальное содержание NaCl в среде 0,5—1,0 %.

Распространение: Италия.

***Xanthomonas campestris* (Pammel, 1896) Dowson 1939**

Син.: *Bacillus campestris* Pammel 1895, *Pseudomonas campestris* (Pammel) E. F. Smith 1897, *Bacterium campestre* (Pammel) E. F. Smith 1897, *B. campestris* (Pammel) Chester 1897, *Phytomonas campestris* (Pammel) Bergey et al. 1923.

Возбудитель сосудистого бактериоза многих растений.

Многие штаммы вида нуждаются в факторах роста (метионин, глютаминовая и никотиновая кислоты).

В вид *X. campestris* в настоящее время включено 125 патоваров [107]; наиболее распространенные в наших широтах даны несколько подробнее. Типовые штаммы патоваров представлены в таблице.

***Xanthomonas campestris* pv. *campestris* (Pammel (1895) Dowson 1939**

Возбудитель сосудистого бактериоза широкого круга растений.

Палочки размером 0,4 — 0,5 × 0,7 — 3,0 мкм, имеют капсулу, подвижны посредством полярного жгутика, грамотрицательны. На агаре колонии желтые, небольшие, округлые, гладкие, блестящие с ровными краями. Желатин разжижают. Молоко свертывают и пептонизируют, нитраты не восстанавливают. Выделяют NH_3 и H_2S . Кислоту образуют из декстрозы, левулезы, галактозы, арабинозы, ксилозы, мальтозы, сахарозы, раффинозы, глицерина, маннита. Не образуют из рамнозы, лактозы, дульцита, салицина. Гидролизуют крахмал. Мукоидный рост на питательном агаре с добавлением 5 % -ной глюкозы. Образуют ксантомонадины. Гидролизуют эскулин. Не обладают уреазной активностью. Хорошо растут на питательном агаре. Образуют каталазу. Не содержат аргининдигидролазную активность ферментов, лизин- и орнитин-декарбоксилаз. Оптимальная температура роста 35—39 °С, минимальная 5 °С. Могут расти при 5 % -ной концентрации NaCl.

Возбудитель вызывает сосудистое заболевание, в результате которого растения отстают в росте, наблюдается пожелтение листьев и почернение сосудов (рис. 2.19: 2.20). Поражаются растения любого возраста, главным образом, через поры листьев, но заражение может происходить и через пораненные места.

Характерны темноокрашенные сосуды листьев, черешков и кочерыг. Заболевание сильнее проявляется в фазе формирования розетки листьев и головок, чем в фазе образования стручков и созревания семян.

Растения, пораженные в молодом возрасте, могут погибнуть в течение нескольких недель. Увядание одного или нескольких нижних листьев также является важным симптомом заболевания. Инфицированные листья могут опадать один за другим. Почернение сосудистой системы видно только при поперечном срезе. На пораженных корнях репы, редиса, хрена обыкновенного, брюквы развивается сухая гниль, которая обычно переходит в мягкую.

Растениями-хозяевами возбудителя являются: капуста, пастушья сумка, перчик, левкой, редька посевная, жерушник.

Распространение: во многих странах с влажным умеренным или теплым климатом (страны Европы, Япония, Австралия, Новая Зеландия, Северная Африка, Аргентина, Бразилия и др.).

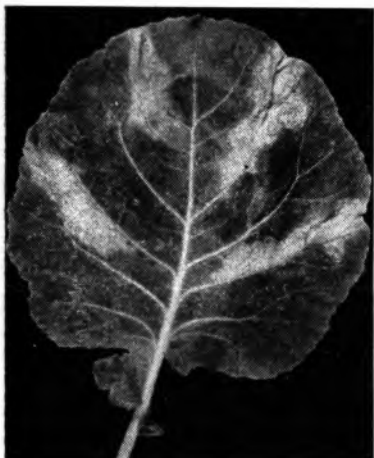


Рис. 2.19. Сосудистый бактериоз капусты (искусственное заражение)

Рис. 2.20. Бактериоз сосудов черешка листа цветной капусты (схематично)



***Xanthomonas campestris* pv. *alfalfae* (Riker, Jones and Davis 1935) Dye 1978**

Син.: *Bacterium alfalfae* Riker, Jones, Davis 1935, *Phytomonas alfalfae* Riker, Jones, Davis 1935, *Pseudomonas alfalfae* Riker, Jones, Davis 1935.

Возбудитель пятнистости листьев люцерны и некоторых других растений

Палочки $0,45 \times 2,4$ мкм, подвижны посредством полярного жгутика, грамтрицательны. Разжижают желатин. Колонии бледно-желтые, гладкие, блестящие. Молоко свертывают. Ферментируют арабинозу, салицин, глюкозу, мальтозу, лактозу с образованием кислоты. Крахмал гидролизуют. Оптимальная температура роста $24-32^{\circ}\text{C}$.

Возбудитель вызывает на листьях люцерны небольшие водянистые пятна, которые со временем становятся темно-коричневыми. Пятна часто окружены желто-коричневым ободком.

Бактерия поражает донник, горох, фасоль, пажитник.

Распространение: США.

***Xanthomonas campestris* pv. *barbareae* (Burkholder 1941) Dye 1978**

Син.: *Phytomonas barbareae* Burkholder 1941.

Возбудитель бактериоза сурепки.

Палочки $0,4 - 0,95 \times 1,0 - 3,15$ мкм, подвижны при помощи полярного жгутика, грамтрицательны. Разжижают желатин. Обра-

азуют H_2S , не образуют индол. Ферментируют с образованием кислоты глюкозу, ксилозу, мальтозу, сахарозу и глицерин. Рамнозу, салицин, аспарагин не утилизируют. Колонии желтые, гладкие, блестящие.

Заболевание характеризуется появлением водянистых темных пятен на листьях и стеблях с признаками гнили.

Распространение: США.

Xanthomonas campestris pv. *begoniae* (Takimoto 1934) Dye 1978

Син. *Bacterium begoniae* Takimoto 1934, *B. begoniae* Buch. ald, 1933, *B. flavozonatum* McCulloch 1937, *Pseudomonas begoniae* (Takimoto) Stapp 1938, *Phytophthora begoniae* (Takimoto) Burkholder 1939, *Ph. flava begoniae* Wieringa 1935, *Xanthomonas flavozonatum* (McCulloch) Dowson 1939.

Возбудитель бактериальной пятнистости бегонии.

Палочки $0,5-0,6 \times 1,2-2,0$ мкм, подвижны посредством полярного жгутика, грамтрицательны. Желатин разжижают, молоко пептонизируют, нитраты не восстанавливают, слабо образуют H_2S . Ферментируют с образованием кислоты глюкозу, сахарозу, лактозу, маннит и глицерин. Крахмал гидролизуют. Оптимальная температура роста $27^\circ C$, максимальная $37^\circ C$.

Колонии на агаре желтые, блестящие, гладкие.

При бактериозе появляются на листьях и стеблях вначале мелкие водянистые, просвечивающие на свет пятна, которые затем увеличиваются в размерах. Сосудистая система также может поражаться.

Распространение: широкое (в Европе, Америке, Азии).

Xanthomonas campestris pv. *carotae* (Kendrick 1934) Dye 1978

Син.: *Pseudomonas carotae* Kendrick 1934, *Phytophthora carotae* Kendrick 1934.

Возбудитель бактериального ожога моркови.

Палочки $0,42-0,85 \times 1,38-2,75$ мкм, подвижны посредством 1—2 полярных жгутиков. Желатин разжижают, грамтрицательны. Нитраты не восстанавливают, крахмал не гидролизуют. Образуют кислоту из глюкозы, ксилозы, сахарозы, лактозы, раффинозы, трегалозы, глицерина, не образуют кислоту из мальтозы, рамнозы. На агаре колонии округлые, гладкие, блестящие, с ровными краями, желтые. Оптимальная температура роста $25-30^\circ C$.

При заболевании на дольках листа образуются мелкие, неправильной формы желтые пятна, со временем темнеющие, засыхающие в центре. Нередко поражение охватывает края листьев, в результате чего дольки последних скручиваются. При сильном поражении верхние листья могут стать совершенно хлоротичными, а нижние — деформированными. На черешках листьев заболевание проявляется в виде удлиненных желто-бурых полос.

Распространение: бактериоз отмечен в США, Канаде, СССР, Австралии и других странах.

Xanthomonas campestris pv. *citri* (Hasse 1915) Dye 1978

Син.: *Pseudomonas citri* Hasse 1915, *Bacterium citri* (Hasse) Doidge 1916, *Bacillus citri* (Hasse) Holland 1920, *Phytophthora citri* (Hasse) Bergey et al. 1923.

Возбудитель рака цитрусовых.

Палочки размером $0,5 \times 0,75 \times 1,5-2,0$ мкм, подвижны посредством полярного жгутика, грамтрицательны. Желатин разжижают, молоко свертывают, нитраты не восстанавливают, образуют H_2S .

Не образуют кислоту из лактозы, галактозы, левулезы, сахарозы, глицерина, маннита. Колонии на агаре желтые, округлые, с ровными краями, блестящие, гладкие. Оптимальная температура роста $25-34^\circ C$.

Поражает листья, ветки, плоды с образованием маленьких водянистых пятен. Ткань разрастается, приподнимается, окрашивается в желто-зеленый цвет. В результате разрастания ткань в центре разрывается, образуются кратерообразные углубления с приподнятыми краями и характерным светлым ореолом.

Пятна на плодах такие же, но без светлого ореола, кратерообразные углубления более заметны.

Распространение: Индия, Китай, Япония, Австралия, Филиппины, США и некоторые другие страны.

Карантинный объект для СССР

Xanthomonas campestris pv. *corylina* (Miller, Bollen, Simmons, Gross and Barss 1940) Dye 1978

Син.: *Phytomonas corylina* Miller et al. 1940, *Xanthomonas corylina* (Miller et al.) Starr and Burkholder 1942.

Возбудитель бактериального ожога орешника.

Палочки размером $0,5-0,7 \times 1,1-3,8$ мкм, подвижны посредством полярного жгутика, образуют колонии на агаре лимонно-желтого цвета, гладкие, блестящие. Желатин разжижают, молоко свертывают, нитраты не восстанавливают, образуют H₂S. Ферментируют с образованием кислоты глюкозу, фруктозу, галактозу, лактозу, сахарозу, мальтозу, ксилозу, раффинозу, маннит.

Поражаются почки, листья, стебли, побеги. Весной почки становятся коричневыми и не распускаются. Побеги часто ломаются и обвисают. Листья покрываются угловатыми мокнущими пятнами. Кора часто дает трещины, на поверхности орехов — черные или коричневые пятна, иногда поражается и ядро. Растения-хозяева — разные виды рода *Corylus*.

Распространение: США.

Xanthomonas campestris pv. *cucurbitae* (Bryan 1926) Dye 1978

Син.: *Bacterium cucurbitae* Bryan 1926, *Phytomonas cucurbitae* (Bryan) Bergey et al. 1930, *Pseudomonas cucurbitae* (Bryan) Stapp 1935, *Xanthomonas cucurbitae* (Bryan) Dowson 1939.

Возбудитель бактериального заболевания тыквы, огурцов и других представителей семейства тыквенных.

Палочки $0,4-0,6 \times 0,5-1,5$ мкм, подвижны с помощью полярного жгутика, грамотрицательны. Колонии округлые, слизистые, желтовато-зеленого цвета, края ровные. Желатин разжижают, нитраты не восстанавливают, H₂S выделяют, не выделяют индол, продуцируют тирозиназу, каталазу, леван, лецитиназу, не образуют аргининди-гидролазу, лизиндекарбоксилазу, пероксидазу. Бактерии ферментируют глюкозу, лактозу, мальтозу, сахарозу, маннозу, ксилозу, галактозу, трегалозу, целлобиозу, маннит, сорбит, дульцит и салицин с образованием кислоты. Оптимальная температура роста 25—30 °C.

На листьях округлые, удлиненные или угловатые хлоротичные пятна, которые некротизируются, становятся светло-бурыми. Некрозы всегда имеют желтый ободок, никогда не выпадают.

При искусственном заражении на зеленых плодах томатов образуется мокрая гниль. На листьях табака возбудитель вызывает PC.

Распространение: США, Индия и др. В СССР широкого распространения не имеет.

Xanthomonas campestris pv. *dieffenbachiae* (Mc-Culloch and Pirone 1939) Dye 1978

Син.: *Bacterium dieffenbachiae* Mc-Culloch, Pirone 1939, *Phytomonas dieffenbachiae* Mc-Culloch, Pirone 1939, *Xanthomonas dieffenbachiae* (Mc-Culloch, Pirone) Dowson 1943.

Возбудитель бактериальной пятнистости листьев диффенбахии.

Палочки $0,3-0,4 \times 1,0-1,5$ мкм, имеют капсулу, подвижны посредством полярного жгутика, грамотрицательны. Колонии желтые, округлые, блестящие, гладкие с ровными краями. Желатин разжижают, молоко пептонизируют нитраты не восстанавливают, выделяют NH_3 и H_2S . Образуют кислоту из декстрозы, сахарозы, лактозы, галактозы, глицерина. Оптимальная температура роста $30-31^\circ\text{C}$.

Распространение: США (теплицы).

Xanthomonas campestris pv. *glycines* (Nakano 1919) Dye 1978

Син.: *Pseudomonas glycines* Nakano 1919, *Bacterium phaseoli* var. *sojense* Hedges 1922, *Phytomonas phaseoli* var. *sojense* (Hedges) Burkholder 1930, *Ph. glycines* (Nakano) Magrou 1937, *Xanthomonas phaseoli* var. *sojiensis* (Hedges 1922) Starr and Burkholder 1942, *Bacterium glycines* (Nakano) Elliot 1930.

Возбудитель пустульного бактериоза или ржаво-бурой пятнистости сои и некоторых других растений семейства бобовых и гречишных.

Палочки размером $0,5-0,9 \times 1,4-2,3$ мкм, подвижны посредством полярного жгутика, грамотрицательны, имеют капсулу. Колонии на КА желтые, слизистые, выпуклые, гладкие, блестящие с ровными краями; через 14—21 сут роста могут претерпевать изменения в структуре. Сбраживают без образования газа лактозу, маннит декстрозу, мальтозу, сахарозу, раффинозу, ксилозу, арабинозу, фруктозу, галактозу, глицерин, декстрин; оставляют без изменения рамнозу, салицин, дульцит, целлюлозу, винную, салициловую, бензойную кислоты, инулин; образуют щелочь в янгарной, лимонной, кислотах. Образуют NH_3 и H_2S .

Уксусной, муравьиной, яблочной индол не продуцируют, нитраты не восстанавливают, разжижают желатин, свертывают и пептонизируют молоко.

Особенностью заболевания является слабая приподнятость центра пораженного участка, образование так называемых пустул, почему заболевание и было названо пустульным (рис. 2.21).

Пустульный бактериоз наблюдается на всех надземных органах, но чаще поражаются листья. Стебли и бобы заболевают значительно реже. На листьях образуются красновато-коричневые или зеленовато-коричневые пятна, которые слабо просвечивают на свет. Они увеличиваются в размерах. Ткань в местах поражения приподнимается. Со временем пустулы лопаются. Изредка наблюдается покоричневение жилок листа. На семенах коричневые растекающиеся пятна, которые могут быть поверхностными или глубинными. На стебле сухие коричневые или шоколадно-красные полосы. В местах поражения стебель может ломаться. Бобы при поражении имеют коричневые округлые или неправильной формы пятна. Возможен переход поражения на семена.

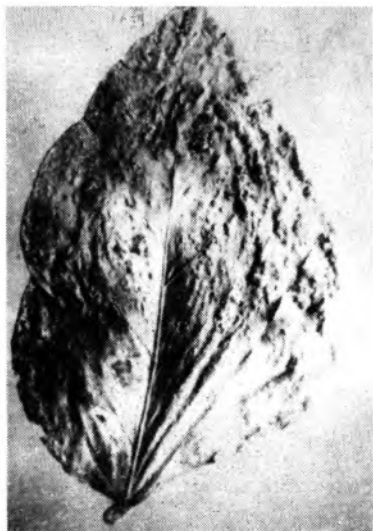


Рис. 2.21. Пустульный бактериоз листа сои

Растениями-хозяевами возбудителя являются соя, фасоль и некоторые другие.

Распространение: широкое в США, Индии, СССР и других странах.

Xanthomonas campestris pv. holcicola (Elliott 1930) Dye 1978

Син.: *Bacterium holcicola* Elliott 1930, *Phytomonas holcicola* (Elliott), Bergey et al., 1934, *Pseudomonas holcicola* (Elliott) Stapp 1935, *Xanthomonas holcicola* (Elliott) Starr and Burkholder 1942.

Возбудитель штриховатой пятнистости листьев сорго и суданской травы.

Подвижные палочки $0,4-0,9 \times 1,0-2,4$ мкм, имеют капсулу, граммотрицательны. Колонии растут медленно; желтые, круглые, приподнятые, чрезвычайно вязкие. Желатин разжижают медленно, крахмал гидролизуют, молоко пептонизируют. H_2S выделяют, индол не образуют. Наблюдается вариабельность в использовании углеводов различными штаммами. Оптимальная температура роста $28-30^\circ C$.

Бактерия поражает сорго и суданскую траву во всех фазах их роста. На листьях образуются продолговатые узкие полосы красно-коричневого цвета. Признаком бактериоза в ранней фазе заболевания является образование эксудата, который выступает на нижней поверхности пораженных листьев в виде светло-желтых капель. При сильной степени поражения большая часть поверхности всех листьев становится темно-красной и подсыхает.

При искусственном заражении поражает только кукурузу.

Распространение: США, Австралия, СССР и др.

Xanthomonas campestris pv. hyacinthi (Wakker 1883) Dye 1978

Син.: *Bacterium hyacinthi* Wakker 1883, *Bacillus hyacinthi* (Wakker) Trevisan 1889, *Pseudomonas hyacinthi* (Wakker) E. F. Smith 1887, *Phytomonas hyacinthi* (Wakker) Bergey et al. 1923, *Xanthomonas hyacinthi* (Wakker) Dowson 1939.

Возбудитель желтой болезни гиацинтов.

Палочки $0,4-0,6 \times 0,8-2,0$ мкм, подвижны с помощью полярного жгутика, граммотрицательны. Колонии желтые, гладкие, блестящие. Желатин разжижают, молоко пептонизируют и свертывают, нитраты не восстанавливают, H_2S выделяют. Образуют кислоту из глюкозы, сахарозы, левулезы, галактозы и мальтозы. Оптимальная температура роста $28-30^\circ C$.

Проявляется на листьях в виде водянистых желтых буреющих полос. Сосуды заполняются бактериями, которые переходят в паренхиму. Во влажную погоду на поверхности листьев выступает желтая слизь. Бактерии закупоривают сосуды, прекращают приток воды к листьям, поэтому увядание служит одним из признаков желтой болезни. Через сосуды бактерии попадают также в луковичы, на которых появляются желтые пятна. При сильном поражении луковичы загнивают. Монофаг.

Распространение: Голландия, Швеция, Франция, Великобритания, Италия, США, Япония.

Бактерия является карантинным объектом для СССР.

Xanthomonas campestris pv. incanae (Kendrick and Baker 1942) Dye 1978

Син.: *Phytomonas incanae* Kendrick and Baker 1942, *Xanthomonas incanae* (Kendrick and Baker) Starr and Weiss 1943.

Возбудитель бактериоза левкоя.

Палочки $0,4-0,8 \times 0,6-2,5$ мкм, подвижны с помощью полярного жгутика, граммотрицательны. Колонии блестящие, желтые, округлые, приподнятые. Желатин разжижают, нитраты не восстанавливают, образуют кислоту из глюкозы, лактозы, сахарозы, маннита, ксилозы,

маннозы, раффинозы, глицерина и трегалозы. Устойчивы к 3 %-ному NaCl.

Поражается сосудистая система, проростки становятся вялыми, растения падают. На более старых растениях темные пятна появляются на главном стебле и боковых ветках. Болезнь представляет особую опасность для семян.

Распространение: США.

Xanthomonas campestris pv. *juglandis* (Pierce 1901) Dye 1978

Син.: *Pseudomonas juglandis* Pierce 1901, *Bacterium juglandis* (Pierce) E. F. Smith 1905, *Bacillus juglandis* (Pierce) Holland 1920, *Phytomonas juglandis* (Pierce) Bergey et al. 1930, *Xanthomonas juglandis* (Pierce) Dowson 1939.

Возбудитель бактериальной пятнистости грецкого ореха.

Палочки 0,3—0,5 × 1,5—3,0 мкм, подвижны, имеют полярный жгутик, грамотрицательны. На агаре колонии темно-желтые, округлые, слизистые, блестящие с ровными краями. Желатин разжижают, молоко свертывают и пептонизируют. Нитраты не восстанавливают. Кислоту образуют из декстрозы, маннозы, лактозы, мальтозы. Оптимальная температура роста 28—32 °C.

Листья, ветви и плоды покрываются небольшими черными угловатыми пятнами, которые со временем сливаются. Сильно пораженные ветви отмирают, на древесине появляется слизь. Гниль проникает внутрь, ядро чернеет, опадает. Особенно легко заражаются 1—2-годичные деревца.

Рис. 2.22. Гоммоз хлопчатника

Бактерии поражают все виды рода *Juglans*.

Распространение: США, Мексика, Чили, Южная Африка, Новая Зеландия, Австралия, европейские страны и СССР.

Xanthomonas campestris pv. *malvacearum* (Smith 1901) Dye 1978

Син.: *Pseudomonas malvacearum* E. F. Smith 1901, *Bacterium malvacearum* E. F. Smith 1905, *Bacillus malvacearum* (E. F. Smith) Holland 1920, *Phytomonas malvacearum* (E. F. Smith) Bergey et al. 1923, *Xanthomonas malvacearum* (E. F. Smith) Dowson 1939.

Возбудитель гоммоза хлопчатника.

Палочки 0,3—0,6 × 1,3—2,7 мкм, подвижны посредством полярного жгутика, грамотрицательны. Колонии округлые, желтые, приподнятые, гладкие, слизистые, блестящие. Желатин разжижают, молоко свертывают и пептонизируют, нитрат не восстанавливают, выделяют H_2S . Образуют кислоту из декстрозы, сахарозы, мальтозы, лактозы, галактозы, раффинозы, глицерина. Оптимальная температура роста 25—30 °C.

Поражаются семядоли, листья (рис. 2.22), стебли, прицветники, коробочки и волокно. Основной признак заболевания — появление темно-зеленых маслянистых пятен, камеди. Особенно опасна стеблевая форма гоммоза, когда на стебле образуются темные пятна, затем перетяжки, и стебель ломается. Болезнь может переходить на волокно, которое желтеет, качество его сильно снижается.

Потери от гоммоза могут составлять 15—60 % валового сбора. Одно из самых вредоносных заболеваний хлопчатника

Распространение: во всех хлопкосеющих районах мира.

Xanthomonas campestris pv. *oryzae* (Ishiyama 1922) Dye 1978

Син.: *Pseudomonas oryzae* Uyeda, Ishiyama 1922, *Bacterium oryzae* (Uyeda and Ishiyama) Nak 1928, *Phytomonas oryzae* (Uyeda, Ishiyama) Magrou 1937, *Xanthomonas oryzae* (Uyeda, Ishiyama) Dowson 1943.

Возбудитель ожога риса.

Палочки 0,5—0,8 × 1,0—2,0 мкм, подвижны посредством полярного жгутика, грамтрицательны. Желатин не разжижают. Колонии круглые, гладкие, слизистые, блестящие с ровными краями. Нитраты не восстанавливают, образуют H_2S . Ферментируют глюкозу, лактозу и сахарозу. Оптимальная температура роста 26—30 °C.

На листьях вдоль срединной жилки — маслянистые, постепенно желтеющие пятна. В местах поражения выделяются капельки эксудата. Листья засыхают.

Распространение: Япония, Китай, СССР.

Xanthomonas campestris pv. *oryzicola* (Fang, Ren, Cher, Chuc, Faan and Wu 1957) Dye 1978

Син.: *Xanthomonas oryzicola* Fang et al. 1957.

Возбудитель бактериоза листьев риса.

Палочки 1,2 × 0,3—0,5 мкм. Колонии желтые, круглые, гладкие с ровными краями, выпуклые, вязкие. Желатин разжижают, молоко пептонизируют, нитраты не восстанавливают, H_2S и NH_3 образуют. Продуцируют кислоту из глюкозы, сахарозы, ксиллозы и маннозы, но не лактозы, маннита и глицерина.

Бактерии вызывают на листьях риса сначала водянистые, затем желто-бурые полосы. На пораженных местах выделяется эксудат.

Распространение: Китай.

Xanthomonas campestris pv. *papavericola* (Bryan and Mc-Whorter 1930) Dye 1978

Син.: *Bacterium papavericola* Bryan and Mc-Whorter 1930, *Phytomonas papavericola* (Bryan and Mc-Whorter) Bergey et al. 1934, *Xanthomonas papavericola* (Bryan and Mc-Whorter) Dowson 1939.

Возбудитель бактериальной пятнистости листьев и коробочек мака.

Палочки 0,6—0,7 × 1,0—1,7 мкм, подвижны с помощью полярного жгутика, грамтрицательны. Колонии желтые, круглые, гладкие с ровными краями. Желатин разжижают, молоко свертывают и пептонизируют. Нитраты восстанавливают, образуют H_2S . Ферментируют с образованием кислоты глюкозу, галактозу, сахарозу, лактозу, мальтозу, глицерин и маннит. Оптимальная температура роста 25—30 °C. Не растет в бульоне с 5 %-ным NaCl.

На листьях, стеблях, коробочках образуются черные пятна.

Распространение: США, Канада, Болгария.

Xanthomonas campestris pv. *pelargonii* (Brown 1923) Dye 1978

Син.: *Bacterium pelargonii* Brown 1923, *Pseudomonas pelargonii* (Brown) Stevens 1925, *Phytomonas pelargonii* (Brown) Bergey et al. 1930, *Xanthomonas pelargonii* (Brown) Starr and Burkholder 1942.

Возбудитель бактериальной пятнистости листьев пеларгонии.

Палочки 0,67 × 1,02 мкм, подвижны, имеют полярный жгутик, грамтрицательны. Колонии кремового цвета, округлые, блестящие. Желатин разжижают слабо. Молоко свертывают и слабо пептонизируют, нитраты не восстанавливают, выделяют H_2S и NH_3 . Слабо образуют кислоту из глюкозы, сахарозы и глицерина. Нет роста в бульоне с 3,5 %-ным NaCl. Оптимальная температура роста 27 °C.

На листьях образуются округлые или неправильной формы коричневые пятна, которые со временем увеличиваются.

Кроме пеларгонии возбудитель патогенен для герани.

Распространение: США, Италия, Венгрия.

***Xanthomonas campestris* pv. *phaseoli* (Smith 1897) Dye 1978**

Син.: *Bacillus phaseoli* E. F. Smith 1897, *Pseudomonas phaseoli* (E. F. Smith) E. F. Smith 1901, *Bacterium phaseoli* (E. F. Smith) E. F. Smith 1905, *Phytomonas phaseoli* (E. F. Smith) Bergey et al. 1923, *Xanthomonas phaseoli* (E. F. Smith) Dowson 1939.

Возбудитель бурой пятнистости фасоли и некоторых других растений семейства бобовых. Син. названия: жировая болезнь, ржавчина, бактериальный ожог, обыкновенная пятнистость, маслянистая пятнистость, бурая пятнистость.

Палочки размером 0,3—0,6 × 1,9—3,0 мкм, подвижны посредством полярного жгутика, грамтрицательны, каталазоположительны. Имеют капсулу. На твердых питательных средах развиваются медленно. Первые признаки роста — в виде мелких, почти точечных выпуклых колоний с гладким краем — появляются на третьи — седьмые и даже десятые сутки. Цвет колоний в это время кремовато-серый. С ростом они приобретают желтую окраску с зеленоватым оттенком. В бульоне растут медленно, образуя слабую равномерную муть. Иногда появляется гонкое пристеночное кольцо. На дне образуется желтый вязкий осадок. Желатин разжижают медленно. Гидролизуют крахмал. Индол не образуют, H_2S продуцируют в значительном количестве. Молоко пептонизируют или свертывают. На ломтиках моркови возбудитель обра-

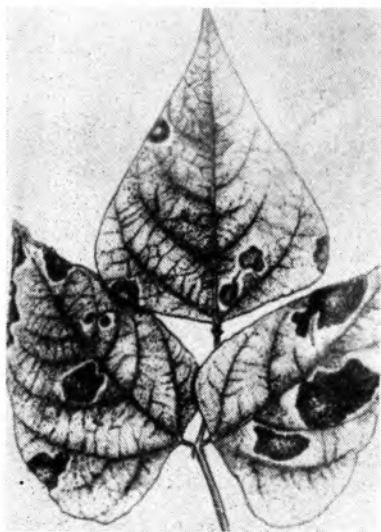


Рис. 2.23. Бурая пятнистость листьев фасоли

зует слизь, мацерирует ткань. Сведения о ферментации углеводов разноречивы. Нитраты не восстанавливают. Слабый рост в бульоне с 4 %-ным NaCl.

Возбудитель поражает все надземные органы фасоли. Наиболее характерно проявляется на листьях, на которых образуется типичная пятнистость.

Начальная фаза заболевания листа характеризуется появлением светло-желтого, хлоротического небольшого пятна округлой формы. Разрастаясь, пятно буреет, приобретая разнообразную форму: округлую, продолговатую. Характерной особенностью является наличие желтой каймы, иногда темно-зеленой или темно-коричневой, окруженной гонким зеленоватым кольцом (рис. 2.23). Пораженные участки листа сморщиваются, могут продырявливаться. Постепенно весь лист желтеет, отмирает, часто опадает. Листья могут опадать в таком количестве, что напоминают осенний листопад. Кроме пятнистости возбудитель вызывает скручивание и искривление жилок листьев. На стеблях заболевание характеризуется появлением продолговатых коричневых пятен

со ржавым оттенком. Наиболее опасен бактериоз стебля в стадии всходов, когда поражается подсемядольное колено. На бобах образуются мелкие разрастающиеся пятна темно-зеленого цвета.

На семенах желтоватые, буроватые, ржаво-коричневые пятна разной величины и формы. Если зерно поражается зеленым, оно остается недоразвитым, сморщенным и щуплым. Однако больные семена могут оставаться внешне здоровыми.

Хозяевами возбудителя являются фасоль, люпин и некоторые другие растения семейства Fabaceae.

Распространение: США, Канада, европейские страны, СССР, Китай, Австралия, Южная Африка.

***Xanthomonas campestris* pv. *pruni* (Smith 1903) Dye 1978**

Син.: *Pseudomonas pruni* Erwin F. Smith 1903, *P. cerasi* Wragg Sackett 1925, *Bacterium pruni* E. F. Smith 1905, *B. cerasi* (Wragg Sackett) Elliott 1930, *Bacillus pruni* (E. F. Smith) Holand 1920, *Phytomonas pruni* (E. F. Smith) Bergey et al. 1923, *Ph. cerasi* Wragg Sackett 1925, *Xanthomonas pruni* (E. F. Smith) Dowson 1939.

Возбудитель бактериальной пятнистости листьев косточковых плодовых деревьев.

Подвижные палочки, имеющие полярный жгутик, есть капсула, грамтрицательны. Колонии желтые, слизистые, гладкие, блестящие. Желатин разжижают, молоко свертывают и пептонизируют, нитраты не восстанавливают, NH_3 выделяют, индол и H_2S не выделяют. Кислоту образуют из декстрозы, галактозы, лактозы, сахарозы, маннозы, раффинозы, рамнозы. Оптимальная температура роста 25 °C.

Поражаются все органы косточковых плодовых деревьев. На листьях появляются мелкие пятна, которые принимают бурый, красноватый цвет. Участки пораженной ткани могут выпадать. На плодах небольшие вдавленные сливающиеся пятна. На ветвях образуются небольшие коричневые или черные язвы. Больные ветви могут огмирать.

Поражаются все косточковые, особенно абрикосы и сливы

Распространение: широкое в США, Канаде, Бразилии, Австралии; зарегистрирован в Японии, Корее, Новой Зеландии, СССР, Италии, Англии.

***Xanthomonas campestris* pv. *ricini* (Yoshi and Takimoto 1928) Dye 1978**

Син.: *Bacterium ricini* Yoshi and Takimoto 1928, *B. ricinicola* Elliott 1930, *Pseudomonas ricinicola* (Elliott) Curzi 1934, *Phytomonas ricinicola* (Elliott) Magrou 1937, *Xanthomonas ricini* (Yoshi and Takimoto) Dowson 1939, *X. ricinicola* (Elliott) Dowson 1939, *X. anandensis* Desai and Shah 1963.

Возбудитель пятнистости листьев клещевины.

Палочки 0,4 — 0,9 × 1,3 — 2,6 мкм, подвижны с помощью полярного жгутика, грамтрицательны. Желатин разжижают. Колонии лимонно-желтого цвета, есть беспигментные штаммы. Молоко пептонизируют без свертывания, нитраты не восстанавливают. Оптимальная температура роста 29—30 °C.

На листьях образуются многочисленные, неправильной формы коричневые водянистые пятна 2—5 мм в диам. Подобные пятна образуются на стеблях при искусственном заражении. Увядания растения не происходит.

Распространение: Япония, Корея, некоторые африканские страны, СССР.

***Xanthomonas campestris* pv. *translucens* (Jones, Johnson and Reddy 1917) Dye 1978**

Син.: *Bacterium translucens* Jones, Johnson, Reddy 1917, *Pseudomonas translucens* (Jones, Johnson, Reddy) Stapp 1928, *Phytomonas*

translucens (Jones, Johnson, Reddy) Bergey et al 1930, *Xanthomonas translucens* (Jones, Johnson, Reddy) Dowson 1939.

Возбудитель черного бактериоза пшеницы.

Палочки $0,5 - 0,8 \times 1,0 - 2,5$ мкм, подвижны посредством полярного жгутика, грамотрицательны, образуют капсулы. Колонии круглые, гладкие, желтые, блестящие, края ровные. Желатин разжижают, нитраты не восстанавливают, молоко свертывают и пептонизируют, NH_3 и H_2S выделяют. Образуют кислоту из декстрозы, сахарозы, лактозы, мальтозы, глицерина и маннита. Не гидролизуют крахмал. Оптимальная температура роста 26°C .

Черный бактериоз поражает колосья, листья, стебли. На колосьях наблюдается почернение верхней части чешуй, почернение или покоричневение всего колоса, появление коричневых боковых полос вдоль чешуй. На стеблях образуются черные продольные полосы. На листьях полосы прозрачные, затем желтые, бурые. Поражение зерна проявляется в виде его шуплости, желтой полосатости.

Урожай пшеницы под влиянием черного бактериоза снижается на 15—90 %. Кроме пшеницы поражаются ячмень, рожь.

Распространение: США, Канада, Мексика, СССР, Бельгия, Франция, Швеция, Китай, Австралия и другие страны.

Xanthomonas campestris pv. *vesicatoria* (Doidge 1920) Dye 1978

Син.: *Bacterium vesicatorium* Doidge 1920, *B. exitiosum* Gardner and Kendrick 1921, *Pseudomonas vesicatoria* (Doidge) Stevens 1925, *P. exitiosa* Gardner and Kendrick 1921, *Phytomonas vesicatoria* (Doidge) Bergey et al. 1930, *Ph. exitiosa* (Gardner and Kendrick) Bergey et al. 1923, *Xanthomonas visicatoria* (Doidge) Dowson 1939.

Возбудитель черной бактериальной пятнистости томатов.

Палочки $0,6 - 0,7 \times 1,0 - 1,5$ мкм, подвижны посредством полярного жгутика, грамотрицательны. Колонии на агаре круглые, желтые с ровными краями, слизистые, блестящие, гладкие. Желатин разжижают, нитраты не восстанавливают. Индол не образуют, выделяют H_2S , продуцируют кислоту из глюкозы, сахарозы, лактозы, галактозы, глицерина и декстрина. Оптимальная температура роста 30°C .

Поражаются листья, черешки, стебли и плоды томатов. На листьях пятна слегка выпуклые, темные, округлые или неправильной формы. На черешках и стеблях пятна удлинённые, черные. На плодах болезнь имеет вид парши; центральная часть может западать, приобретая вид язвы. Заболевание сходно с бактериальным раком (возбудитель *Clavibacterium michiganense*). Отличие в том, что при бактериальном раке пятна плоские, округлые, окруженные белой или желтой каймой. Пораженные растения плохо растут, листья желтеют. Сеянцы могут погибать. Помимо томатов поражают перец, картофель, морковь, дурман, физалис.

Распространение: широкое (в США, Канаде, Аргентине, Болгарии, Румынии, СССР, Италии, Японии, Австралии, Африке).

Xanthomonas campestris pv. *vignicola* (Burholder 1944) 1978

Син.: *Xanthomonas vignicola* Burholder 1944.

Возбудитель бактериоза коровьего горошка.

Палочки $0,7 \times 1,76$ мкм, подвижны, имеют полярный жгутик, грамотрицательны. Колонии желтые, гладкие, блестящие с ровными краями. Желатин разжижают. Нитраты не восстанавливают, H_2S образуют. Не утилизируют аспарагин и тирозин. Ферментируют с образованием кислоты глюкозу, галактозу, лактозу, мальтозу, сахарозу, раффинозу. Оптимальная температура роста $27 - 30^\circ\text{C}$.

Возбудитель вызывает образование язв на стеблях коровьего горошка. Поражает также фасоль.

Распространение: США

Другие патовары:

Патовар

- X. campestris pv. aberrans (Knosel 1961) Dye 1978.
- X. campestris pv. alangii (Padhya and Patel 1962) Dye 1978.
- X. campestris pv. amaranthicola (Patel, Wankar and Kulkarni 1952) Dye 1978.
- X. campestris pv. amorphophalli (Jindal, Patel and Singh 1972) Dye 1978.
- X. campestris pv. arecae (Rao and Mohan 1970) Dye 1978.
- X. campestris pv. argemones (Srinivasan, Patel and Thirumalachar 1961) Dye 1978.
- X. campestris pv. armoraciae (Mc-Culloch 1929) Dye 1978.
- X. campestris pv. arracaciae (Pereira, Paradella and Zagatto 1971) Dye 1978.
- X. campestris pv. azadirachtae (Desai, Gandhi, Patel and Kotasthane 1966) Dye 1978.
- X. campestris pv. badrii (Patel, Kulkarni and Dhande 1950) Dye 1978.
- X. campestris pv. bauhiniae (Padhya, Patel and Kotasthane 1965) Dye 1978.
- X. campestris pv. beticola (Patel, Kulkarni and Dhande 1951) Dye 1978.
- X. campestris pv. biophyti (Patel, Chauhan, Kotasthane and Desai 1969) Dye 1978.
- X. campestris pv. blepharidis (Srinivasan and Patel 1956) Dye 1978.
- X. campestris pv. ajani (Kulkarni and Adhyacnkar 1950) Dye 1978.
- X. campestris pv. cannabis Severin 1978.
- X. campestris pv. carissae (Moniz, Sabley and More 1964) Dye 1978.
- X. campestris pv. cassavae (Wiehe and Dowson 1953) Maraita and Weyns 1979.

Растение-хозяин

- Brassica oleracea var. botrytis (fam. Cruciferae).
- Alangium lamarckii, (fam. Cornaceae).
- Amaranthus spp. (fam. Amaranthaceae).
- Amorphophallus campanulatus (fam. Araceae).
- Areca catechu (fam. Palmaceae).
- Argemone mexicana (fam. Papaveraceae).
- Armoracia rusticana, Brassica oleracea var. botrytis. B. oleracea var. capitata (fam. Cruciferae), Phaseolus vulgaris (fam. Leguminosae).
- Arracacia xanthorrhiza (fam. Umbelliferae).
- Azadirachta indica (fam. Meliaceae).
- Xanthium strumarium (fam. Compositae), Pisum sativum (fam. Leguminosae).
- Bauhinia racemosa (fam. Leguminosae).
- Piper betle, P. hookeri, P. longum (fam. Piperaceae).
- Biophytum sensitivum (fam. Oxalidaceae).
- Blepharis boerhaavifolia, B. molugi nifolia (fam. Acanthaceae).
- Cajanus cajan (fam. Leguminosae).
- Cannabis sativa (fam. Moraceae).
- Carissa congesta, C. carandas, Thevetia nerifolia (fam. Apocynaceae), Cestrum nocturnum (fam. Solanaceae).
- Manihot spp. (fam. Euphorbiaceae).

- X. campestris* pv. *cassiae* (Kulkarni, Patel and Dhande 1951) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *celebensis* (Gauermann 1923) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *centellae* Bannyat and Kulkarni 1979.
- X. campestris* pv. *clerodendri* (Patel, Kulkarni and Dhande 1952) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *clitoriae* Pandit and Kulkarni 1979.
- X. campestris* pv. *convoluuli* (Nagarkoti, Banerjee and Swarup 1973) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *coracanae* (Desi, Tnirumalachar and Patel 1965) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *coriandri* (Prinivasan, Patel and Thirumalachar 1961) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *cyamopsidis* (Patel, Dhande and Kulkarni 1953) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *desmodii* (Patel 1949) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *desmodiigangetici* (Patel and Moniz 1948) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *desmodiilaxiflori* (Pant and Kulkarni, 1976).
- X. campestris* pv. *desmodirotundifolii* (Desai and Shan 1960) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *durantae* (Srinivasan and Patel 1957) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *erythrinae* (Patel, Kulkarni and Dhande 1952) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *esculenti* (Rangaswami and Easwaran 1962) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *eucalypti* (Truman 1974) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *euphorbiae* (Sabet, Ishag and Khalil 1969) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *fascicularis* (Patel and Kotasthane 1969) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *fici* (Cavara 1905) Dye 1978.
- Cassia tora*, *C. occidentalis*, *Cicer arietinum*, *Pisum sativum* (fam. Leguminosae).
- Musa* spp. (fam. Musaceae).
- Centella asiatica* (fam. Umbelliferae).
- Clerodendron phlomoides* (fam. Verbenaceae).
- Clitoria biflora* (fam. Leguminosae).
- Convolvulus arvensis* (fam. Convolvulaceae).
- Eleusine coracana* (fam. Gramineae).
- Coriandrium sativum*, *Foeniculum vulgare* (fam. Umbelliferae).
- Cyamopsis tetragonoloba* (fam. Leguminosae).
- Desmodium diffusum* (fam. Leguminosae).
- Desmodium gangeticum* (fam. Leguminosae).
- Desmodium laxiflorum*, *Tamarindus indica* (fam. Leguminosae).
- Desmodium rotundifolium* (fam. Leguminosae).
- Duranta repens* (fam. Verbenaceae).
- Erythrina indica* (fam. Leguminosae).
- Hibiscus esculentus* (fam. Malvaceae).
- Eucalyptus citriodora*, *E. maculata* (fam. Myrtaceae).
- Euphorbia acalyphoides* (fam. Euphorbiaceae).
- Corchorus fascicularis* (fam. Tiliaceae).
- Ficus carica* (fam. Moraceae).

- X. campestris* pv. *graminis* (Egli, Goto and Schmidt 1975) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *guizotiae* (Yirgou 1964) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *gummisudans* (McCulloch 1924) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *hederea* (Arnau und 1920) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *heliotropii* (Sabet, Ishag and Khalil 1969) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *hordei* (Hagborg 1942) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *ionidii* (Padhya and Patel 1963) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *khayae* (Sabet 1959) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *lantanae* (Srinivasan and Patel 1957) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *laureliae* (Dye 1963) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *lawsoniae* (Patel, Bhatt and Kulkarni 1951) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *leeana* (Patel and Kotasthane 1969) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *lespedezae* (Ayres, Lefebvre and Johnson 1939) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *maculifoliigardeniae* (Ark and Barrett 1946) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *mangiferaeindicae* (Patel, Moniz and Kulkarni 1948) Robbs, Ribeiro and Kimura 1974.
- X. campestris* pv. *manihotis* (Berthet and Bondar 1915) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *martyniicola* (Moniz and Patel 1958) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *melhusii* (Patel, Kulkarni and Dhande 1952) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *merremiae* Pant and Kulkarni 1976.
- X. campestris* pv. *musacearum* (Yirgou and Bradbury 1968) Dye 1978.
- Arrhenatherum elatius*, *Alopecurus pratensis*, *Dactylis glomerata*, *Festuca* spp., *Lolium multiflorum*, *L. perenne*, *Phleum pratense* (fam. Gramineae).
- Guizotia abyssinica* (fam. Compositae).
- Gladiolus* sp. (fam. Iridaceae).
- Hedera helix* (fam. Araliaceae).
- Heliotropium aegypticum*, *H. sudanicum* (fam. Boraginaceae).
- Bromus inermis*, *Hordeum* spp. (fam. Gramineae).
- Ionidium heterophyllum* (fam. Violaceae).
- Khaya senegalensis*, *K. grandifoliola* (fam. Meliaceae).
- Lantana camara* var. *aculeata* (fam. Verbenaceae).
- Laurelia novae — zelandiae* (fam. Monimiaceae).
- Lawsonia alba* (fam. Lytraceae).
- Leea edgeworthii* (fam. Vitaceae).
- Lespedeza* spp. (fam. Leguminosae).
- Gardenia* spp., *Ixora coccinea* (fam. Rubiaceae).
- Anacardium occidentale*, *Mangifera indica*, *Spondias mangifera* (fam. Anacardiaceae).
- Manihot* spp. (fam. Euphorbiaceae).
- Martynia diandro* (fam. Martyniaceae).
- Tectona grandis* (fam. Verbenaceae).
- Merrmia gangetica* (fam. Convolvulaceae).
- Ensete ventricosum*, *Musa* spp. (fam. Musaceae).

Патовар

Растение-хозяин

- X. campestris* pv. *nakataecorchori* (Padhya and Patel 1963) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *nigromaculans* (Takimoto 1927) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *olitorii* (Sabet 1957). Dye 1978.
- X. campestris* pv. *passifloae* (Peireira 1969) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *patelli* (Desai and Shan 1959) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *pedalii* (Patel and Jindal 1972) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *phleipratensis* (Wallin and Reddy 1945) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *phormiicola* (Takimoto 1933) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *phyllanthi* (Sabet, Ishag and Khalil 1969) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *physalidicola* (Goto and Okabe 1958) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *physalidis* (Srinivasan, Patel and Thirumalachar 1962) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *pisi* (Goto and Okabe 1958) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *plantaginis* (Thornberry and Anderson 1937) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *poinsetticola* (Patel, Bhatt and Kulkarni 1951) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *punicae* (Hingorani and Singh 1959) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *raphani* (White 1930) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *rhynchosiae* (Sabet, Ishag and Khalil 1969) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *secalis* (Reddy, Godkin and Johnson 1924) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *sesami* (Sabet and Dowson 1960) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *sesbaniae* (Patel, Kulkarni and Dhande 1952) Dye 1978.
- X. campestris* pv. *spermacoces* (Srinivasan and Patel 1956) Dye 1978.

- Corchorus acutangulus* (fam. Tiliaceae).
- Arctium lappa* (fam. Compositae).
- Corchorus olitorius* (fam. Tiliaceae).
- Passiflora edulis* (fam. Passifloraceae).
- Crotalaria juncea* (fam. Leguminosae).
- Pedaliun murex* (fam. Pedaliaceae).
- Phleum pratense* (fam. Gramineae).
- Phormium tenax* (fam. Liliaceae).
- Phyllanthus niruri* (fam. Euphorbiaceae).
- Physalis alkekengi* var. *francheti* (fam. Solanaceae).
- Physalis minima*, *P. peruviana* (fam. Solanaceae).
- Pisum sativum* (fam. Leguminosae).
- Plantago* spp. (fam. Plantaginaceae).
- Euphorbia pulcherrima*, *E. milii*, *Manihot esculenta* (fam. Euphorbiaceae).
- Punica granatum* (fam. Punicaceae).
- Brassica* spp., *Raphanus sativum* (fam. Cruciferae), *Capsicum annuum*, *Lycopersicon esculentum*, *Nicotiana tabacum* (fam. Solanaceae).
- Lupinus termis*, *Mucuna pruriens* (syn. *Stizolobium alterimum*), *Rhynchosia memnonia* (fam. Leguminosae).
- Secale cereale*, *Hordeum* spp., *Triticum* spp. (fam. Gramineae).
- Sesamum orientale* (fam. Pedaliaceae).
- Sesbania aegyptiaca* (fam. Leguminosae).
- Spermacoce hispida* (fam. Rubiaceae).

Патовар

- X. campestris pv. tamarindi (Patel, Bhatt and Kulkarni 1951) Dye 1978.
- X. campestris pv. taraxani (Niederhauser 1943) Dye 1978.
- X. campestris pv. tardicrescens (McCulloch 1937) Dye 1978.
- X. campestris pv. theicola Uehara and Arai 1980.
- X. campestris pv. thirumalacharii (Padhya and Patel 1964) Dye 1978.
- X. campestris pv. tribuli (Srinivasan and Patel 1956) Dye 1978.
- X. campestris trichodesmae (Patel, Kulkarni and Dhande 1952) Dye 1978.
- X. campestris pv. undolosa (Smith, Jones and Reddy 1919) Dye 1978.
- X. campestris pv. uppalii (Patel 1948) Dye 1978.
- X. campestris pv. vasculorum (Cobb 1893) 1978.
- X. campestris pv. vernoniae (Patel, Desai and Patel 1968) Dye 1978.
- X. campestris pv. vignaeradiatae (Sabet, Ishag and Khalil 1969) Dye 1978.
- X. campestris pv. vitians (Brown 1918) Dye 1978.
- X. campestris pv. viticola (Nayudu 1972) Dye 1978.
- X. campestris pv. vitiscarnosae (Moniz and Patel 1958) Dye 1978.
- X. campestris pv. vitistrifoliae (Padhya, Patel and Kotasthane 1965) Dye 1978.
- X. campestris pv. vitiswoodrowii (Patel and Kulkarni 1951) Dye 1978.
- X. campestris pv. zantedeschiae (Joubert and Truter 1972) Dye 1978.

Растение-хозяин

- Caesalpina sepiaria, Tamarindus indica (fam. Leguminosae).
- Taraxacum bicornе (fam. Compositae).
- Belamcanda sp., Iris spp. (fam. Iridaceae).
- Camellia sinensis (fam. Theaceae).
- Triumfetta pilosa (fam. Tiliaceae).
- Tribulus terrestris (fam. Zygophyllaceae).
- Trichodesma zeylanicum (fam. Boraginaceae).
- Triticum spp. (fam. Gramineae), Secale cereale, Hordeum spp. by inoculation.
- Ipomoea muricata (fam. Convolvulaceae), Tropaeolum majus (fam. Tropaeolaceae).
- Bambusa vulgaris, Brachiaria mutica, Coix lacryma jobi, Panicum maximum, Pennisetum purpureum, Saccharum of ficinarum, Sorghum spp., Thysanolaena maxima, Zea mays (fam. Gramineae) Cocos nucifera, Dictyosperma alba (fam. Palmae).
- Vernonia cinerea (fam. Compositae).
- Lablab purpureus (syn. Dolichos lablab), Vigna radiata (fam. Leguminosae).
- Dactuca spp. (fam. Compositae).
- Azadirachta indica (fam. Meliaceae), Phyllanthus maderaspatensis (fam. Euphorbiaceae), Vitis vinifera (fam. Vitaceae).
- Vitis carnosa (fam. Vitaceae).
- Vitis trifolia (fam. Vitaceae).
- Vitis woodrowii (fam. Vitaceae).
- Zantedeschia aethiopica (fam. Araceae).

X. campestris pv. *zinniae* (Hopkins and Dowson 1949) Dye 1978.

Zinnia elegans (fam. Compositae).

***Xanthomonas populi* (Ride 1958) Ride and Ride 1978**

Син.: *Aplanobacter populi* Ride 1958.

Возбудитель бактериального рака тополя.

Вид предположительно отнесен к роду *Xanthomonas*.

Некоторые клетки подвижны с полярно расположенным жгутиком. На питательном агаре с 5 %-ной глюкозой — мукоидный рост, желатин не гидролизуют, не образуют H_2S , ур азная активность отсутствует. Образуют кислоту из глюкозы, сахарозы, маннозы, галактозы, трегалозы, фруктозы; не образуют из арабинозы, целлобиозы. Максимальная температура роста 27,5 °C. Возбудитель чувствителен к NaCl; максимальное содержание в среде 0,4—0,6 %.

Оксидазоотрицательны, каталазоположительны, не восстанавливают нитраты. Дают реакцию свертываемости на табаке.

Семейство Rhizobiaceae Conn 1938

Неспороносные клетки, обычно палочковидные, подвижны посредством одного полярного, субполярного или двух — шести перитрихальных жгутиков, грамтрицательны. Аэробы. Используют многие углеводы. При росте на углеводсодержащих средах образуют значительное количество внеклеточной слизи.

Таблица 2.1. Дифференциальные признаки родов семейства *Rhizobiaceae* [107]

| Свойство | Rhizobium | Bradyrhizobium | Agrobacterium | Phyllobacterium |
|---|-----------|----------------|---------------|-----------------|
| Жгутик | | | | |
| монотрих | D | + | — | D |
| лофотрих | — | — | — | D |
| перитрих | D | — | D | — |
| Образование клубеньков на корнях, листьях | + | + | —* | D |
| | — | — | — | + |
| Нитрогеназная активность | + | + | — | O |
| Способность к гипертрофии | — | — | + | — |
| Образование 3-кетолактозы | — | — | D | O |
| Быстрый рост на агаре с маннитом | + | — | + | + |
| Образование щелочи на средах с сахарами | — | + | — | — |
| Образование H_2S | D | — | — | O |
| Чувствительность к биотину | + | + | — | O |
| Молярная доля Г + Ц в ДНК, % | 59—64 | 61—65 | 57—63 | 60—61 |

Примечание. * — генетические модифицированные штаммы могут образовывать клубеньки и обладать нитрогеназной активностью; D — у 90 % и более штаммов реакция положительная; O — данные отсутствуют.

Все виды, за исключением *Agrobacterium radiobacter*, вызывают разрастание тканей растений. Штаммы ризобиумов образуют клубеньки на корнях бобовых. Штаммы филобактерий образуют наросты на листьях растений семейства мареновых. Штаммы агробактерий вызывают разрастание в виде галлов на корнях и стеблях многих видов растений. Бактерии этого семейства выделены из клубеньков и галлов; эти микроорганизмы трудно идентифицировать, если они выделены из почвы. Необходимо удостовериться в патогенности изолятов при помощи определенных тестов с инокуляцией растений.

Некоторые штаммы ризобиумов и агробактерий имеют сходный состав оснований ДНК. В состав семейства входит 4 рода.

Отличительные свойства бактерий родов *Rhizobium*, *Bradyrhizobium*; *Agrobacterium* и *Phyllobacterium* даны в табл. 2.6.

Выраженными фитопатогенными свойствами обладают штаммы рода *Agrobacterium*. Представители других родов этого семейства иногда могут вызывать патологический процесс у бобовых при резком изменении условий, например, при недостатке микроэлементов в почве. Некоторые виды родов *Rhizobium* и *Bradyrhizobium* могут быть причиной хлороза листьев и гнилей бобовых.

Род *Agrobacterium* Conn 1942

Типовой вид: *Agrobacterium tumefaciens* (Smith at Townsend 1907) Conn 1942.

Палочки $0,6 - 1,0 \times 1,5 - 3,0$ мкм, подвижны посредством одного — трех перитрихально расположенных жгутиков, грамотрицательны, неспороносные. Встречаются клетки с субполярным расположением жгутиков. Характерно наличие большого количества фимбрий. Аэробы. Некоторые штаммы способны к анаэробному дыханию в присутствии нитратов. На КА образуют несколько приподнятые колонии, влажно-блестящие, светло-бежевые с ровным просвечивающимся краем. На сред. Лиске — круглые, приподнятые, слизистые, матовые, с ровным просвечивающимся краем. Колонии не пигментированы, обычно с возрастом становятся бороздчатыми. Иногда можно наблюдать образование шероховатых колоний (рис. 2.24). Рост на средах с углеводами сопровождается обильным образованием внеклеточной полисахаридной слизи.

Желатин не разжижают, или разжижают очень медленно. Реакция на каталазу, оксидазу, уреазу, как правило, положительная. В качестве источников углеродного питания используют многие простые углеводы и аминокислоты, но не используют целлюлозу, крахмал, агар, хитин.

Оптимальная температура роста $25-30^{\circ}\text{C}$, максимальная 37°C , летальная $50-52^{\circ}\text{C}$. Оптимальный диапазон pH $6,0-9,0$.

Представлен 4 видами, из которых *A. tumefaciens*, *A. rhizogenes*, *A. gubi* являются патогенными для растений. Опухоль индуцирующая способность коррелирует с наличием больших плазмид в клетках.

Агробактерии обитают в почвах. Вирулентные агробактерии содержатся, главным образом, в почвах, загрязненных продуктами распада больных растений.

Род *Agrobacterium* разделен на группы А и Б. В группу А входят бактерии, которые используют аминокислоты, нитраты и соли аммония как единственный источник азотного питания; образуют 3-кетолактозу. Бактерии, представляющие группу Б, не обладают этими свойствами. По способности поражать растения род *Agrobacterium* делят на бактерии, образующие опухоли типа корончатых галлов, и бактерии, вызы-

вающие пролиферацию тканей растений в виде волосяного корня. [3, 13, 15, 67, 90, 107, 122, 144, 153, 159]

Agrobacterium tumefaciens (Smith et Townsend 1907) Conn 1942

Син.: *Agrobacterium radiobacter* var. *tumefaciens* (Smith et Townsend 1907) Keane, Kerr, New 1970, *A. radiobacter* pv. *tumefaciens* (Smith et Townsend, 1907) Kerr, Young, Panagopoulos 1978, *Bacillus tumefaciens* (Smith et Townsend 1907) Israelsky 1926, *B. ampelopsorae*, Trevisan, *Bacterium tumefaciens* Smith et Townsend 1907, *Pseudomonas tumefaciens* (Smith et Townsend 1907) Duggar 1909, *Phytomonas tumefaciens* (Smith et Townsend) Bergey et al. 1923.

Возбудитель корневого рака плодовых деревьев (корончатые галлы).

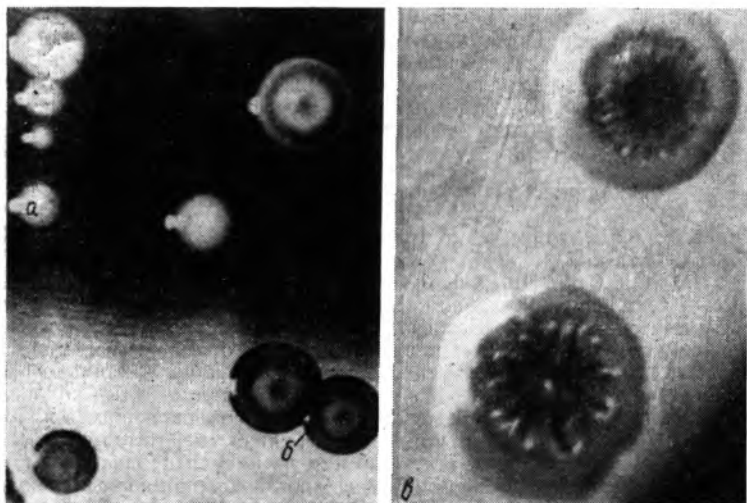


Рис. 2.24. Колонии гладкой (а), переходной (б) и шероховатой (в) форм *Agrobacterium tumefaciens*

Бактериальный рак широко распространен во многих странах мира. Он вызывает опухолеобразование двудольных растений во всех районах возделывания. Более 1000 видов высших растений, составляющих 60 % видов голосеменных и двудольных, реагирует на действие этой бактерии образованием опухолей.

Наиболее часто бактериальный рак встречается на винограде, плодовых (черешня, персик, алыча, слива, вишня, дикая слива, яблоня, груша), ягодниках (смородина), технических (олеандр, хлопчатник, конские бобы) и цветочно-декоративных культурах (хризантема, роза), лесных породах (ива, береза, тополь). Однако встречаются штаммы, приуроченные к определенным видам растений. Круг поражаемых растений может ограничиваться отдельными видами и сортами растений.

Томаты, дурман, коланхоэ, кормовые бобы, свекла, подсолнечник, морковь являются признанными индикаторными растениями для выявления патогенности бактерии (рис. 2.25, 2.26). Ни одно из названных растений не является «универсальным» для выявления вирулентных

свойств штаммов *A. tumefaciens*. Для выявления опухолеобразующих агробактерий используют 2—3 вида индикаторных растений, в том числе и растение, из которого первоначально выделен возбудитель.

Отмечена сезонность в поражении растений. Инфекционный процесс на плодовых проявляется в августе, более ранние и более поздние инокуляции плодовых в полевых условиях не приводят к развитию опухолей.

В отличие от других возбудителей бактериальных болезней, *A. tumefaciens*, не убивает растительные клетки, а, наоборот, стимулирует их деление, благодаря внедрению в геном растительной клетки части

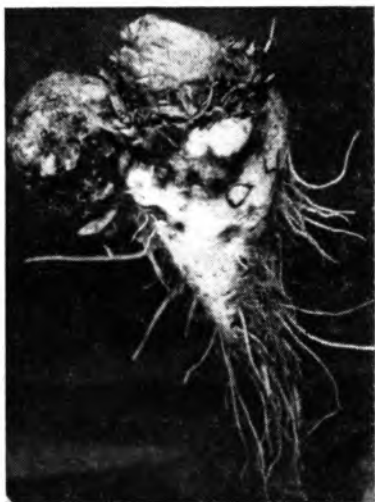
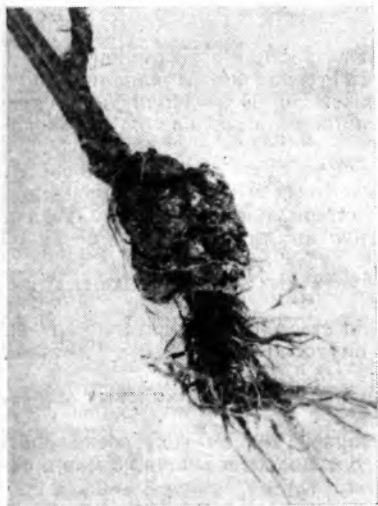


Рис. 2.25. Бактериальный рак томатов и сахарной свеклы (искусственное заражение)

специфической плазмиды бактерии. Однако клетки, делящиеся под воздействием плазмиды, не проходят характерных для растений этапов дифференциации. Они значительное время находятся в фазе, практически идентичной меристематическому состоянию.

Образовавшиеся опухоли не приводят к быстрой гибели растения, но подавляют их общий рост, жизнеспособность и повышают восприимчивость к грибковым и другим инфекциям, что приводит к снижению урожая (особенно винограда); через некоторое время наблюдается истощение растений, усыхание и гибель. Наибольший вред бактериальный рак причиняет в странах с суровым для винограда климатом.

В опухолевых тканях образуются необычные аминокислоты — октопин, нопалин или подобные им. Эти аминокислоты могут служить единственным источником азотного и углеродного питания бактерий. Диаметры опухолей на определенных растениях превышает диаметр корня в 10 раз. Типичная неорганизованная опухоль представляет собой массу клеток полукруглой формы, которая может иметь гладкую или

шероховатую поверхность, быть паренхиматозной или одревесневшей. Форму, величину и характер развития опухолей определяют следующие факторы: штамм бактерии (октопиновые штаммы *A. tumefaciens* индуцируют круглые шероховатые неорганизованные опухоли, нопалиновые — гладкие неорганизованные опухоли, из которых часто развиваются листовидные структуры — генетические факторы растения-хозяина); физиологическое состояние клеток растения-хозяина (молодые ткани растения имеют меньшую массу, чем старые, способность к опухолеобразованию ослабевает с увеличением возраста растения).

Особенно поражаются импортные сорта винограда, реже — местные.

Распространение: в СССР наблюдается на юге Украины, в Азербайджане, Молдавии, Армении.

Меры борьбы:

1. Тщательная выбраковка больных ростков в питомнике.
2. Уничтожение патогена в почве стерилизацией хлорпикрином.
3. Подавление инфекции антибиотиками и метаболитами — ванкомицином, циклогексимином, ауреомицином и др. (однако это экономически невыгодно).
4. Широкое использование агроцина, выделяемого *A. radiobacter*, который убивает большинство авирулентных штаммов *A. tumefaciens* (черенки и семена, восприимчивые к бактериальному раку, замачивают в концентрированной суспензии клеток штамма К-84 перед посадкой посадочного материала).
5. Применение конкурентных вирулентных и авирулентных штаммов агробактерий.
6. Обработка растений (черенков) стабильными бактериофагами.
7. Подавление развивающихся опухолей и молодых деревьев эмульсией жидкого углеводорода.
8. Закладка питомников на землях, прежде не занимаемых плодовыми садами.
9. Обязательная дезинфекция корней при выпуске посадочного материала 1 %-ным раствором медного купороса в течение 3 мин с последующей промывкой водой.
10. Уничтожение майских жуков и других насекомых, личинки которых подгрызают корни и способствуют распространению рака.
11. Обязательная дезинфекция ножей после обрезки.

Agrobacterium rhizogenes (Riker, Banfield, Wright, Keitt, Sagen 1930) Conn 1942.

Син.: *Bacterium rhizogenes* Riker, Banfield Wright, Keitt, Sagen 1930, *Phytomonas rhizogenes* Riker et al. 1930, *Pseudomonas rhizogenes* Riker et al. 1930, *A. radiobacter* var. *rhizogenes* (Riker, Banfield, Wright, Keitt, Sagen 1930) Keane, Kerr, New 1970. *A. radiobacter* pv. *rhizogenes* (Riker, Banfield, Wright, Keitt, Sagen 1930) Kerr, Young, Panagopoulos 1978).

Возбудитель заболевания косматого или волосянистого корня многих растений, в том числе плодовых.

Морфология клеток и колоний аналогична описанной для рода.

A. rhizogenes проникает в растение только через поврежденные участки корней или при окулировке. Сохраняется в почве в течение зимы. Болезнь сильнее распространяется в сырую, дождливую погоду. При искусственном заражении растений симптомы проявляются через 4 мес.

Поражает многие растения: яблоню, малину, персик, свеклу, томаты, фасоль и др.

Распространение: США, Канада, европейские страны.

Agrobacterium rubi (Hildebrand 1940) Starr, Weiss 1943

Син.: *Phytomonas rubi* Hildebrand 1940, *Bacterium rubi* Hildebrand 1940, *Pseudomonas rubi* Hildebrand 1940.

Возбудитель заболевания малины.

При заболевании на ветвях появляются гранулированные опухоли, которые быстро увеличиваются в размерах и покрывают всю поверхность ветви. Через некоторое время опухоли темнеют до коричневого цвета, их разрастание часто влечет за собой расщепление или разрастание тканей ветвей и их высыхание. Такие ветви не плодоносят.

Распространение: повсеместно.

СЕКЦИЯ 5

Семейство *Enterobacteriaceae* Rahn 1937

Типовой род: *Escherichia*.

Палочки размером $0,3 - 1,0 \times 1,0 - 6,0$ мкм, подвижны при помощи перитрихально расположенных жгутиков, грамотрицательны, не кислотоустойчивы, не образуют спор. Факультативные анаэробы. Хорошо растут на средах с пептоном, мясном бульоне и других средах. В качестве факторов роста используют глюкозу, витамины и (или) аминокислоты. Хемоорганотрофы, метаболизм дыхательный и ферментативный. Образуют кислоту, газ при ферментации *D*-глюкозы, других углеводов и многоатомных спиртов. Преимущественно каталазоположительны, оксидазоотрицательны. Нитраты восстанавливают до нитритов, за исключением нескольких видов бактерий родов *Erwinia* и *Yersinia* ДНК-ДНК гомология между родами составляет 20 и более процентов, за исключением бактерий родов *Proteus*, *Providencia* и *Yersinia*.

В большинстве случаев штаммы серологически неоднородны.

Фитопатогенными свойствами обладают все виды рода *Erwinia*. К условнопатогенным для растений можно отнести некоторых представителей родов *Klebsiella*, *Escherichia*, *Proteus*, *Enterobacter* и др.

Род *Erwinia* Winslow, Broadhurst, Buchanan, Krumwiede, Roders and Smith 1920

Типовой вид: *Erwinia amylovora* (Burrill 1882) Winslow, Broadhurst, Buchanan, Krumwiede, Roders and Smith 1920.

Ровные палочки размером $0,5 - 1,0 \times 1,0 - 3,0$ мкм, одиночные или соединены попарно, реже в виде цепочек, не образуют спор, подвижны (за исключением *E. stewartii*), грамотрицательны, факультативные анаэробы. Оптимальная температура роста $27-30^\circ\text{C}$, максимальная $32-40^\circ\text{C}$. Оксидазоотрицательны, галактозоположительны. Колонии на КА серовато-белые, выпуклые с конусовидным центром, ровным краем. С возрастом возможна морфологическая диссоциация (рис. 2.27).

Образуют кислоту на среде с фруктозой, галактозой, *D*-глюкозой, β -метилглюкозидом и сахарозой. Используют соли уксусной, фумаровой, глюконовой, молочной кислот, не усваивают бензойную, щавелевую или пропионовую кислоты.

Представители этого рода чрезвычайно опасны для растений, часто являясь причиной эпифитотий.

Условно патогенные бактерии. Могут вызывать заболевания человека и насекомых. Некоторые виды постоянно встречаются на поверхности растений и покровов животных, не вызывая их заболевания. Большинство из них не выживает в почве, но долго сохраняются в рас-

тительных остатках. Являются продуцентами веществ, полезных для человека.

На растениях *Erwinia* spp. вызывают гнили, увядание с опаданием листьев, язвы (рис. 2.28, 2.29).

Обычно образуют кислоту из маннита, маннозы, рибозы и сорбита, реже из адонита, декстрина, дульцита и мелицитозы. Газ образуют слабо или не образуют. Не содержат аргинин- и орнитиндекарбоксилазной, а также уреазной и липазной активностей (за исключением 5 % штаммов *E. carotovora* и *E. chrysanthemi*). В аэробных условиях образуют путресцин. Не декарбоксилируют глютаминовую кислоту. Амилаза отсутствует. Пектацетилазу образуют штаммы *E. carotovora*,

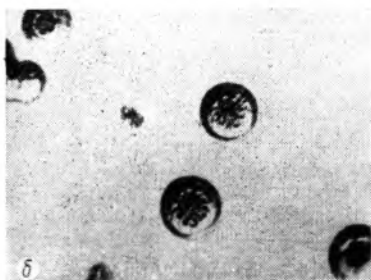


Рис. 2.27. Колонии бактерий рода *Erwinia*:

а — гладкая форма, б, в — измененные формы

E. carotovora subsp. *atroseptica*, *E. chrysanthemi* and *E. rubri faciens*. В присутствии карбоксиметилцеллюлозы штаммы *E. carotovora* subsp. *atroseptica* и *E. chrysanthemi* и *E. carotovora* образуют целлюлазу. Конечные продукты ферментации глюкозы: CO_2 , яблочная, молочная, муравьиная и уксусная кислоты, иногда этиловый спирт. [5, 14, 18, 19, 20, 23, 24, 31, 32, 35, 40, 41, 45, 46, 51, 62, 77, 82, 96, 99, 101, 106, 107, 111, 133, 138, 152, 161, 163, 165, 198, 209]

Erwinia amylovora (Burrill 1882) Winslow, Broadhurst, Buchanan, Krumwiede, Roders and Smith 1920

Син.: *Micrococcus amylovorus* Burrill 1882, *Bacterium amylovorus* (Burrill) Chester 1897, *Bacillus amylovorus* (Burrill) Trevisan 1889.

Возбудитель ожога плодовых.

Характеристика дана в табл. 2.2—2.4.

Колонии на КА круглые (диам. 4 мм), гладкие, плоскоприподнятые с редкими радиальными бороздками, серо-белые, полупрозрачные, более уплотненные к центру, маслянистой консистенции. На МПА + 5 % сахара колонии круглые с радиальными лучами, уплот-

ненным центром или центральными кольцами, куполообразные с зернистой структурой, белые, блестящие, мукоидные (типа левана), слизистые. Растут быстро: появляются на вторые сутки при условии наличия в среде дрожжевого экстракта или других стимуляторов роста. Образуют S- и R- формы. В клетках выявлены полиамины — спермидин и путресцин, но не спермин. Не образуют оксидазу, тирозиназу. Важным для практики является антигенная однородность штаммов.

Диагностическим признаком считается образование эксудата на незрелых плодах дикой груши (рис. 2.30).

Тип поражения — некрозы. Названия «ожог плодовых» дано на основании внешних признаков: пораженные деревья имеют вид обгоревших. Поражаются, главным образом, цветки, побеги, ветви и плоды. Цветки внезапно увядают, коричневеют и чернеют, но остаются на деревьях. На коре выделяется эксудат в виде капель молочно-белого цвета. На воздухе он буреет. Кора растрескивается. В сухую погоду кора подсыхает и четко отделяется от здоровой ткани. Пораженные побеги перегибаются в виде крючка, что является характерным признаком ожога плодовых. Плоды, пораженные весной, становятся красно-коричневыми, сморщиваются и остаются на ветках. Наиболее интенсивно развитие заболевания весной во время цветения и осенью при вторичном цветении. Симптомы ожога плодовых близки к симптомам некроза коры, вызываемого *Pseudomonas syringae*. Поэтому для определения этиологии обязательным является выделение возбудителя в чистую культуру.

Очень вредоносное заболевание. В штате Калифорния (США) только за один год убытки были оценены в 2 млн долларов. Не менее опасно это заболевание и в других регионах мира. Считается что ни одна болезнь плодовых деревьев не причиняет такого ущерба, как ожог. Вредоносность усиливается тем обстоятельством, что *E. amylovora* поражает широкий круг растений. Особенно страдают розоцветные. Всего зарегистрировано 170 видов чувствительных к нему растений.

В природе возбудитель сохраняется в пораженных растениях и насекомых. Переносится с посадочным материалом, готовой продукцией, ветром, насекомыми-опылителями.

Распространение: широкое в США, Канаде, Чили, Гватемале, Мексике, Новой Зеландии, Египте; в Европе впервые зарегистрирован в Англии, затем Бельгии, Германии, Дании, Нидерландах, Польше, Испании, Франции. Отмечен в Турции и СССР. Однако в этих странах не выделена чистая культура возбудителя.



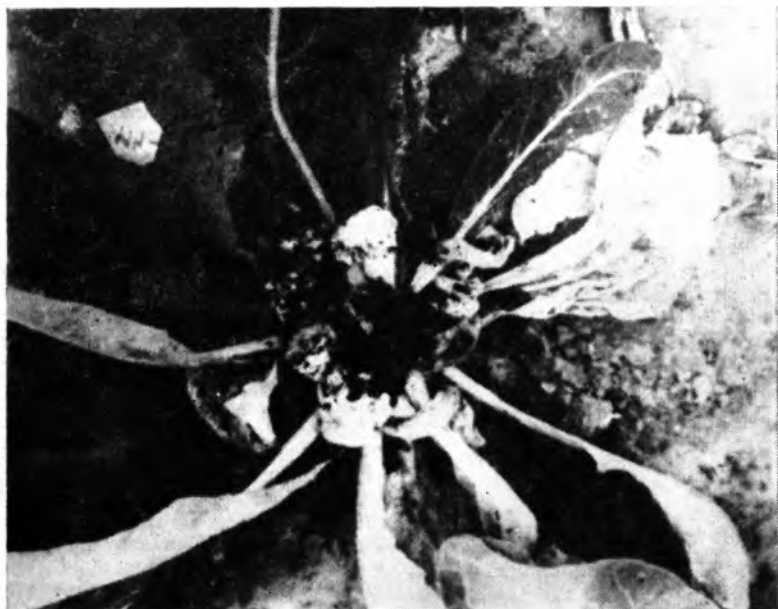
Рис. 2.28. Ветка бука, пораженная *Erwinia* spp. (слева) и здоровая (справа)

[illegible]

Продолжение табл. 2.3

| Соединение | <i>E. amylovora</i> | <i>E. trachel- ophila</i> | <i>E. mallo- tiora</i> | <i>E. rubri- faciens</i> | <i>E. quercina</i> | <i>E. salicis</i> | <i>E. herbicola</i> | <i>E. ananas</i> | <i>E. rhabdon- ticus</i> | <i>E. carotovora</i> | <i>E. chrysan- themii</i> | <i>E. cyprip- edii</i> | <i>E. nigri- ficans</i> | <i>E. stewartii</i> | <i>E. uredo- vora</i> |
|-----------------|---------------------|-------------------------------|----------------------------|------------------------------|--------------------|-------------------|---------------------|------------------|------------------------------|----------------------|-------------------------------|----------------------------|-----------------------------|---------------------|---------------------------|
| Лактоза | + | — | — | + | — | — | — | — | + | + | — | — | — | + | + |
| Рамноза | — | — | — | — | — | — | + | — | + | + | — | + | + | — | + |
| Эскулин | — | — | — | — | + | + | — | — | + | + | + | + | + | — | — |
| Салицин | — | — | — | — | + | + | — | + | + | + | + | + | + | — | — |
| Ксилоза | + | — | + | — | — | — | + | + | — | + | + | + | + | + | + |
| Трегалоза | + | — | + | — | — | — | + | + | + | + | — | + | + | + | + |
| Дульцит | — | — | — | — | — | — | + | — | — | — | — | — | — | — | — |
| Глицерин | — | — | + | — | + | — | — | + | + | — | + | — | + | — | + |
| Адонит | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | + |
| Декстрин | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | + |
| Мелезитоза | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — | + |
| α-Метилглюкозид | — | — | — | + | + | — | — | — | — | — | — | — | — | — | — |

Примечание: «+» — у 90 % и более штаммов реакция положительная; «—» — у 90 % и более штаммов реакция отрицательная; «d» — у 11 — 89 % штаммов реакция положительная; (+) — слабоположительная реакция.



2.29. Головка цветной капусты, пораженная возбудителем мягкой гнили

Таблица 2.4. Усвоение некоторых органических веществ видами рода *Erwinia* [107]

| Вид | Цитраты | Формиаты | Лактаты | Тартраты | Галакту- ронаты | Маловаты |
|------------------------|---------|----------|---------|----------|--------------------|----------|
| <i>E. amylovora</i> | + | + | + | — | — | — |
| <i>E. tracheiphila</i> | d | d | — | — | — | — |
| <i>E. mallotivora</i> | + | — | — | — | — | — |
| <i>E. rubrifaciens</i> | + | + | + | + | — | — |
| <i>E. quercina</i> | + | + | + | — | — | — |
| <i>E. salicis</i> | — | — | — | — | — | — |
| <i>E. herbicola</i> | + | + | + | d | — | d |
| <i>E. ananas</i> | + | + | + | + | d | — |
| <i>E. rhapontici</i> | + | + | + | d | d | + |
| <i>E. carotovora</i> | + | + | + | — | d | — |
| <i>E. chrysanthemi</i> | + | + | + | d | d | + |
| <i>E. cypripedii</i> | + | + | + | + | + | d |
| <i>E. nigrifluens</i> | — | + | + | + | + | — |
| <i>E. stewartii</i> | + | + | + | + | — | — |
| <i>E. uredoovora</i> | + | + | + | + | — | — |

Примечание: «+» — у 90 % и более штаммов реакция положительная; «—» — у 90 % и более штаммов реакция отрицательная; «d» — у 11–89 % штаммов реакция положительная.

Бактерия является карантинным объектом для СССР.

Меры борьбы (помимо общих). В связи с тем, что ожог плодовых является карантинным объектом для СССР, при его обнаружении необходимо немедленно сжечь зараженные деревья и всю растительность вокруг них. Использование химических препаратов носит ограничительный характер; используют 0,4 % бронепоп и 0,2 % монкоцеб. Профилактическое значение имеет многократная обработка деревьев во время цветения медьсодержащими препаратами, обрезка деревьев, выведение устойчивых сортов. Борьба с ожогом плодовых требует системы мероприятий.

Erwinia ananas Serrano 1928

Син.: *Bacillus ananas* Serrano 1928, *Bacterium ananas* (Serrano 1928), Birgwits 1935, *Pectobacterium ananas* (Serrano 1928) Patel and Kuikarni 1951, *Erwinia herbicola* var. *ananas* (Serrano) Dye 1969.

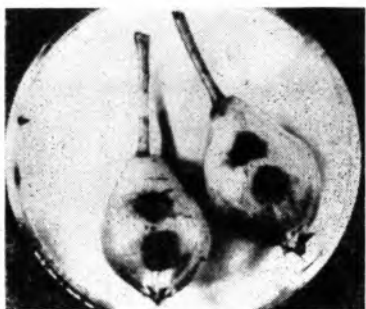


Рис. 2.30. Бактериоз зеленых плодов груши (искусственное заражение)

Возбудитель бурой гнили ананасов.

Свойства представлены в табл. 2.2—2.4.

Клетки размером $0,6 \times 0,9$ мкм, не кислотоустойчивы, подвижны с 4—6 жгутиками. На КА образуют округлые, выпуклые, расползающиеся колонии, блестящие, светло-желтые. На картофеле слизь от светло-желтого до оранжевого цвета. На МПБ помутнение и нежная желтая пленка. Оптимальная температура роста $30-35^{\circ}\text{C}$, максимальная 45, минимальная 6, точка отмирания $56-57^{\circ}\text{C}$.

На пораженной ткани появляются фиолетовые крапинки, мякоть отвердевает и засыхает. По-

ражается ткань до сосудистых пучков, что наиболее опасно во время созревания ананасов.

Распространение: Филиппинские острова и Гаити, Восточная Индия, Центральная и Южная Америка, Африка.

Erwinia araliavora (Uyeda) Magrou 1937

Син.: *Bacillus aralivorus* Uyeda 1908.

Возбудитель загнивания корней женьшеня.

Палочки, $0,7-0,9 \times 1,8-2,0$ мкм с 6—12 перитрихально расположенными жгутиками, граммотрицательны. Аэроб. Колонии серо-белые. Желатин не разжижают, молоко не свертывают, не образуют H_2S , образуют индол и амилазу, восстанавливают нитраты. Оптимальная температура роста $25-28^{\circ}\text{C}$, максимальная 40, термальная точка гибели 55°C . Цвет пораженных участков женьшеня от красно-коричневого до темно-коричневого. На листьях появляются желто-коричневые или бурые полосы. Листья увядают.

Распространение: заболевание выявлено в Японии и Корее. На основании внешних признаков обнаружено в США, СССР.

Erwinia asteracearum (Pavarino 1912) Magrou 1937

Син.: *Bacillus asteracearum* Pavarino 1912.

Возбудитель бактериоза астр.

Клетки размером $0,5-0,6 \times 5,0-6,0$ мкм, грамположительны, факультативный анаэроб. Колонии соломенно-желтые.

Поражает цветы и листья астр. На нижней стороне листовой пластинки появляются пятна коричневого цвета, цветки также буреют и засыхают.

Распространение: выделен в Италии.

Erwinia bussei (Migula 1900) Magrou 1937

Син.: *Bacillus betae* Busse 1897, *B. bussei* Migula 1900, *Erwinia betae* (Busse 1897) Kucherenko 1975.

Возбудитель заболевания сахарной свеклы.

Подвижные короткие палочки с закругленными концами $0,7 - 0,8 \times 1,5 - 1,75$ мкм, одиночные, неспороносные. Колонии на КА серые, блестящие, гладкие, со слегка приподнятым центром, полупрозрачные, с волнистым голубоватым краем, маслянистой консистенции. Ферментируют углеродсодержащие соединения с образованием кислоты и газа. Растут на среде с цитратами, не обладают пектолитическими свойствами, разлагают аргинин в анаэробных условиях.

Вызывает гниль корнеплодов свеклы. Из почерневших от поражения сосудов выделяется бесцветный, темнеющий на воздухе экссудат. Заболевание воспроизведено экспериментально в Германии и на Украине во время вегетации и хранения сахарной свеклы.

Распространение: повсеместно.

Erwinia cacticida (Johnston and Hitencoeck) 1923 Magrou 1937

Син.: *Bacillus cacticidus* Johnston and Hitencoeck 1923.

Возбудитель заболевания кактусовых.

Колонии грязно-белые, округлые, приподнятые. Усваивают без выделения газа глюкозу, сахарозу, маннит, салицин. Не образуют кислоту из мальтозы, лактозы, дульцита, арабинозы; подкисляют молоко. Свойства описаны плохо, поэтому систематическое положение точно не определено.

Относится к мягкогнилостной группе бактерий.

Первоначально симптомы проявляются в виде округлых черных, окаймленных светло-пурпурной каймой пятен, огражденных от здоровой ткани хлоротичной зоной. Паренхима разлагается, становится темно-коричневой, выделяется газ. Переносчики — минирующие насекомые.

Распространение: США, Австралия.

Erwinia carotovora (Jones 1901) Bergey, Harrison, Breed, Hammer and Hunton 1923

Возбудитель гнили растений, особенно овощных.

Свойства представлены в табл. 2.2—2.4.

Отличается от *E. amylovora* и близких ему видов содержанием полиаминов в клетках и жирных кислот в ЛПС. Клетки *E. carotovora* содержат преимущественно путресцин. Описаны также штаммы, вызывающие гнили корневой шейки зерновых, плодовых.

Особо опасен при хранении овощей и картофеля. Кроме гнилей может вызывать сосудистое или паренхиматозное поражение картофеля, капусты.

В настоящее время этот вид разделен на два подвида — *E. carotovora* subsp. *carotovora* и *E. carotovora* subsp. *atroseptica*.

Erwinia carotovora subsp. *carotovora* (Jones 1901) Dye 1969

Син.: *Aplanobacter cepivorus* (Delacroix) Elliot 1930, *Bacillus carotovorus* Jones 1901, *B. hyacinthi septicus* Heinz 1889, *B. omnivorus* van Hall 1902, *B. phytophthorus* Appel 1902, *B. aroideae* Townsend 1904, *B. cepivorus* Delacroix 1906, *B. melonis* Giddings 1910, *B. cypripedii* Hori 1911, *B. dahliae* Hori and Bokura 1911, *B. apivorus* Wormald 1914, *B. hyacinthi* Trevisan 1889, *B. hyacinthi* (Heinz) Migula 1900, *B. melanogenes* Pethybridge, Murphy 1910, *B. deraceae* Harrison 1902, *B. croci* Mizusawa 1923, *B. papaveris* (Ayyar) 1927, *B. betivorus*

Takimoto 1931, *B. solanisaprus* Harrison 1906, *Bacterium cepivorum* (Delacroix) Stapp 1928, *B. hyacinthii septicus* (Heinz) Chester 1897, *B. destructans* (Potter) Nakata 1922, *B. carotovorum* (Jones) Lehman and Neuman 1927, *B. solanisaprum* (Harrison) Burgwitz 1935, *B. phytophthorum* (Appel) Burgwitz 1935, *B. melonis* (Giddings) Burgwitz 1935, *B. papaveris* (Ayyar) Burgwitz 1935, *B. betivorum* (Takimoto) Burgwitz 1935, *B. aroideae* (Townsend) *Phytomonas destructans* (Potter) Bergeu et al. 1930, *Ph. cepivora* (Delacroix) Magrou 1937, *Pseudomonas destructans* Potter 1899, *Erwinia dahliae* (Hori and Bokura) Magrou 1937, *E. phytophthora* (Appel) Holland 1920, *E. solanisapra* (Harrison) Holland 1920, *E. cypripedii* (Hori) Bergey et al. 1923, *E. croci* (Mizusawa) Magrou 1937, *E. hyacinthus septicus* (Heinz) Magrou 1937, *E. deraceae* (Harrison) Holland 1920, *E. melonis* (Giddings) Holland 1920, *E. betivora* (Takimoto) Magrou 1937, *E. cytolytica* Chester 1938, *E. aroideae* (Townsend) Holland 1920, *E. papaveris* (Ayyar) Magrou 1935, *Pectobacterium phyrophthorum* (Appel) Waldee 1945, *P. delphinii* Waldee 1945, *P. aroideae* (Townsend) Waldee 1945, *P. carotovorum* (Jones) Waldee, *P. melonis* (Giddings) Waldee 1945.

Различия по фенотипическим признакам между двумя подвидами отражены в табл. 2.5. Образуют незначительные количества газа. Хорошо растут в анаэробных условиях, особенно после выделения из пораженных тканей растений.

Таблица 2.5. Отличительные признаки подвидов *E. carotovora* [107]

| Свойство | <i>E. carotovora</i> subsp. <i>carotovora</i> | <i>E. carotovora</i> subsp. <i>atroseptica</i> |
|-----------------------------------|--|---|
| Мукоидный рост | <i>d</i> | — |
| Рост при 36 °С | + | — |
| Редуцирующие вещества из сахарозы | — | + |
| Гидролиз казеина | + | <i>d</i> |
| Гидролиз хлопкового масла | | |
| Образование кислоты из инозита | <i>d</i> | — |
| мальтозы | — | + |
| глицерина | + | <i>d</i> |
| α-метилглюкозида | — | + |
| Утилизация галактуроната | + | <i>d</i> |

Примечание: «+» — у 90 % и более штаммов реакция положительная; «—» — у 90 % и более штаммов реакция отрицательная; *d* — у 11—89 % штаммов реакция положительная.

Erwinia carotovora subsp. *betavascularum* Thomson, Hildebrand and Schroth 1981

Возбудитель мягкой гнили свеклы.

Растет при 36 °С, использует инозиг, мальтозу, глицерин, метилглюкозид, лактозу, этанол, *L*-лизин, *D*-аспарагин. Не усваивает галактуронат, целлобиозу, меллобиозу, малонат и раффинозу; не образует индол, газ из глюкозы. Устойчив к эритромицину.

Систематическое положение *E. carotovora* и его подвида требует уточнения.

***Erwinia chrysanthemi* Burkholder, Mc-Fadden, Dimock 1953**

Син.: *Erwinia carotovora* var. *chrysanthemi* (Burkholder, Mc-Fadden and Dimock 1953, Dye 1969, *E. carotovora* var. *paradisiaca* Victoria and Barros 1969, *E. paradisiaca* Fernandez — Borrew and Loper — Dugue 1970, *E. carotovora* var. *zeae* Sabet 1954, *E. carotovora* f. sp. *parthenii*, Starr 1947, *E. dieffenbachiae* Mc-Fadden 1961, *Bacterium carotovorum* f. sp. *parthenii* Starr 1947, *Pectobacterium chrysanthemi* (Burkholder, Mc-Fadden and Dimock), *P. parthenii* var. *chrysanthemi* (Burkholder, Mc-Fadden and Dimock 1953) Hellmers 1958, *P. carotovorum* var. *chrysanthemi* Burkholder, Mc-Fadden and Dimock 1953 (Graham and Dowson) 1960, *P. parthenii* Hellmers 1958, *P. parthenii* var. *dianthicola* Hellmers 1958, *P. carotovorum* f. sp. *chrysanthemi* Dowson 1957, *P. carotovorum* var. *graminarum* Dowson and Hayward 1960.

Возбудитель бактериоза хризантемы.

Свойства приведены при описании рода и в табл. 2.2—2.4.

Характерный рост наблюдается на картофельно-глюкозном агаре (рН 6,5), на котором на третьи—пятые сутки образует выпуклые колонии, волнистые, коралловые по краям. Клетки содержат пугресции и спермидин, чем сильно отличается от *E. carotovora* и идентичен *E. amylovora*. Состав жирных кислот ЛПС также отличается от *E. carotovora*. Поражает ряд растений.

***Erwinia cancerogena* Urosevic 1966**

Возбудитель ракового заболевания тополя.

Систематическое положение не совсем определено.

Образует декарбоксилазы аргинина и орнитина, что более характерно для *P. enterobacter*.

***Erwinia edgeworthiae* (Hori and Bokura 1925) Magrou 1937**

Син.: *Bacillus edgeworthiae* Hori and Bokura 1925.

Возбудитель заболевания растений семейства ягодковых.

Полосковидные клетки $1,2 - 1,4 \times 1,4 - 2,0$ мкм, неспороносные, с перитрихально расположенными жгутиками, грамотрицательны. Факультативные анаэробы. Колонии на МПА светло-серые, с возрастом приобретают соломенный цвет. Не утилизируют сахара. Молоко свертывают, образуют индол и NH_3 . Нитраты восстанавливают. Температурный оптимум 32 °C.

Вызывает гниль корней, ткань при этом буреет, листья желтеют, стебли легко выдергиваются из земли.

Распространение: Япония.

***Erwinia erivanensis* Kalantarian 1925 Bergey et al. 1930**

Син.: *Bacterium erivanense* Kalantarian 1925, *Bacillus erivanense* (Kalantarian 1925) Stapp 1928.

Возбудитель заболевания семян хлопчатника.

Неспороносные палочки с перитрихально расположенными жгутиками; факультативны, анаэробы, грамотрицательны. Колонии желтые с серым прозрачным ореолом. На МПБ растут равномерно. Через 2—3 суток на дне появляется осадок, а на поверхности — слабая пленка. Желатин разжижают, молоко свертывают и пептонизируют. Нитраты не восстанавливают, индол образуют. Усваивают сахарозу, глюкозу, маннит с выделением газа и образованием кислоты.

Вызывает корневую гниль семян хлопчатника. Корневая шейка утолщается, кора усохших корней чернеет.

Распространение: впервые выделен в Армении.

***Erwinia herbicola* (Lohnis 1911) Dye 1964**

Син.: *Bacterium herbicola* Lohnis 1911, *Argobacterium gypsophilae* (Brown) Starr and Weiss 1943, *A. gypsophilae* Brown, *Bacillus erivavensis* (Kalantarian) Stapp 1928, *B. erivanense*, *B. mangiferae* Doidge 1915, *B. milletiae* Kawakami and Yoshida 1920, *B. vitivorus* (Baccarini 1894),

B. baccarinii Macchiati 1897, *Bacterium herbicola* Geilinger 1921, *B. erivanense* (Kalantarien) 1925, *B. herbicola aureum* Duggeli 1904, *B. herbicola* Duggeli 1904, *B. herbicola* Lohnis 1911, *B. mangiferae* Doidge 1915 Burgwitz 1935, *B. milletiae* (Kawakami and Yoshida 1920) Burgwitz 1935, *B. typhi flavum* Smith 1948, *Enterobacter pigmentees anaerogenes* Le Cler 1962, *E. agglomerans* (Beijerinck) Ewing and Fife 1972, *Erwinia cassave* (Hansford) Burkholder 1948, *E. citrimaculans* (Doidge 1915) Magrou 1937, *E. lathyri* (Mans and Tanbenhaus) Magrou 1937, *E. mongiferae* (Doidge 1915) Bergey et al. 1923, *E. milletiae* (Kawakami and Yoshida 1920) Magrou 1937, *E. vitivora* (Baccarini 1894) de Plessis 1940, *E. herbicola* var. *herbicola* Dye 1969, *Flavobacterium rhenowum* (Migula) Bergey and Breed 1948, *Pseudomonas herbi* — *Pseudomonas herbicola* (Geilinger 1921) de Rossi 1927, *P. paraherbicola*, *P. trifolii*, *Xanthomonas trifolii* (Huss) James 1955.



Рис. 2.31. Колония *Erwinia horticola* на КА (трехсуточная)

Колонии на МПА, КА круглые с ровным краем, в центре имеется компактное пуговицеобразное уплотнение, гладкие, блестящие, обычно золотисто-желтого цвета. Описаны беспигментные формы; пигмент слабо растворим в этиловом спирте. Часто образуют шероховатые формы: мелкие хрящевидные желтоватые сморщенные наросты, с трудом отделяющиеся от поверхности агара. Желатин разжижают не все штаммы. При росте на сахарах образуют молочную кислоту, фиксируют азот атмосферы. Неоднородны по антигенному составу.

Вызывают заболевания человека, животных и растений. При этом симптомы заболевания могут быть разные. Так, на кок-сагизе бактерии вызывают увядание, на вербовых — слабый некроз или пожелтение листьев, на качиме и других — разрастание ткани. Увядание кок-сагиза начинается с внезапной потери тургора цветоносом, который перегибается и быстро засыхает. Обычно массовое заболевание начинается в период массового цветения растений при высокой влажности. На листьях зерновых появляются сначала хлоротические продольные полосы, на которых в нескольких местах могут появляться некрозы. Иногда аналогичные симптомы появляются при поражении листьев зерновых слабоагрессивными изолятами *P. syringae* pv. *atrofaciens*. Разрастания на растениях отмечены в виде небольших галл.

Erwinia horticola Beltjukova, Gwozdzjak, Pastuschenko, Zujkova 1972

Возбудитель заболевания черного бактериоза древесных пород.

Палочки небольшие, толстые, эллипсоидальные, неспороносные, подвижные с перитрихальным расположением жгутиков, грамотрицательны. Бактерии хорошо растут на МПА и КА. На МПА колонии круглые (диам. 4—5 мм), конусовидные, с запавшей, иногда шероховатой вершиной, слабоволнистым краем; гладкие, блестящие, серые, полупрозрачные. На КА колонии выпуклые, серо-белые, диам. 5—7 мм (рис. 2.31). На МПБ уже через 16 ч виден равномерный рост. Факультативные анаэробы, растут на МПБ + 7 %-ном NaCl, восстанавливают нитраты, реакция Фогес — Проскауэра отрицательная. Не

разжижают желатин и не пептонизируют молоко, только медленно его коагулируют, образуют индол, NH_3 , H_2S , кислоту из ряда сахаров на минеральной среде Омелянского. Усваивают эскулин, соли кетоглутаровой, молочной, муравьиной, яблочной, лимонной и янтарной кислот, аминокислоты и амины, аспарагин, аспарагиновую и глутаминовую кислоты, гистидин. Бактерии не используют лактозу, инозит, этиловый спирт, углеводороды, винную и сульфаниловую кислоты. Не образуют амилазу, лецитиназу, левансахаразу, протопектиназу, целлюлазу, оксидазу, желатиназу, уреазу, внеклеточные нуклеазы. Выявлены орнитин- и лизиндекарбоксилазные активности. Штаммы серологически неоднородны.

Черный бактериоз чаще встречается на деревьях в возрасте 20—40 лет Поражаются стволы, ветви и листья (рис. 2.32). Болезнь может протекать быстро, тогда дерево погибает в течение одного сезона, чаще в первой половине лета, или медленно, годами. На листьях появляются



Рис. 2.32. Черный бактериоз плодовых (искусственное заражение)

некрозы. Более чувствителен край листа. Ветви отмирают даже при неполном охвате их некрозом. Поражение на ветках вначале имеет вид мокнущих пятен, которые чаще всего расположены вблизи спящих почек. Распространение болезни проходит по элементам коры сначала без видимых внешних признаков. Со временем пораженные участки западают, кора трескается. Цвет пораженной ткани зависит от породы и интенсивности протекания инфекционного процесса: на грани со здоровой ткань красноватая, по мере удаления — светло-бурая, бурая до черной. Из пораженных участков в светлую погоду выделяется экссудат, который, растекаясь по стволу (ветке), порождает новые очаги, проявляющиеся в виде мокнущих пятен. При этом обычно поражаются верхние элементы коры, которые отмирают.

Возбудитель черного бактериоза выявлен на плодовых (особенно яблоня), буке, дубе. В эксперименте поражает многие виды древесных и сельскохозяйственных растений.

Распространение: обнаружен в СССР на плодовых и лесных древесных породах.

Erwinia ixiae (Severini 1913) Margou 1937

Син.. *Bacillus ixiae* Severini 1913.

Возбудитель заболевания луковичных культур.

Неспороносные палочки, подвижны посредством перитрихально расположенных жгутиков, грамтрицательные. Факультативные анаэробы. Колонии белые, гладкие, слабо-зернистые, непрозрачные. Молоко свертывают, но не пептонизируют, желатин не разжижают, нитраты не восстанавливают. Патогенность доказана при искусственном заражении растений.

Вызывает мокрую гниль клубней. Внешние симптомы: потемнение листьев и цветonoсов, которые постепенно засыхают. При сильной инфекции листья покрываются ржавыми пятнами и легко отрываются.

Поражает крокусы, гладиолусы, гиацинты, картофель.

Распространение: Италия, Голландия.

Erwinia lilii (Uyeda 1919) Magrou 1937

Син.: *Bacillus lilii* Uyeda 1919.

Возбудитель бактериоза лилии.

Свойства описаны слабо. Неспороносные подвижные палочки $0,6 - 0,7 \times 0,8 - 1,0$ мкм. Жгутики расположены перитрихально, грамположительны. Факультативный анаэроб. Колонии округлые, блестящие, серого цвета. Не используют сахаров. Молоко свертывает, но не пептонизирует, образуют NH_3 , H_2 , индол; восстанавливают нитраты, желатин разжижают слабо.

Поражает листья, стебли и луковицы лилий. Наиболее вредоносен при поражении луковиц. Пятна вначале округлые, затем продольные, коричневые. Поражает представителей семейства лилейных. Наиболее устойчив вид *Lilium speciosum*, очень неустойчивы виды *L. tigrinum*, *L. aurantium*, *L. venustum*.

Распространение: Япония.

Erwinia multivora Sezerbin — Parfeuenko 1963

Возбудитель водянки древесных лесных пород.

Палочки $0,7 - 0,9 \times 1,5 - 1,6$ мкм, одиночные, реже соединенные парами; перитрих, образуют капсулы и зооглеи, факультативные анаэробы. На МПА колонии белые, гладкие, блестящие, округлые, с несколько неровным краем. На МПБ образуют слабую муть, на поверхности слабые следы пленки или кольца; выделяют H_2S , но не индол и NH_3 , восстанавливают нитраты. Молоко пептонизируют, желатин разжижают. На сахарозе, галактозе, мальтозе, глюкозе, левулезе, лактозе, манните образуют кислоту и газ, обладают амилазной активностью.

Заболевают лиственные и хвойные породы. На хвойных (пихта) часто первым внешне заметным признаком болезни является изменение окраски хвои: первоначально она желтеет, затем приобретает оранжево-красную или розово-красную окраску, засыхает. На стволах образуются короткие водяные побеги. У основания отмерших сучков на коре наблюдаются мокрые черные пятна, причем сам сучок часто бывает тоже мокрым и трухлявым. Иногда отмирание коры наблюдается в нижней части стволов пихт с окольцеванием больше половины окружности. Часто на пораженных участках кора отваливается.

На дубе симптомы следующие: на листьях — пятна бурого цвета неправильных очертаний, обычно расположенные между жилками. Сначала пятна появляются в виде небольшой светлой полупрозрачной с маслянистым оттенком точки, вокруг которой начинается дальнейшее поражение листовой пластинки в виде ясно выраженных концентрических кругов. Пораженная часть листовой пластинки буреет, но границы концентрических колец остаются заметными. На коре молодых дубов появляются черные пятнышки. Пораженные участки сливаются, кора становится темно-бурой, затем красно-бурой. Весной, до распускания листьев, и осенью из пораженных участков выделяется экссудат черного цвета. Часто отмирает верхушка молодых деревьев, или их рост замедляется, и они становятся карликовыми; на верхушке — розеткообразование, на побегах появляется много прорастающих почек. Усыхание дуба идет сверху, начиная с отдельных ветвей. Бактерии поражают и желуди. Пораженные семядоли становятся бурыми и влажными, липкими на поверхности, с кислым запахом.

Распространение: поражает многие лесные древесные породы на Северном Кавказе.

Erwinia nimipressuralis Carter 1945

Возбудитель заболевания лесных древесных пород.

Утилизируют карбогидраты с образованием большого количества газа, образуют аргининдекарбоксилазу и липазу. Не используют сахарозу и раффинозу, серологически неоднородны (рис. 2.33).

Электронная микроскопия бактерий представлена на рис. 2.34—2.35.

Выделен из мокрой древесины ильма, бука, тополя, хвойных.

Распространение: США, Чехословакия, СССР.

Erwinia quercina Hildebrand and Schroth 1967

Син.: *Erwinia amylovora* var. *quercina* Hildebrand, Schroth 1967,

Dye 1968.

Возбудитель капельной болезни желудей дуба.

Свойства, типичные для рода, представлены в табл. 2.2—2.4.

Клетки немного крупнее, чем у других представителей рода, размером $0,5 - 1,5 \times 1,0 - 3,0$ мкм. Хорошо растут на КА,

особенно с добавлением глюкозы, пептона и карбоната кальция. Уже через 24 ч видны круглые приподнятые с ровным краем белые колонии. На МПБ вызывают равномерное помутнение. Оптимальная температура роста $27 - 32^\circ\text{C}$. В качестве азотного питания используют аммонийные соли и пептон, но не нитраты. Не обладают экзо-ДНК-азной, тирозиназой, уреазой, амилазой, лизиндекарбоксилазой и экзоцеллюлярной активностями. На табаке не вызывают реакцию сверхчувствительности. Образуют ацетилметилкарбинол, β -глюкозидазу, каталазу, оксидазу. На средах с сахарами газ не выделяют. В небольших количествах газ может образовываться на пептонной воде с глюкозой по методу Hugh и Leifson в анаэробных условиях. Бактерии не разлагают ломтики картофеля, но вызывают гниль моркови и лука. Разлагают полипектатный гель. Культурная жидкость стимулирует образование корней на кусочках тканей моркови, свеклы и репы.

Бактериоз впервые описан в США на дубе. Из пораженных желудей выделяется бурая жидкость, которая капает на землю в течение нескольких недель. Заболевание проявляется при температуре 29°C и выше. Влажность воздуха влияет лишь на интенсивность выделения эксудата, его густоту и пенистость. Поражаются проростки желудей, при этом они скручиваются и выделяют слизь, а также листья.

Распространение: заболевание выявлено в северной Калифорнии (США) на видах *Quercus agrifolia* и *Q. wislizenii*. Листовая форма капельной болезни желудей обнаружена на Украине.

Erwinia serbinowi (Potebnia 1915) Magrou 1937

Син.: *Bacillus serbinowi* Potebnia 1915, *B. beticola* (Serbinow, 1913) Stapp 1928, *Bacterium beticola* Serbinow 1913.

Возбудитель бурого бактериоза сахарной свеклы.

Неспороносные подвижные палочки размером $0,4 - 0,75 \times 1$ мкм с перитрихальным расположением жгутиков, грамотрепетельны. Не образует H_2S и NH_3 , возможно, и индол. Образует флуоресцирующий

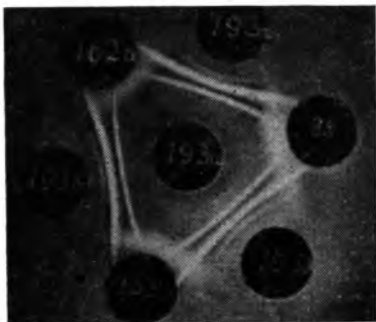


Рис. 2.33. Антигенная неоднородность *Erwinia nimipressuralis* (агар-преципитация в геле). Цифрами указаны номера штаммов; в центре сыворотка, в боковых лунках антиген по Грассе

пигмент. На мясопептонном желатине сначала белые, круглые, позже коричневые колонии. Желатин разжижают, образуют газ из желатина и сахаров. Обычно не растут на картофеле. Эта характеристика бактерий недостаточна для определения систематического положения данного вида.

Выделен в чистую культуру. Монофаг.

Распространение: СССР.

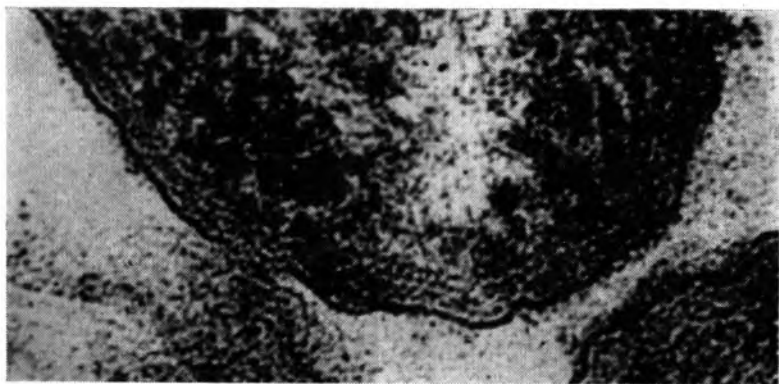


Рис. 2.34. Клеточная оболочка *E. nimipressuralis*

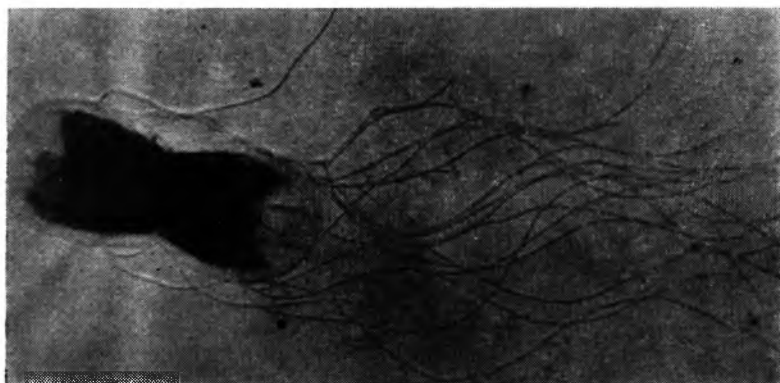


Рис. 2.35. Жгутики на делящейся клетке *E. nimipressuralis*

Erwinia salicis (Day 1924) Chester 1939

Син.: *Bacterium salicis* Day 1924, *Erwinia amylovora* var. *salicis* (Dye 1968) Martines and Kocur 1963, *Phytomonas salicis* (Day 1924) Magrou 1937, *Pseudobacterium salicis* (Day 1924) Krasilnikov 1949, *Pseudomonas saliciperda*, *Micrococcus ulmi* Brussoff 1925.

Возбудитель заболевания ивовых.

Свойства представлены в табл. 2.2—2.4.

Плохо растут на МПА без добавления факторов роста, содержащихся в автолизате, гидролизате или экстракте дрожжей. На глюкозо-

дрожжевом агаре колонии круглые, с ровным краем, слабо выпуклые, гладкие, белые, полупросвечивающиеся. Аналогичные колонии на МПА и КА, только размер их меньше и растут медленнее. На желатине рост в виде древовидных разветвлений. На картофеле образуют желтый пигмент. Плохо растут на МПБ с добавлением сахара. Бактерии образуют H_2S из цистина, но не из пептона и тиосульфата. Оптимальная температура роста 26—27 °С, максимальная 34 °С.

Симптомы: весной листья и молодые побеги увядают и коричневеют. Коричневые листья остаются висеть на дереве. Болезнь распространяется на другие ветки, и при благоприятных условиях для развития заболевания дерево через 2—3 года погибает. Болезнь развивается все лето. Из трещин коры вытекает бесцветный эксудат, буреющий на воздухе. На поперечном срезе веток в начале поражения видны водянистые пятна, спустя некоторое время они становятся коричневыми. Поэтому поражение названо «болезнью водянистых знаков». Бактериальная масса заполняет сосудистую систему, откуда выделен возбудитель заболевания.

Считается одним из самых опасных заболеваний ивы.

Распространение: Англия.

Erwinia stewartii (Smith 1898) Dye 1963

Син.: *Pseudomonas stewartii* Smith 1898.

Свойства приведены при характеристике рода и в табл. 2.2—2.4.

Характерен медленный рост на МПА, КА. Он значительно ускоряется при добавлении в среду глюкозы или сахарозы.

Возбудитель сосудистого вилта кукурузы и близких видов. Переносчиком болезни является *Chaetocnema pulicaria*.

Бактерия является карантинным объектом для СССР.

Erwinia tracheiphila (Smith 1895) Bergey, Harrison, Breed, Hammer and Hunton 1923

Син.: *Bacillus tracheiphilus* Smith 1895, *B. tracheiphilus* f. *cucumis* Smith 1920, *Bacterium tracheiphilum* (Smith 1895) Chester 1897.

Возбудитель сосудистого заболевания тыквенных.

Характеристика представлена в табл. 2.2—2.4. Требуют факторов роста в виде экстракта дрожжей. Без этих добавок растет очень медленно. Колонии на МПА и КА мелкие, круглые, гладкие, влажные, блестящие, белые, с сетчатой структурой. Оптимум pH 6,75—7,6. Оптимум температуры роста 25—30 °С; не растут ниже 8 и выше 34, погибают при 43 °С. Сохраняются хорошо, не теряя вирулентных свойств, но на МПА, КА необходимы частые пересевы, реже — на питательном агаре с дрожжевым экстрактом и глюкозой.

Симптомы типа гнилей не описаны. Вначале на листьях появляются потемневшие участки, лист теряет тургор и засыхает. Потеря тургора наблюдается во второй половине дня; он может восстанавливаться ночью, однако через несколько дней лист обвисает и засыхает. Стебли остаются зелеными. Важным признаком заболевания является серовато-белый слизистый эксудат, вытекающий из срезанного стебля. В стебле могут образовываться пустоты, заполненные бактериальной слизистой массой.

E. tracheiphila — раневой паразит, поражает, главным образом, огурцы, для которых является очень опасным возбудителем заболевания. Восприимчивы к нему также дыни, тыквы и кабачки, но не арбузы.

Переносчиками являются огуречные жуки — полосатый *Diabrotica vittata* и двенадцатиточечный *D. duodecempunctata*, которые отсутствуют в СССР. В отдельные годы очень вредоносен.

Распространение: впервые описано в США. Выявлено в Канаде, Новой Зеландии, Китае, Японии, Африке, Англии, Дании, Франции.

В СССР точно не установлено, считается объектом внешнего каран-тина.

Меры борьбы: уничтожение жуков — переносчиков возбудителей заболевания. В США для борьбы с бактериями используют антибиоти-ки: стрептомицин и тетрацилин.

Erwinia toxica Когобко 1973

Возбудитель сосудистого заболевания огурцов.

Неспороносные, с перитрихальным расположением жгутиков палочки $0,6 - 0,9 \times 1,0 - 1,7$ мкм, грамтрицательны.

Колонии на КА мелкие, однородные, равномерно приподнятые, блестящие, спустя 3—4 сут округлые, достигают 10—12 мм в диам. с четко очерченным конусовидным центром, перламутровым блеском. Утилизируют без образования газа глюкозу, маннозу, ксилосу, галактозу, арабинозу, лактозу, мальтозу (слабо), сахарозу, трегалозу (слабо), целлобиозу, маннит, сорбит, дульцит, салицин. Молоко свертывают, желатин не разжижают, нитраты восстанавливают. Усваивают ряд аминокислот, винную и лимонную кислоты. Бактерии образуют протопектолитические ферменты, каталазу, уреазу и лизиндекарбоксилазу и не образуют оксидазу, тирозиназу, левансахаразу, аргининди-гидролазу, лецитиназу, внеклеточную ДНК-азу и пероксидазу. Штаммы серологически неоднородны, не обладают серологическим родством со штаммами других видов рода *Erwinia*.

Заболевание на огурцах проявляется, главным образом, в закрытом грунте в фазе цветения и плодоношения, вызывая увядание стебля, листовых черешков и пластинок. Под воздействием возбудителя сосу-дистая система приобретает бурый, красно-бурый цвет. На поверхности стебля наблюдаются водянисто-маслянистые полосы, которые со вре-менем буреют и растрескиваются. Поражается также сосудистая систе-ма плодов. Такой плод имеет хлоротический вид, на поверхности обра-зуются водянистые волдыри, которые со временем западают и вокруг них образуется водянистый ободок. Увядание растений в условиях закрытого грунта начинается с увядания листьев, на которых обра-зуются хлоротические пятна до 10 мм в диам. бурого или красно-бурого цвета. Заболевание быстро распространяется на всю теплицу. В поле-вых условиях бактерии поражают дыни и арбузы.

Распространение: Египет, СССР (Украинская ССР).

Erwinia uvae (Kruse 1896) Magrou 1937

Син.: *Bacterium uvae* (Kruse 1896) Chester 1897.

Возбудитель заболеваний цветочных растений и винограда.

Описан очень слабо. Палочки размером $0,25 - 3,0 \times 4,0$ мкм. Подвижны, вызывают желтый рост на картофеле. Разжижают желатин.

Распространение: Италия.

Другие вредоносные виды: *Erwinia cypripedil* (Hori 1911) Bergi, Harrison, Breed, Hammer and Hunton 1923 (поражают орхидеи), *E. nigrifluens* Wilson, Starr and Berger 1957 (поражает грецкий орех), *E. quercicola* Georgesca et al., Bool 1952 (поражает дуб), *E. rubrifaciens* Wilson, Zeiton and Fredrickson 1967 (поражает грецкий орех), *E. rhapontici* Millard 1924, Burkholder 1948 (поражает ревеня), *E. sacchari* Spegazzini 1895 (поражает сахарный тростник), *E. scabiegene* (Von Faber 1907) Magrou 1937 (поражает свеклу), *E. carnegiana* Standring 1942 (поражает опунцию), *E. dissolvens* (Rosen 1922) Burkholder 1948 (поражает кукурузу), *E. valachia* Georgescu et Bot 1952 (поражает дуб), *E. uredovora* (Pon, Townsend, Wessman, Schmitt and Kingsolven 1954) Dye 1963 (поражает злаки).

Признаки идентичны роду *Erwinia*. Из рода *Erwinia* в *Pectobacterium* выделены те виды, которые образуют пектолитические ферменты, т. е. бактерии, вызывающие мягкие гнили. В настоящее время классификация бактерий на основе их фитопатогенности не подтверждается молекулярно-генетическими исследованиями. Несмотря на то, что некоторые исследователи поддерживали выделение пектобактерий в отдельный род, официального статуса оно не получило.

***Bacterium nudoantrum* Skripal 1968**

Возбудитель туберкулеза яблони.

Прямые короткие неподвижные палочки размером $0,4 — 0,5 \times 0,5 — 0,8$ мкм, соединены попарно, группами, короткими цепочками, отдельные клетки встречаются редко, имеют капсулу, грамотрицательны.

На агаре образуют округлые с ровным краем, слабо выпуклые, молочно-белые с перламутровым блеском, непрозрачные, слизистые, гомогенные по структуре колонии (1—4 мм в диам.). Растут медленно. Требуют добавления в среду дрожжевого автолизата. В МПБ образуют легкую равномерную муть, нежную ломкую пленку, затем пленка опускается на дно пробирки. Не разжижают желатин, не восстанавливают нитраты, молоко оставляют без изменения. Слабо образуют индол. Не образуют лецитиназу. Ферментируют (с образованием кислоты и газа) глюкозу, арабинозу, рамнозу, ксилозу, фруктозу, трегалозу, целлобиозу, галактозу, маннит и сорбит; без образования газа — салицин, мальтозу и глицерин; не используют лактозу, раффинозу, дульцит, инозит, молочную, винную и малеиновую кислоты. Серологически однородны.

На ветках яблони всех порядков и штамбе образуются узлы и наросты (рис. 2.36). Наиболее часто поражаются ветки моложе 10-летнего возраста. На листьях, плодах и корнях поражений не наблюдалось. Образующиеся наросты в 3—5 раз превышают диам. несущей ветки. Перидерма коры нароста на ранней стадии заболевания гладкая, позже она становится волнистой. С возрастом в местах поражения растрескиваются верхние слои коры, а паренхима, разрастаясь, превращает нарост из гладкого в шероховатый. Большая часть наростов имеет кратерообразное углубление, через которое весной или во влажную погоду выделяются капельки жидкости с бактериями. Выделения имеют коричневый цвет и специфический запах.

Из года в год инфекция сохраняется в наростах, внутри которых вследствие мацерации клеток образуются полости — каверны. Со временем наросты отмирают; одновременно отмирает и часть ветки, расположенная выше нароста.

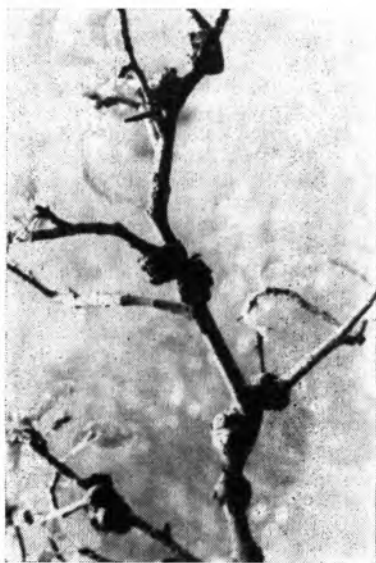


Рис. 2.36. Естественное поражение ветки яблони *Bacterium nudoantrum*

При искусственном заражении возбудителем наросты образовывались на яблоне сортов Щетинское Красное и Антоновка.

Распространение: западные области УССР.

СЕКЦИЯ 9

Риккетсиеподобные бактерии (РПБ)

Таксономическое положение РПБ не установлено. Под этим названием объединена группа бактерий, поражающая ксилему растений; поэтому их называют также «ограниченные ксилемой бактерии» или «примитивные бактерии». Однако некоторые из РПБ способны поражать и флоэму растений.

Название РПБ подчеркивает их сходство с риккетсиями. Клетки РПБ имеют формы от палочковидных до овальных, размеры $0,2 — 0,45 \times 0,8 — 4$ мкм, клеточная стенка аналогична по составу таковой у грамотрицательных бактерий. Для выделения РПБ используют специальные агаризованные среды, на которых они растут очень медленно; колонии достигают размеров $0,2—0,9$ мм.

Основным отличием от других бактериальных заболеваний является то, что РПБ являются внутриклеточными паразитами: в клетках растений их накапливается до нескольких десятков. В природе РПБ сохраняются в пораженных растениях и насекомых, которые являются их основными переносчиками.

Некоторые РПБ могут поражать растения разных систематических групп: виноград (желтуха, болезнь Пирса), персик (болезнь Фони), цитрусовые, сливу, миндаль, ряд лесных древесных пород, пшеницу, морковь, картофель, сахарную свеклу, бобовые. Симптомы поражения различны: желтуха, некроз, деформация листьев, недоразвитость, карликовость, увядание, ведеминулы листьев. [76]

СЕКЦИЯ 13

Клетки палочковидные. Образуют эндоспores, подвижны при помощи перитрихально или латерально расположенных жгутиков или неподвижны. В большинстве случаев грамположительны. Факультативные аэробы или анаэробы.

Секция 13 состоит из 6 родов, два из которых имеют фитопатогенные виды [107]: *Bacillus* и *Clostridium*.

Род *Bacillus* Cohn 1872

Палочки прямые $0,3 — 2,2 \times 1,2 — 7,0$ мкм, в большинстве грамположительные, подвижные, жгутики чаще расположены латерально, образуют по 1 термоустойчивой споре, хемоорганотрофы, метаболизм окислительный, или окислительный и ферментативный. Большинство видов образуют каталазу; строгие аэробы или факультативные анаэробы. [9, 35, 20, 58, 89, 107]

В природе распространены повсеместно. Экологическими нишами являются почва, ил, озерная, речная и морская вода; часто ассоциируют с макроорганизмами.

Типовой вид: *Bacillus subtilis* (Ehrenberg) Cohn 1872.

Фитопатогенные свойства описаны у 4 видов: *B. macerans*, *B. subtilis*, *B. polytuxa*, *B. poryuli* [106]. Другие виды бацилл, описанные как патогены для растений, не вошли в определитель из-за очень скудных сведений о них. Свойства некоторых фитопатогенных видов рода *Bacillus* представлены в табл. 2.1.

Таблица 2.6. Свойства бактерий рода *Bacillus*

| Признак | <i>B. macerans</i> | <i>B. subtilis</i> | <i>B. polymyxa</i> | <i>B. pumilus</i> |
|---------------------------------------|------------------------|------------------------|------------------------|----------------------------|
| Клетка | | | | |
| размер | 0,5 — 0,7 × × 2 — 5 | 0,7 — 0,8 × × 2 — 3 | 0,6 — 0,8 × × 2 — 5 | 0,6 — 1,1 × × 1,4 — 2,3 |
| подвижность | + | + | + | + |
| окраска по Граму | ± | + | ± | + |
| Спора | | | | |
| эллипсоидаль- ная форма | + | + | + | + |
| расположение раздувают | ст | ц | ст, т | ц |
| клетку | + | — | + | — |
| околоспоровые тельца | — | — | — | — |
| Температура роста | | | | |
| максимальная | 40—50 | 45—55 | 35—45 | |
| минимальная | 5—20 | 5 | 5—10 | |
| Рост на: | | | | |
| МПБ + 5 % NaCl | — | + | — | + |
| 0,001 % лизо- циме | — | ± | ± | — |
| в анаэробных условиях | + | + | + | — |
| Реакция Фогес — Проскауэпа | — | + | + | — |
| Каталазная актив- ность | + | + | + | + |
| Разложение | | | | |
| казеина | — | + | + | + |
| крахмала | + | + | + | — |
| желатина | — | + | + | + |
| Использование | | | | |
| маннита, глю- козы, араби- нозы | + | + | + | — |
| ксилозы | + | + | + | — |
| цитрата | — | + | ± | — |
| тирозина | — | — | — | — |

| Признак | <i>B. macerans</i> | <i>B. subtilis</i> | <i>B. polymyxa</i> | <i>B. populi</i> |
|----------------------------------|--------------------|--------------------|--------------------|------------------|
| Восстановление нитратов | + | + | + | — |
| Образование индола | — | | — | — |
| Образование кристаллов декстрина | + | | — | |
| дегидроокиси ацетона | — | | + | |

Примечание: Рост в анаэробных условиях возможен на специальных средах; «±» — у большинства штаммов реакция положительная; «+» — реакция положительная; «—» — реакция отрицательная; расположение спор: ц — центральное, т — терминальное, ст — субтерминальное.

Bacillus cerealium Gentner 1920

Син.: *Pseudomonas cerealia* (Gentaer 1920) Stapp 1928, *Bacterium cerealinum* (Gentner 1920) Elliott 1930.

Возбудитель заболевания ячменя.

Палочки 0,6 — 0,8 × 1,5 — 3,0 мкм, подвижны (2—3 полярных жгутика), спороносные, аэробы. Колонии на МПА белые, круглые, гладкие с ровным краем. Бактерии образуют красный пигмент, не разжижают желатин, разлагают крахмал. Оптимальная температура роста 20—30 °C.

Распространение: Западная Европа, СССР.

Bacillus macerans Schardinger 1905

Син.: *Aerobacillus macerans* (Schardinger 1905) Donker 1926, *A. schaeckylkiliensis* Eiseuberg 1942, *A. acetoethylicus* (Northrop) Aslue and Senior 1919, *Bacillus acetoethylum* Northrop et al.) Donker 1926, *B. polymyxa* var. *acetoethylicum* de Sorieno 1935, *B. betanigrificans* Cameron, Esty and Williams 1936, *B. vagans* Alarie and Gray 1947, *B. soli* Alarie and Gray 1947, *Zymobacillus macerans* (Schardinger 1905) Kluuyver and van Niel 1936, *Bacterium macerans* (Schardinger) Pribram 1933, *Clostridium macerans* Schardinger.

Возбудитель заболевания льна.

Основные свойства приведены в табл. 2.6.

Палочки, грамвариабельны в любом возрасте. Споры аналогичны *Bacillus polymyxa*.

На питательном агаре колонии тонкие, от округлых до раскидистых. На глюкозном агаре более выпуклые, не микоидные. На средах с сахарами образуют этанол, ацетон, муравьиную и уксусную кислоты, CO₂ и H₂. Не образуют ацетон из глюкозы, разлагают пектин и полисахариды растений (рис. 2.37); не образуют или очень слабо образуют целлюлозу. На минеральной среде с сахаром и солями аммония требуют для роста биотин и тиамин. Большинство штаммов фиксируют молекулярный азот.

Поражается кончик корня и точка роста стебля. На кончике корня появляются светло-желтые (до коричневых) пятна, на подсемядольном колене — штриховатые поражения, а на семядолях — язвочки с бурой или кирпично-красной каймой.

Возбудитель бактериоза льна является условным паразитом, широко распространенным в почве. Вредоносность заболевания определяется условиями, в которых происходит рост и развитие растения. В случае нормального развития он не вызывает его заболевания и может даже повышать урожай льна. Если растение льна ослаблено, бактерия переходит к паразитическому образу жизни. Факторами, способствующими переходу *B. tasegans* к паразитированию, являются влажность почвы, температура воздуха, аэрация и обработка почвы, влияние удобрений особенно борных.

Вредоносность незначительная. Отмирание точки роста стебля чаще всего проявляется в фазе всходов и фазе бутонизации льна. При этом рост всходов и растений замедляется или совсем прекращается, верхушка желтеет, засыхает. Корневая система приобретает уродливые формы. Во время бутонизации верхушка скручивается, стебель желтеет и засыхает. Заболевание в виде поражений точки роста очень вредоносно.

Распространение: бактериоз описан в СССР.

Bacillus polymyxa

Син.: *Clostridium polymyxa* Prazmowski 1880, *Granulobacter polymyxa* (Prazmowski 1880) Beijerinck 1893, *Aerobacillus polymyxa* (Prazmowski 1880) Douker 1926, *A. asterosporus* (Meyer) Douker 1926, *Astaria asterospora* Meyer 1897, *Bacillus asterosporus* (Meyer 1897) Migula 1900, *B. aerosporus* Greer 1928, *Bacillus polymyxa* (Prazmowski 1880) Mace 1889.

Возбудитель гнили картофеля.

Основные свойства представлены в табл. 2.6.

Колонии на питательном агаре тонкие, часто амёбовидные. На глюкозном агаре обычно приподнятые, мукоидные, с гладкой поверхностью. Обычно вязкие на многих питательных средах. На глюкозе образуют 2,3-бутандиол, этанол, CO_2 и H_2 . Используют многие углеводы и другие вещества, разлагают пектин и другие полисахариды, но очень слабо, почти не действуют на клетчатку. Образуют леван, многие штаммы в анаэробных условиях фиксируют азот. На минеральной среде с сахарами растут в присутствии биотина. Селективной средой является сахар + аммониевые соли и биотин, который может быть заменен дрожжевым экстрактом, pH 6—7.

***Bacillus populi* Brizi 1907**

Возбудитель туберкулезного заболевания тополя.

Палочки $0,6 - 1,1 \times 1,4 - 2,3$ мкм, спороносные, с перитрихальным расположением жгутиков, грамположительны. Споры расположены в центральной части клетки.

На МПА колонии плоские, вокруг беспорядочно морщинистого центра расположена радиально морщинистая зона, которая оканчивается валиком и плоским лопастным волнистым, четко очерченным краем, грязно-серые, блестящие, непрорывающиеся, маслянистой консистенции. На КА колонии больших размеров, диам. 8 мм (рис. 2.38). На МПБ рост виден на 2-е сут. в виде слабого помутнения, в старых культурах — хлопьевидный осадок, тонкая рыхлая пленка, оседающая на дно. Не используют источники углерода на минеральной

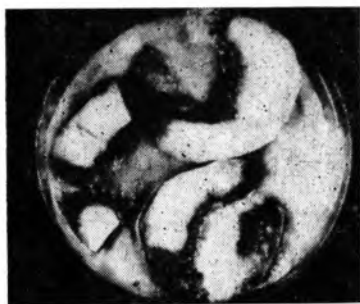


Рис. 2.37. Мацерация ломтиков картофеля *Bacillus tasegans*



Рис. 2.38. Колония *Bacillus populi* на КА (пятисуточная)



Рис. 2.39. Туберкулез ветки тополя (естественное проявление)

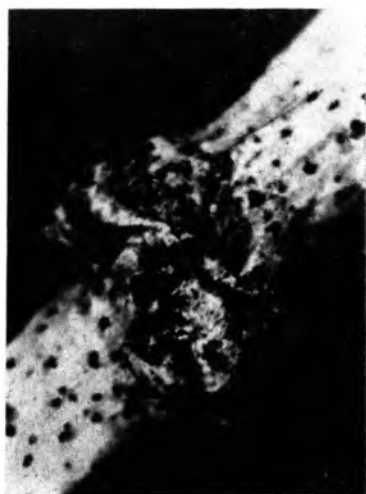


Рис. 2.40. Туберкулез ветки тополя (искусственное заражение)

среде, не изменяют лакмусовую сыворотку, не восстанавливают нитраты, образуют аспарагиназу, липазу, желатиназу, оксидазу, внеклеточную РНК-азу, протопектиназу. Серологически однородны.

Поражает ветви, ствол и листья. На ветвях (чаще в возрасте до 7 лет) появляются вздутия, которые преобразуются в язвы (рис. 2.39) и разрастания различных размеров, иногда превышающие в 2—3 раза диам. несущей ветви. Форма нароста округлая, овальная, узло-

ватая (рис. 2.40). Поверхность сначала гладкая, затем шероховатая. Расположены они в разных частях ветви, но чаще на местах отмерших боковых побегов почек, листовых рубцов. Внутренние кольца древесины окрашены в красно-бурый цвет различных оттенков. Внутри наростов образуются полости, заполненные рыхлой сухой массой разрушенной древесины. При искусственном заражении вызывают поражения на листьях разных видов тополей, ивы, сирени, дуба красного. Опухоли развиваются только на тополе волосистоплодном. Болезнь не приводит к усыханию деревьев.

Распространение: Италия, Франция, Чехословакия, СССР (Украинская ССР)

Bacillus subtilis (Ehrenberg) Cohn 1872

Син.: *Bacillus mesentericus* Trevisan 1889, *B. vulgatus* Trevisan 1889, *B. atterrimus* Lehmann and Neumann 1896, *B. niger* Migula 1900, *B. panis* Migula 1900, *B. globigii* Migula 1900, *B. natto* Sowa-mura 1906, *B. mesentericus vulgatus* Flugse 1887, *B. subtilis* var. *atterrimus* Smith, Gordon and Clark 1946, *B. subtilis* var. *niger* Smith, Gordon and Clark, 1946.

Vibrio subtilis Ehrenberg 1835

Возбудитель гнили плодов и корнеплодов.

Свойства представлены в табл. 2.6.

Спорообразующие палочки $0,7 - 0,8 \times 2 - 3$ мкм, одиночные редко в виде цепочек, подвижны (перитрих), грамположительны. Споры эллипсоидальные, расположены в центральной части, при образовании клетку не раздувают.

Аэробы, но на некоторых средах могут очень слабо расти в микро-анаэробных условиях. Разлагают крахмал и пектиновые вещества, чем обусловлена способность вызывать на растениях гниль. Образуют каталазу, ферменты, гидролизующие казеин. Растут в присутствии 7 %-ного NaCl, вариабельно в среде с 0,001 % лизоцима. Превращают нитраты в нитриты, медленно разжижают желатин, образуют леван из сахарозы и раффинозы; пигменты типа меланинов и пульхерина (коричневые, красные, оранжевые, черные) в зависимости от компонентов среды. Образуют кислоту из арабинозы, ксилозы, маннита и щелочь на среде с цитратами. Не используют тирозин.

Оптимальная температура роста $25-30^{\circ}\text{C}$, максимальная $45-55^{\circ}\text{C}$, минимальная 5°C . Оптимум pH $5,5-8,5$

B. subtilis широко распространен в природе как сапрофит: на растениях, растительных остатках, почве, иле.

Вызывает заболевания типа гнилей картофеля и моркови при хранении, зеленых коробочек хлопчатника, побурения листьев и плодов абрикосов, яблони, кабачков. Описано заболевание початков кукурузы. На верхушке зерновок образуются небольшие бледно-серые вдавленные пятна. Со временем пятна становятся морщинистыми, буровато-желтыми, окаймленными узкой темно-серой каймой. Поражаются чаще верхушечные зерновки.

При высокой влажности и температуре может поражать всходы хлопчатника, сахарной свеклы. Поражение ее сосудов происходит очень медленно, начинается с хвостовой части. При срезе сосуды имеют вид темных точек, расположенных кольцами. По внешним признакам заболевание определить нельзя. Активный возбудитель гнили корней свеклы при хранении. Бактерии поражают также цветки тыквы, вначале только пестичные, затем завязь. Столбики цветков искривляются, теряют тургор, завязи становятся полупрозрачными, загнившими. Поражается паренхимная ткань, но не сосуды. Бактерии поражают также картофель при хранении. Заболевание наиболее вредоносно для семенной кукурузы.

Распространение: бактериоз кукурузы выявлен на Украине, распространен повсеместно.

Меры борьбы: помимо общих мер необходимо бороться с переносчиком возбудителя — хлебным клопиком.

Род *Clostridium* Prazmowski 1880

Типовой вид: *Clostridium butyricum* Prazmowski 1880.

Палочки, подвижны, в молодом возрасте грамположительны, хемоорганотропы. Имеются сахаролитические и протеолитические виды, некоторые используют сахара и белки. Отдельные виды фиксируют азот, не восстанавливают сульфатов. Большинство штаммов строгие анаэробы, некоторые растут в присутствии воздуха. Обитают в почве, морской и пресной водах, в желудочно-кишечном тракте людей и животных.

Ключ для определения видов:

- | | |
|--|------------|
| I. Споры в клетках расположены субтерминально | |
| А. Желатин не разжижают | I группа |
| В. Желатин разжижают | II группа |
| II. Споры расположены терминально | |
| А. Желатин не гидролизуют | III группа |
| Б. Желатин гидролизуют | IV группа |
| III. Споры образуются в специальных условиях роста | V группа |

Фитопатогенными свойствами обладают некоторые представители I и II групп. [106]

Clostridium butyricum Prazmowski 1880

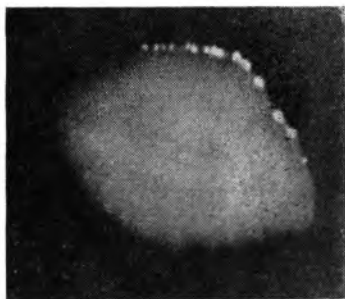
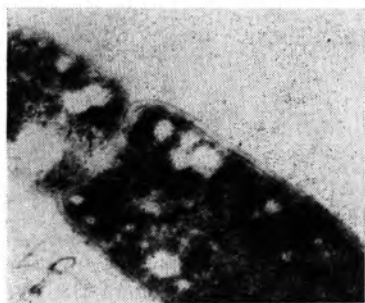


Рис. 2.41. Деление спороносных грамположительных клеток с образованием поперечной септы

Рис. 2.42. Колония *Clostridium butyricum* var. *phytopathogenicum* на КА (семисуточная)

Син.: *Amylobacter navicula* Reinke and Berthold Wehmer 1898, *Bacillus amylobacter* van Tieghem 1877, *B. butyricus* (Prazmowski 1880) Flugge 1886, *B. navicula* (Reinke and Berthold) Chester 1898, *Bacterium navicula* Reinke and Berthold 1879, *Metallacter amylobacter* (van Tieghem 1877) Trevisan 1879.

Clostridium butyricum* var. *phytopathogenicum

Возбудитель опухолево-туберкулезного заболевания граба и других лесных пород при искусственном заражении.

Палочки, окружены капсулой, спороносные, размером $0,8 - 0,9 \times 3 - 5$ мкм, приобретающие клостридиальную форму при спороношении, грамположительны. Подвижны при помощи перитрихально расположенных жгутиков. Размножение клеток проходит путем бинарного деления с образованием поперечной перегородки (рис. 2.41). Образование спор проходит субтерминально. В местах спороношения отмечена высокая активность эстераз. Строгие анаэробы. Хорошо растут в жидких средах, содержащих углеводы. МПБ, добавленный в среду, тормозит рост бактерий. Колонии на КА неправильной формы с волнистым краем, центр обособлен; блестящие, неправильной формы, серо-желтого цвета, маслянистой консистенции (рис. 2.42).

Бактерии используют большинство углеводов и спиртов, некоторые органические кислоты, не растут на белковых средах, не усваивают аминокислот. На картофельном заторе растут хорошо, но не образуют ацетона, бутанола, этанола, муравьиной, пропионовой, валериановой, капроновой, маленновой и янтарной кислот; образуют масляную, уксусную, щавелевую, винную и лимонную кислоты.

Газообразными продуктами брожения являются H_2 (58—68 %), CO_2 (29—38 %) и N_2 (2—3 %). Растут в интервале температур 15—50 °C. Серологически неоднородны.

Поражается ствол и листья. Ствол и основания скелетных веток покрыты большими, иногда слившимися бугристыми наростами (рис. 2.43). Внутри наростов обнаружены каверны разной величины и формы, которые заполнены отмершей тканью темно-коричневого цвета. Ствол поражается реже, чаще болеют листья. На них в мае сначала появляются большие расплывчатые слабomasлянистые пятна. Пораженная ткань некротизируется, приобретая светло-серый оттенок. Иногда пораженная часть листа засыхает зеленой. Листья скручиваются и опадают, ветки усыхают. Усыхание отдельных веток может проходить и при общем хорошем состоянии всего дерева. Листья более восприимчивы в июне — июле, чем в конце вегетации. Бактерии не являются узкоспециализированными и могут вызывать заболевание при искусственном заражении ряда лесных пород и сельскохозяйственных растений.

Распространение: бактериоз выявлен на территории Украинской ССР.



Рис. 2.43. Раково-туберкулезное поражение ствола граба

***Clostridium puniceum* Lund, Brocklehurst and Wyatt 1981**

Возбудитель заболевания корнеплодов моркови и клубней картофеля.

Прямые или слегка искривленные палочки размером $0,6 \times 1,8 - 4,2$, подвижны (перетрих), содержат гранулезу, обычно граммотрицательны, но встречаются и грамположительные. Споры расположены в клетке субтерминально, не раздувая ее, овальные с обширным спороангием.

Колонии на кровяном агаре точечные до 2 мм в диам., круглые, выпуклые, белые, гладкие. На КА колонии розовые, с волнистым краем. Негемолитические, хорошо растут на пептоноглюкозном дрожжевом бульоне, подкисляя его до pH 5,2—5,5. Температурные границы роста 7—39 °C, оптимум температуры 23—33 °C. Разлагают ломтики картофеля, моркови, редиски, турнепса. Образуют протопектиназу, пектиназу, уксусную, масляную и фумаровую кислоты, бутанол и обильно H_2 . Усваивают глюкозу, фруктозу, сахарозу, амигдалин, лактозу, мелобiose, трегалозу. Не усваивают нитраты, инозит, сорбит, мелозитозу рамнозу.

Вызывают гниль корнеплодов моркови и клубней картофеля во время вегетации и при хранении. Первоначально на поверхности образуется небольшая впадина. Распространение инфекции проходит в глубь корнеплода.

Распространение: Англия.

СЕКЦИЯ 15

Род *Artrobacter*

Artrobacter ilicis

Возбудитель увядания и опадания листьев и веток падуба.

Клетки от кокковидных до палочковидных. Палочки, подвижны, неспоронозные, не кислотоустойчивы. В пептидогликане клеточных стенок содержится лизин вместо глицина. Колонии на МПА желтые, непрозрачные, гладкие, пигмент не диффундирует в агар. Аэробы, оптимум температуры роста 25—30 °C, оптимум pH 7,0. Не образуют кислоты из сахаров в среде с пептоном, целлюлазу; образуют каталазу. Хорошо растут на минеральных средах, содержащих аммонийные соли и источник углерода.

Распространение: США.

Род *Clavibacter* Davis, Gillaspie, Vidaver, Harris 1984

Типовой вид: *Clavibacter michiganense*.

Булавовидные, плеоморфные палочки, часто Y-образные; явный цикл палочка — кокк не наблюдается; неподвижные, грамположительны, неспоронозные, кислотоустойчивы. Строгие аэробы. Оптимальная температура 20—29 °C, максимальная 35 °C. Требуют факторов роста, медленно усваивают некоторые углеводы (с образованием кислоты) и органические кислоты, маннит. Не утилизируют рамнозу, рибозу, мелезитозу, сорбит, нитриты; нитраты не восстанавливают, каталазоположительны; не образуют оксидазу, тирозиназу, уреазу и липазу.

Род включает виды, патогенные для растений, и сапрофиты. Фитопатогенные виды: *Clavibacter michiganense* subsp. *michiganense*, *C. michiganense* subsp. *insidiosum*, *C. michiganense* subsp. *sepedonicum*, *C. michiganense* subsp. *nebraskente*, *C. michiganense* subsp. *tessellarius*, *C. iranicum*, *C. tritici*, *C. rathay*, *C. xyli* subsp. *xyli*, *C. xyli* subsp. *cy-nodontis* [126].

Clavibacter xyli subsp. *cynodontis* Davis, Gillaspie, Vidaver, Harris, 1984

Возбудитель задержки роста свинороя.

Плеоморфные палочки размером 0,2—5,0 мкм, грамположительны, не образуют эндоспор, не кислотоустойчивы.

Колонии на агаре сложного состава, круглые, 0,4—1,0 мкм, с ровными краями, выпуклые, блестящие, маслянистые. Желтая окраска усиливается с возрастом. Строгие аэробы. Оптимальная температура роста 26—30 °С, не растут при 36 °С. Образуют кислоту на средах с декстрином, глюкозой, глицерином, маннитом, маннозой, мальтозой, крахмалом, трегалозой; кислота не образуется из адонита, арабинозы, арбутина, целлюлозы, дульцита, эскулина, этанола, мелобиозы, лактозы, фруктозы, галактозы, *L*-инозита, инулина, мелезитозы, *L*-метил-*D*-глюкозида, β -метил-*D*-глюкозида, пропанола, пропиленгликоля, раффинозы, рибозы, рамнозы, салицина, сорбита, сахарозы, ксилозы. Не расщепляют казеин, кукурузное масло, эскулин, желатин, твины 20 и 80, тирозин, мочевины; растут в присутствии 0,0075 %, KCN нитраты не восстанавливают; образуют каталазу, но не оксидазу, H_2S , индол, NH_3 из пептона. Усваивают цитраты, малаты; не усваивают ацетамид, антракилат, бензоат, цитроаконат, β -гидроксibenзоат, галактуронат, глюконат, гликолат, лактат, леулинат, малонат, окасалат, пропионат, сукцинат.

Распространение: Тайвань.

Clavibacter xyli subsp. *xyli* Davis, Gillaspie, Vidaver, Harris 1984

Возбудитель задержки роста корневых отводков сахарного тростника.

Плеоморфные палочки, неподвижные размером 0,2—5,0 мкм, не образуют эндоспор, грамположительны, не кислотоустойчивы.

Колонии на агаре мелкие, круглые (диам. 0,1—0,3 мм), край ровный; выпуклые, блестящие и маслянистые, с возрастом окрашиваются в белый цвет. Строгие аэробы. Оптимальная температура роста 26—30 °С, не растут при 32 °С. Усваивают с образованием кислоты глюкозу, мальтозу, декстрин; не усваивают адонит, арабинозу, арбутин, целлобиозу, дульцит, эскулин, этанол, фруктозу, галактозу, инозит, инулин, лактозу, мелибиозу, мелизитозу, β -метил-*D*-глюкозид, пропанол, пропиленгликоль, раффинозу, рамнозу, салицин, сорбит, сахарозу и ксилозу; не расщепляют казеин, кукурузное масло, эскулин, желатин, крахмал, твин 20 и 80, мочевины. Растут в присутствии 0,0075 % KCl; нитраты не восстанавливают; образуют каталазу и ацетонин, не образуют H_2S , индол, NH_3 , оксидазу; не используют ацетаты, ацетамиды, бензоаты, цитраты, форматы, фумараты, галактуронаты, глюконаты, лактаты, малеиновую кислоту, малонаты, тартраты.

Бактерия распространена в киселемных сосудах сахарного тростника; не вызывает заболевания свинороя пальчатого и ряда злаковых, хотя в их киселеме может размножаться при искусственном введении. Является причиной значительных потерь урожая.

Распространение: заболевание впервые выявлено в США. Распространено в Бразилии, Японии, Южной Африке.

Род *Corynebacterium* Lehman and Neumann 1896

Типовой вид: *Corynebacterium diphtheriae*.

В род *Corynebacterium* включены виды, патогенные для человека и животных; патогенные для растений; сапрофиты.

Большинство из видов фитопатогенных коринебактерий предполагается перенести в роды *Artrobacter*, *Curtobacter*, *Clavibacter*, *Rhodococcus* [7, 30, 47, 72, 95, 101, 106, 116, 121, 138, 162, 213, 218]

***Corynebacterium agropyri* (O'Cara 1916) Burkholder 1948**

Син.: *Aplanobacter agropyri* O'Cara 1916, *Phytomonas agropyri* (O'Cara, 1916) Bergey, Harrison, Breed, Hammer and Hunton 1923, *Bacterium agropyri* (O'Cara 1916) Stapp 1928, *Agrobacterium agropyri* (O'Cara 1916) Savulescu 1947, *Pseudobacterium agropyri* (O'Cara 1916) Krasilnikov 1949, *Empedobacter agropyri* (O'Cara 1916) Brisou.

Возбудитель заболевания злаковых.

Неподвижные палочки $0,4 - 0,6 \times 0,6 - 1,1$ мкм. На агаре растут медленно в виде желтых колоний, поверхность слабо шероховатая с концентрическими кольцами, непрозрачная, тягучая. На МПБ слабое помутнение, желтый осадок, на поверхности нет пленки и кольца.

Желатин не разжижают, молоко не свертывают, нитраты восстанавливают; используют глюкозу, лактозу, сахарозу, глицерин с образованием кислоты без газа, крахмал гидролизуют медленно. Оптимальная температура роста $25-28^{\circ}\text{C}$.

Между влагалищами листа у основания чешуек образуется лимонно-желтая слизь, которая затвердевает в виде янтарных капель. Растения сильно отстают в росте. В местах поражения стебли и колосья искривляются.

Распространение: США.

***Corynebacterium insidiosum* (Mc-Culloch) Jensen 1934**

Син.: *Aplanobacter insidiosum* Mc-Culloch 1925, *Bacterium insidiosum* (Mc-Culloch 1925) Stapp 1928, *Phytomonas insidiosa* (Mc-Culloch 1925) Bergey, Harrison, Breed, Hammer and Hunton 1930, *Ervinia insidiosa* (Mc-Culloch 1925) Jensen 1934, *Mycobacterium insidiosum* (Mc-Culloch 1925) Krasilnikov 1941, *Burcholderiella insidiosa* (Mc-Culloch 1925) Savulescu 1947, *Corynebacterium michiganense* (Mc-Culloch 1925) subsp. *insidiosum* Carlson, Vidaver 1982).

Возбудитель увядания люцерны.

Клетки размером $0,4 - 0,5 \times 0,7 - 1,0$ мкм, преимущественно клиноподобные, встречаются кокковидные, прямые палочки; расположение одиночное, V- или Y-образное, неподвижные, неспороносные, грамположительны. Растут очень медленно. На МПА + глюкоза видимые невооруженным глазом колонии появляются только на пятые сутки. Колонии круглые, слегка приподнятые, гладкие с блестящей поверхностью, слабо слизистые, сначала белые, потом желтые; на МПБ — муть. На картофеле и средах с сахарозой желтый цвет изменяется на синий (до фиолетового). Изменение цвета связано с образованием в культуре кристаллов индигоидина, который образуется при температуре $15-20^{\circ}\text{C}$. Интенсивность роста зависит от содержания в среде биотина, никотиновой кислоты, гистидина, пуриновых и пиримидиновых оснований. Медленно разжижают желатин, молоко свертывают, при этом изменяют окраску с белой на желтую, затем голубовато-зеленую до серовато-голубой. Используют глюкозу, сахарозу, лактозу, галактозу, глицерин, крахмал; не образуют индол, H_2S , NH_3 . Нитраты не восстанавливают.

Температура роста: оптимальная $21-24^{\circ}\text{C}$, минимальная около 1°C , максимальная $28-31^{\circ}\text{C}$.

Возбудитель заболевания люцерны, донника, клевера.

Бактерии поражают сосудистую систему; больные растения отстают в росте, становятся карликовыми с большим количеством стеблей. Листья постепенно теряют зеленую окраску, коричневеют. Пораженные сосуды под самой корой желтеют, темнеют, что хорошо заметно на срезе. Ранее заболевание считали следствием мороза. Однако при

поражении морозом темнеет внешняя часть коры, а не периферическая часть древесины. *Corynebacterium insidiosum* — раневой возбудитель, и низкая температура способствует заражению. Пораженные растения морозочувствительны.

Распространение: впервые заболевание выявлено в США. Описано в Северной Америке, СССР.

***Corynebacterium iranica* Scharif 1961**

Возбудитель заболевания пшеницы.

По свойствам не имеет существенных отличий от *Corynebacterium rathayi*

Распространение: выявлен в Иране и вызывает заболевание злаковых, аналогичное *C. tritici*.

***Corynebacterium michiganense* (Smith) Jensen 1934**

Син.: *Bacterium michiganense* Smith 1910, *Pseudomonas michiganensis* (Smith 1910) Stevens 1913, *Aplanobacter michiganense* (Smith 1910) Smith 1914, *Phytomonas michiganense* (Smith 1910) Bergey, Harrison, Breed, Hammer and Hutton 1923, *Mycobacterium flavum* subsp. *michiganense* (Smith 1910) Krasilnikov 1941, *Corynebacterium michiganense* (Smith 1910) subsp. *michiganense* Carlson, Vidaver 1982.

Возбудитель заболевания бактериального рака томатов.

Клетки неспороносные, неподвижные, преимущественно клинообразные, встречаются коккоподобные; искривленные и прямые палочки (0,6 — 0,7 × 0,7 — 1,0 мкм), грамположительны, преимущественно одиночные или соединенные попарно V- или Y-образно. Аэробы. Рост на всех средах очень медленный. На МПА + глюкоза колонии появляются на пятые сутки и только на седьмые-восьмые сутки достигают 2—3 мм в диам. Колонии круглые, ровные, приподнятые, вязкие, вначале бесцветные, полупрозрачные, но быстро приобретают кремово-желтый цвет, редко розовато-оранжевые или бесцветные. Желатин разжижают, крахмал разлагают не все штаммы. Не образуют индол и H₂S, нитраты не восстанавливают. Усвоение углеводов зависит от штамма. Образуют кислоту без газа из глюкозы, сахарозы, галактозы, левулезы, мальтозы, слабо — из лактозы, глицерина и маннита. Молоко свертывают. Требуют факторов роста (тиамин, биотин, никотиновую кислоту, а некоторые штаммы — и триптофан, пурин и пиримидин).

Вызывают поражение листьев, стебля, плодоножек и плодов. Молодые растения не поражаются. Заболевание проявляется во время цветения растений в виде увядания и некрозов на стебле, листьях и плодах. Увядание обычно начинается на нижних листьях. На плодах появляются белые пятна, которые при созревании плода желтеют и в центре растрескиваются. Трещины более темные и напоминают глаз, отсюда и название «птичий глаз». Увядание и поражение плода не всегда связаны между собой. Они могут проявляться самостоятельно.

Поражает преимущественно томаты, реже другие виды рода *Lycopersicon*.

В отдельные годы очень вредоносен в открытом грунте.

Распространение: повсеместно.

***Corynebacterium rathayi* (Smith 1913) Dowson 1942**

Син.: *Aplanobacter rathayi* Smith 1913, *Bacterium rathayi* (Smith 1913) Aujeszky 1914, *Phytomonas rathayi* (Smith 1913) Bergey, Harrison, Breed, Hammer and Hutton 1923, *Erwinia rathayi* (Smith 1913) Gram, Jorgensen and Rostrup 1929, *Agrobacterium rathayi* (Smith 1913) Savulescu 1947, *Pseudobacterium rathayi* (Smith 1913) Krasilnikov 1949.

Возбудитель камедистечения ежи сборной.

Палочки 0,5 — 0,75 × 0,95 — 1,3 мкм, с закругленными концами, одиночные или соединенные концами попарно, неподвижные, неспороносные, с капсулами, кислотоустойчивы, грамположительны

Растут очень медленно на МПА, лучше на МПА + глюкоза. При высеве пораженных растений трудно получить отдельные колонии, так как для выделения возбудителя необходимо делать густой посев. Хорошо растут на картофельных ломтиках. Колонии отличаются размером, светло-желтые, однородные, выпуклые. На МПБ образуют желтую пленку и осадок. Не образуют розовый пигмент, уреазу, желатиназу, индол; нитраты не восстанавливают. На среде с глюкозой, сахарозой, лактозой образуют кислоту. Оптимальная температура роста 25 °C, максимальная 30—37 °C.

В пораженных тканях стеблей, влагалища, листьев, соцветий образуют клейкий экссудат лимонного цвета. В этих местах наблюдаются изгибы. Растения отстают в росте из-за укорочения верхних междоузлий. Корни не поражаются. Не вызывает израстания, увядания и некрозов.

Распространение: Европа, США. В СССР встречается редко.

Corynebacterium sepedonicum Speckermann and Kotthoff 1914 Skarftason and Burkholder 1942

Син.: *Bacterium sepedonicum* Speckermann and Kotthoff 1914, *Aplanobacter sepedonicum* (Speckermann and Kotthoff 1914) Smith 1920, *Phytomonas sepedonica* (Speckermann and Kotthoff 1914) Magrou 1937, *Mycobacterium sepedonicum* (Speckermann and Kotthoff 1914) Krasilnikov 1949, *Pseudomonas sepedonicum* (Speckermann and Kotthoff 1914) Krasilnikov 1949, *Corynebacterium michiganense* (Speckermann and Kotthoff 1914) subsp. *sepedonicum* Carlson and Vidaver 1982.

Возбудитель кольцевой гнили картофеля.

Неспороносные, клиновидные, кокковидные, искривленные и прямые палочки, одиночные или V- и Y-образные, неподвижные. Аэробы.

Растут очень медленно. На оптимальной среде МПА + глюкоза колонии появляются спустя 5 сут. Колонии круглые, гладкие, слабо-приподнятые, свежeweделенные, слабослизистые, со временем масляобразной консистенции. Цвет колоний белый, кремовый до желтого, непрозрачные, блестящие. Факторы роста — биотин, никотиновая кислота, гистидин, пурин, пириимидин, метионин, аспарагин и др. Цистеин и другие аминокислоты могут ингибировать рост бактерий. Температура роста: оптимальная 20—23 °C, минимальная 3—4, максимальная 30—31 °C.

Кольцевая гниль картофеля характеризуется прежде всего поражением сосудов. При разрезе большого клубня поражение видно в виде кольца. Часто пораженные клубни и стебли растрескиваются. На пораженных растениях листья желтеют, покрываются пятнами, скручиваются и засыхают.

Вредоносность возбудителя в отдельные годы достигает 40 %. Поражает виды семейства пасленовых, главным образом, картофель.

Распространение: повсеместно.

Corynebacterium tritici (Hutchinson 1917) Burkholder 1948

Син.: *Pseudomonas tritici* Hutchinson 1917, *Phytomonas tritici* (Hutchinson 1917) Bergey, Harrison, Breed, Hammer and Hunton 1930, *Bacterium tritici* (Hutchinson 1917) Elliott 1930, *Agrobacterium tritici* (Hutchinson 1917) Savulescu 1947.

Возбудитель слизистого желтого бактериоза пшеницы.

Палочки 0,8 × 2,4 — 3,2 мкм, неспороносные, подвижны при помощи 1 полярного жгутика, грамположительны.

Желатин, крахмал не гидролизуют. Используют глюкозу, лактозу, ксилозу, фруктозу, глицерин. Не усваивают сорбозу, салицин, маннит. Не образуют H₂S, выделяют NH₃. Рост бактерий стимулируют ряд аминокислот. Колонии на МПА округлые, выпуклые, непрозрач-

ные, блестящие с ровным краем, желтые. На картофеле биомасса слабо-желтая.

Поражает стебли, листья и колосья пшеницы. На листьях и стеблях появляются белые или желтые полосы, листья скручиваются, ослизняются, стебли и колосья перегибаются, утолщаются. Колосья вместе с оберточным листом уплотняются, сливаются, образуя бесформенную массу, покрытую желтой слизью, которая на воздухе подсыхает, становится янтарной, ломкой. Пораженные растения отстают в росте, часто не дают семян.

Заболевание передается нематодами *Anguina tritici*.

Распространение: желтый бактериоз впервые обнаружен в Индии. Распространен в Австралии, Китае, Египте, на Кипре.

Бактерия является карантинным объектом для СССР.

Род *Curtobacterium* Yamada and Komagata 1972

Curtobacterium flaccumfaciens pv. *betae*

Возбудитель сосудистого заболевания столовой свеклы.

Преимущественно искривленные или прямые палочки размером $0,3 - 0,5 \times 0,8 - 1,6$ мкм, отдельные клетки клино- или коккообразные, встречаются одиночные Y и V-образные формы, подвижны посредством трех жгутиков, расположенных полярно.

Растут бактерии несколько быстрее других видов, и на среде МПА с глюкозой на третьи сутки образуют округлые колонии (диам. 2—3 мм), непрозрачные, гладкие, не слизистые, однородные, приподнятые, полупрозрачные, кремовые до желтых. Температура роста: оптимальная 25 °C, минимальная 4, максимальная 37—39 °C. [162]

Curtobacterium flaccumfaciens pv. *flaccumfaciens*

Син.: *Bacterium flaccumfaciens* Hedges 1922, *Phytomonas flaccumfaciens* (Hedges 1922) Bergey, Harrison, Breed, Hammer and Hunton 1923, *Pseudomonas flaccumfaciens* (Hedges 1922) Stevens 1925, *Corynebacterium flaccumfaciens* subsp. *flaccumfaciens* (Hodges 1922) Carlsen, Vidaver 1982.

Возбудитель увядания и ржаво-бурой пятнистости фасоли.

Неспороносные палочки $0,3 - 0,5 \times 0,6 - 3,0$ мкм, преимущественно с округленными концами, реже клиновидные, расположены поодиночке, иногда V- или Y-образно, подвижны при помощи 1—3 жгутиков, расположенных терминально или субтерминально, граммотрицательны. Аэробы.

На МПА с глюкозой, на третьи сутки образуют колонии диам. до 4 мм. Колонии округлые с ровным краем, блестящие, гладкие, полупрозрачные, с возрастом непрозрачные, светло-желтые, масляноподобной консистенции. Образование пигмента зависит от температуры. Некоторые штаммы могут образовывать голубой или пурпурный водорастворимый пигмент; по этому признаку выделены разновидности *C. f. var. aurantiacum* и *C. f. var. violaceum*. Усваивают с образованием кислоты глюкозу, сахарозу, лактозу, мальтозу, галактозу, глицерин, вариабельно крахмал; H_2S и индол не образуют. Молоко свертывают и пептонизируют, желатин разжижают, нитраты не восстанавливают. Температура роста: оптимальная 31 °C, максимальная 36, минимальная 2 °C.

Вызывают заболевание сосудистой системы растений фасоли на всех этапах роста и развития. Пораженные растения увядают, отстают в росте, сбрасывают листья; отмирают отдельные побеги или все растение (рис. 2.44). Пораженные участки ткани коричневеют, краснеют, вокруг них может образовываться желтая кайма. На листьях появля-

ются крупные ржаво-бурые с красноватым оттенком пятна (рис. 2.45). Заболевание передается семенами, растительными остатками.

Поражает фасоль, вигну.

Распространение: повсеместно.

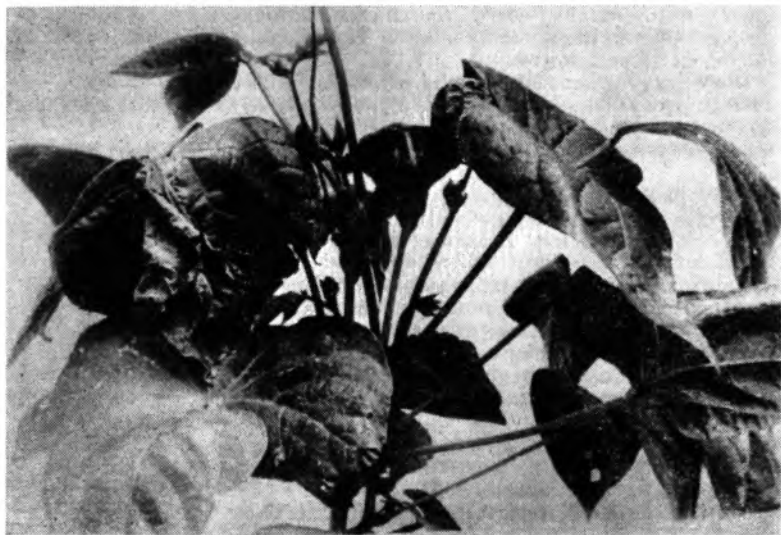
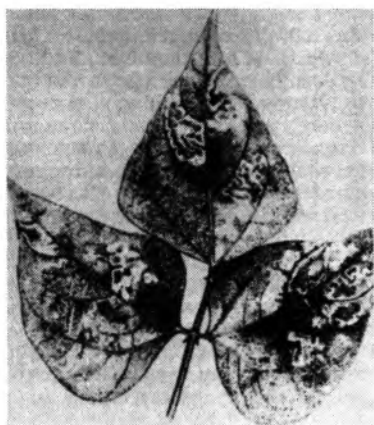


Рис. 2.44. Увядание куста фасоли, вызванное *Curtobacterium flaccumfaciens* pv. *flaccumfaciens*

Рис. 2.45. Ржаво-бурая пятнистость листьев фасоли



Curtobacterium flaccumfaciens
pv. *oortii*

Син.: *Corynebacterium flaccumfaciens* subsp. *oortii* Carlson, Vidaver 1982.

Возбудитель заболевания листьев и лукович тюльпанов.

Клетки размером $0,5 - 1,1 \times 1,3 - 2,6$ мкм, большинство — искривленные палочки с закругленными концами, иногда клинообразные, подвижны при помощи 1—2 полярных или субполярных жгутиков.

На МПА + глюкоза образуют колонии 2—3 мм в диам., круглые, гладкие, приподнятые, однородные, не вязкие, слабопрозрачные до непрозрачных. Нитраты не восстанавливают.

Температура роста: оптимальная 25—30 °С, минимальная 5, максимальная 37 °С. [191].

Curtobacterium flaccumfaciens pv. poinsettiae

Син.: *Phytomonas poinsettiae* Starr and Pirone 1942, *Bacterium poinsettiae* (Starr and Pirone 1942) Haudurap Ehringer, Guillot, Magrou, Prevot, Rosset and Urbain 1953, *Corynebacterium flaccumfaciens poinsettiae* Collins Jones, 1983.

Возбудитель разрастания стебля и пятнистости молочая.

Неспороносные, преимущественно палочковидные клетки $0,2—0,8 \times 0,5—8,5$ мкм, ровные или немного искривленные, очень редко клино- или кокковидные, одиночные, реже V- или Y-образные, подвижны при помощи 1—3 полярных или латеральных жгутиков, грамположительны или грамвариабельны. Аэробы.

На МПА + глюкоза колонии на третьи-четвертые сутки круглые (3—4 мм), гладкие, приподнятые, однородные, не вязкие, полупрозрачные, опалесцирующие, оранжево-розовые. Интенсивность цвета меняется в зависимости от насыщения среды.

Факторами роста являются тиамин, биотин, пантотеновая кислота, гистидин, пурины, многие аминокислоты. Желатин разжижают, молоко свертывают и пептонизируют, нитраты не восстанавливают, крахмал гидролизуют. Не образуют индол, H_2S и NH_3 . Растут на средах с арабинозой, ксилозой, лактозой, трегалозой, глюкозой, адонитом, глицерином и других с образованием кислоты. Не используют рамнозу, фукозу, инулин, маннит, дульцит, сорбит, инозит.

На растениях образуются сначала водянистые штрихи, обычно расположенные с одной стороны. У поврежденных растений сосуды темнеют, листья покрываются некротическими пятнами, опадают.

Распространение: США.

СЕКЦИЯ 17

Род *Rhodococcus*

Rhodococcus fascians

Син.: *Phytomonas fascians* Tilford 1936, *Bacterium fascians* (Tilford 1936) Lacey 1939, *Pseudobacterium fascians* (Tilford 1936) Krasilnikov 1949, *Corynebacterium fascians* (Tilford) Dowson 1948

Возбудитель израстания многих растений.

Неподвижные палочки $0,5—0,9 \times 1,5—4,0$ мкм, грамположительны, обычно с гранулами, слегка изогнутые в виде цепочек.

На маннитном агаре образуют вытянутые формы, кислотоустойчивы. Колонии на МПА округлые, выпуклые, влажные, непрозрачные, кремовые до желтых, растут медленно, появляются на третьи сутки. На агаре с глюкозой и КА колонии желтые до оранжевого, гладкие и шероховатые (рис. 2.46). Образуют каротиноидные пигменты, β -индолилуксусную кислоту. В качестве факторов роста необходимы тиамин, биотин, аргинин, гистидин, пурины и пиримидины. Оптимальная температура роста $24—27^\circ C$, максимальная $37^\circ C$.

Меры борьбы против бактериальных болезней растений. Карантинные объекты

Меры борьбы против бактериальных болезней растений можно разделить на две группы. В первую группу входят мероприятия, направленные на повышение устойчивости растений путем соблюдения всех агротехнических правил и использования устойчивых к бактериозам сортов. Среди мероприятий этой группы особое внимание следует уделить созданию оптимальных условий выращивания растений, т. е. соблюдать все приемы высокой агротехники, так как здоровые и крепкие

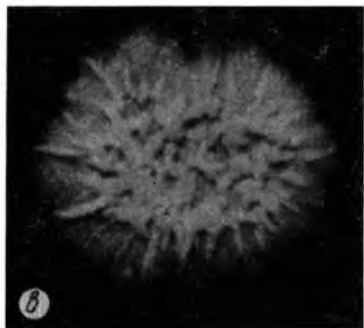
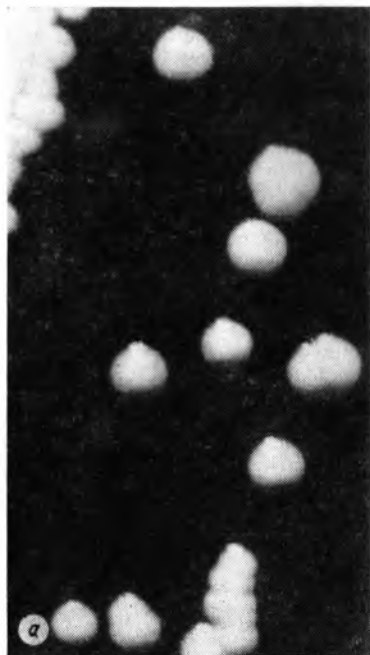


Рис. 2.46. Колонии *Rhodococcus fascians*:

— гладкая форма, б и в — измененные формы

растения меньше поражаются болезнями. Обязательно следует уничтожать послеуборочные остатки, тщательно просушивать семена и хранить их при влажности 14—15,5 % в сухих, продезинфицированных хранилищах с хорошей вентиляцией; своевременно проводить глубокую зяблевую пахоту, правильно размещать культуры в севообороте.

Посев следует производить здоровыми семенами, так как семена являются источником заражения бактериозом большинства сельскохозяйственных растений. Необходимо принять во внимание, что почва, культурные и дикие растения, насекомые могут быть переносчиками возбудителей заболеваний. Например, на Дальнем Востоке следует уничтожать дикую сою, произрастающую вблизи культурной.

Большое внимание селекционеры должны уделять выведению устойчивых сортов, как наиболее радикальной мере борьбы. При этом следует учесть, что сорт, устойчивый к бактериозу в одной климатической зоне, может быть восприимчивым в другой зоне.

Во вторую группу входят мероприятия, направленные на уничтожение инфекционного материала. Ввиду того, что основным источником инфекции в природе являются семена, особое внимание уделяется предпосевному протравливанию семенного материала.

Протравливание семян производят заблаговременно или непосредственно перед посевом. Сроки связаны с состоянием семян и применяемыми протравителями. Перед обработкой протравителями семена должны быть доведены до посевных кондиций по всем показателям. Семенной материал можно обработать после сбора. Например, картофель — негашеной известью.

Важное значение имеет применение веществ, повышающих устойчивость растений к возбудителям заболеваний. К ним относятся, в первую очередь, использование микроэлементов. Так, для борьбы с гнилями используют кальцинирование клубней негашеной известью 5 кг/т, обработку перед высадкой солями цинка, меди, бора.

Наряду с применением современных химических средств борьбы с болезнями растений использование для этой цели антибиотических веществ представляет большой интерес и является перспективным.

Меры борьбы эффективны только в том случае, если они основаны на результатах тщательного изучения биологии возбудителей болезней. Вследствие того, что еще не все бактерии-возбудители хорошо изучены, для борьбы с ними рекомендуется применять комплексы методов: агротехнический, химический и биологический (последний используется еще мало, но является перспективным и, кроме того, дает возможность заменить вредные ртутноорганические препараты).

Протравители семян сельскохозяйственных растений, их краткая характеристика, нормы расхода препаратов, способы и сроки протравливания представлены в справочнике [90] и в рекомендациях по борьбе с болезнями отдельных культур, которые периодически издаются Агропромиздатом, Главным управлением защиты растений.

В связи с освоением эффективных методов обнаружения скрытых форм опасных болезней растений, зараженности грузов вредителями, в нашей стране введен новый перечень **карантинных объектов**, который повышает уровень карантинной защиты территории СССР.

В перечень вошли следующие бактериальные болезни растений и их возбудители, имеющие карантинное значение для СССР:

1. Бактериальное увядание (вилт) кукурузы (возбудитель *Erwinia stewartii*).

2. Вилт гвоздики (возбудитель *Pseudomonas caryophylli*).

3. Желтая болезнь гиацинтов (возбудитель *Xanthomonas campestris* pv. *hyacinthi*).

4. Ожог плодовых деревьев (возбудитель *Erwinia amylovora*).

5. Рак citrusовых (возбудитель *Xanthomonas campestris* pv. *citri*).

В перечень вошли также потенциально опасные для СССР (на них распространяются ограничения при завозе) бактериальные болезни растений (и их возбудители):

1. Бактериальная полосатость риса (возбудитель *Xanthomonas campestris* pv. *oryzicola*).

2. Бактериальное увядание винограда (возбудитель *Xanthomonas ampelina*).

3. Бактериальный ожог риса (возбудитель *Xanthomonas campestris* pv. *oryzae*).

4. Желтый слизистый бактериоз пшеницы (возбудитель *Coronabacterium tritici*).

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА МИКОПЛАЗМОЗОВ

Признаки поражения

После открытия Д. В. Ивановским в 1892 г. фильтрующихся вирусов возбудителей микоплазмозов — желтух, столбуrows, «ведьминых метел» и израстаний растений — из-за их сходства с настоящими вирозами стали причислять к вирусам, так как они также фильтровались через бактериальные фильтры и не обнаруживались при наблюдении в световой микроскоп [103, 154]. С самого начала исследователи, изучавшие желтухи, израстания, «ведьмины метлы» и т. п., отмечали, что у этих заболеваний наряду со сходством с другими вирусными заболеваниями имеются и отличия, среди которых наиболее характерны следующие:

1. Возбудители переносятся только насекомыми (главным образом, цикадками); период их инкубации в переносчике достаточно продолжителен. Видовое разнообразие поражаемых растений для каждого возбудителя достаточно широко и практически соответствует кругу питающих растений данного насекомого-переносчика [102, 103].

2. Возбудители термолабильны как в растениях, так и в переносчике [104—106]; повышением температуры можно добиться их аттенуации [9, 105].

3. Инокуляция сока больного растения стерильной особи насекомого-переносчика приводит к заражению последнего; при этом в тканях переносчика появляются частицы, превосходящие по размерам известные вирусы [39—43].

Даже в таком ограниченном регионе, как Литовская ССР, поражение этими возбудителями подвержено более 40 видов растений (табл. 3.1). В настоящее время известно более 200 видов растений из 59 семейств, поражаемых микоплазмами [44, 72]. Общим для этих заболеваний является их распространение в зонах с умеренным и теплым климатом, благоприятствующим существованию сосущих насекомых — основных переносчиков микоплазм. В большинстве случаев причастность микоплазм к возникновению заболевания растений устанавливают при электронно-микроскопическом изучении УТ срезов больных растений, а также их терапией антибиотиками тетрациклинового ряда [89]. Симптоматика почти всех заболеваний растений, которые в настоящее время считаются микоплазмами, в мельчайших деталях давно описана фитовирусологами [5, 6, 9, 82]. Мы остановимся на наиболее важных признаках этих болезней.

При заселении микоплазмами проводящей системы растений и выделении ими продуктов жизнедеятельности обычно происходит усиленное образование дегенеративных клеток флоремы, в результате чего больные растения становятся карликовыми, желтушными и увядают. Известны случаи противоположного влияния микоплазм на растения. Так, астры и табак, зараженные желтухой астр, обычно живут намного дольше здоровых растений, так как у них задерживается начало репродукции — конечной фазы развития растения [121]. Обычно в пораженных микоплазмами растениях нарушаются процессы регуляции

Таблица 3.1 Виды растений, поражаемых микоплазмами в естественных условиях (Литовская ССР; по данным Ю. Станюлиса)

| Вид растения | Симптом |
|--|-----------------------------------|
| Чеснок (<i>Allium narcissifolium</i>) | Филлодия |
| Маргаритка многолетняя (<i>Bellis perennis</i>) | «Ведьмины метлы», хлороз |
| Капуста (<i>Brassica japonica</i>) | Хлороз, измельчение листьев |
| Астра садовая (<i>Callistephus chinensis</i>) | Филлодия |
| Василек (<i>Centaurea</i> sp.) | Хлороз, задержка роста |
| Цинерария (<i>Cineraria hybrida</i>) | Позеленение цветков, хлороз |
| Бодяк полевой (<i>Cirsium arvense</i>) | Хлороз, столбур |
| Бодяк бородный (<i>Cirsium oleraceum</i>) | Хлороз |
| Скерда двулетняя (<i>Crepis biennis</i>) | Хлороз, кустистость |
| Повилика (<i>Cuscuta campestris</i>) | » » |
| Морковь посевная (<i>Daucus sativus</i>) | » » |
| Синяк обыкновенный (<i>Echium vulgare</i>) | Хлороз, измельчение листьев |
| Гортензия (<i>Hydrangea</i> sp.) | Филлодия, хлороз |
| Салат посевной (<i>Lactuca sativa</i>) | Хлороз, кустистость |
| Чина лесная (<i>Lathyrus sylvestris</i>) | «Ведьмины метлы» |
| Люпин многолетний (<i>Lupinus polyphyllus</i>) | Хлороз, кустистость |
| Ромашка аптечная (<i>Matricaria chamomilla</i>) | Кустистость, карликовость |
| Ромашка непахучая (<i>Matricaria inodora</i>) | Хлороз, кустистость |
| Люцерна хмелевидная (<i>Medicago lupulina</i>) | » » |
| Люцерна посевная (<i>Medicago sativa</i>) | «Ведьмины метлы» |
| Остролодочник волосистый (<i>Oxytropis pilosa</i>) | Карликовость, кустистость |
| Петрушка кудрявая (<i>Petroselinum sativum</i>) | Хлороз |
| Флокс однолетний (<i>Phlox drummondii</i>) | Филлодия, хлороз |
| Флокс многолетний (<i>Phlox paniculata</i>) | » » |
| Подорожник средний (<i>Plantago media</i>) | Хлороз |
| Первоцвет (<i>Primula</i> sp.) | Хлороз, кустистость |
| Щавель обыкновенный (<i>Rumex acetosa</i>) | Хлороз, кустистость, карликовость |
| Щавель воробьиный (<i>Rumex acetosella</i>) | Хлороз, карликовость |
| Мыльнянка лекарственная (<i>Saponaria officinalis</i>) | Хлороз, чрезмерная кустистость |
| Крестовник обыкновенный (<i>Senecio vulgaris</i>) | Карликовость, хлороз |
| Осот полевой (<i>Sonchus arvensis</i>) | Хлороз, задержка роста |
| Одуванчик лекарственный (<i>Taraxacum officinale</i>) | Филлодия, кустистость |
| Козлобородник (<i>Tragopogon</i> sp.) | Хлороз, покраснение листьев |
| Клевер альпийский (<i>Trifolium alpestre</i>) | Филлодия, хлороз |
| Клевер розовый (<i>Trifolium hybridum</i>) | Филлодия, хлороз, кустистость |

| Вид растения | Симптом |
|---|--------------------------------|
| Клевер средний (<i>Trifolium medium</i>) | Хлороз, кустистость |
| Клевер горный (<i>Trifolium montanum</i>) | Хлороз, филлодия |
| Клевер красный (<i>Trifolium pratense</i>) | Хлороз, кустистость |
| Клевер белый (<i>Trifolium repens</i>) | Филлодия, карликовость |
| Клевер шуршащий (<i>Trifolium strepens</i>) | Хлороз, чрезмерная кустистость |

Примечание: Диагноз установлен на основании обнаружения микоплазмоподобных организмов при исследовании УТ срезов.

и изменяется габитус — образуются в избытке придаточные почки и побеги, нарушается доминирование верхушки. Растение приобретает вид «ведьминой метлы» из-за образования множества боковых побегов, становится карликовым в результате укорочения междоузлий; у него уменьшается размер листьев, замедляется рост, образуются филлодии и происходят морфологические изменения генеративных органов, приводящие к бесплодию (см. рис. 3.1). При этом лепестки цветков приобретают форму листьев, полностью прекращается цветение, на женских и мужских цветках возникают вегетативные побеги [121]. Плодоношение растения после поражения его микоплазмозом прекращается, так как генеративные органы превращаются в вегетативные. У томатов при поражении столбуром наблюдается прорастание семян внутри плода [121].

Первыми признаками заболевания растений желтухами являются просветления сосудов инфицированного листа, который постепенно утрачивает зеленую окраску. По мере распространения инфекции обесцвечиваются сосуды на других листьях. Они желтеют и становятся хлоротичными. Такая картина заболевания обусловлена тем, что желтухи — системные заболевания. Микоплазмы, локализующиеся в основном во флоэме, нарушают нормальную транслокацию в пораженных растениях и, таким образом, отрицательно воздействуют не только на пораженную систему сосудов, но и на ткани, непосредственно связанные с этой системой. Поэтому при некоторых микоплазмозах наблюдается некроз тканей, в большинстве случаев вызванный гипертрофией и гиперплазией тканей флоэмы, проявляющихся в образовании большого количества новых ситовидных элементов [121]. В листьях пораженных микоплазмозами растений часто накапливается избыточное количество крахмала (рис. 3. 2, в, г), что совместно с симптомами уменьшения роста указывает на нарушение проводящей функции флоэмы [121].

Желтухи, вызываемые микоплазмами, условно разделяют на четыре типа: 1) собственно желтухи — удлинение междоузлий и пожелтение листьев; 2) столбуры — недоразвитость верхушки, карликовость, скручивание листьев, искривление вегетативных органов в нижней их части в процессе роста (эпинаста), позеленение цветков и увядание; 3) «ведьмины метлы» — чрезмерное развитие пазушных и дополнительных побегов, недоразвитость верхушки; 4) вырождения.

В природных условиях у больных растений наблюдается смесь признаков перечисленных типов поражения. На проявление тех или

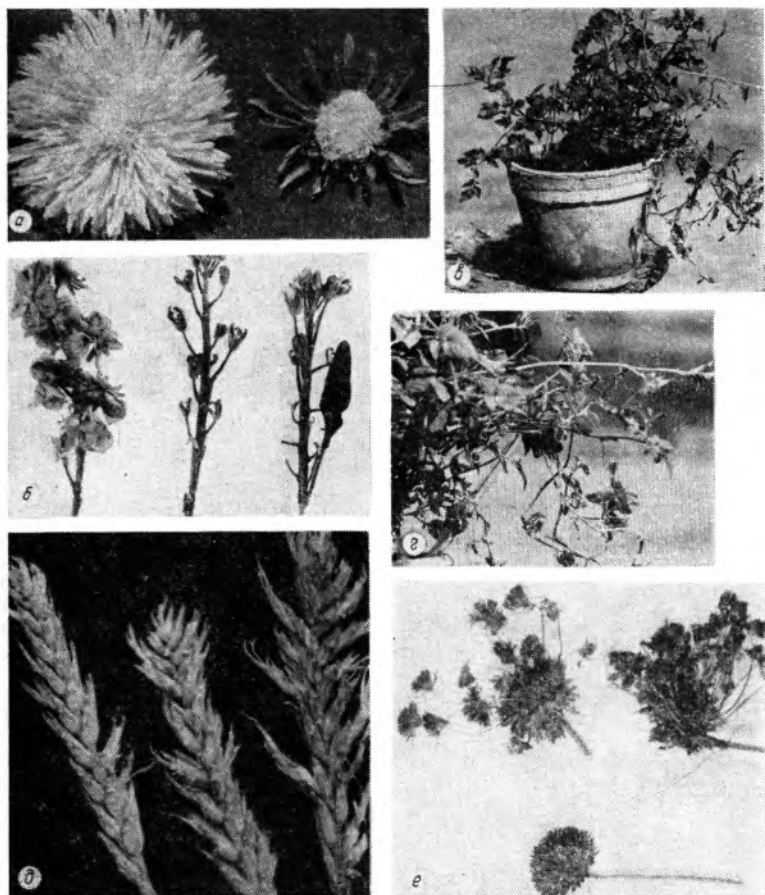


Рис. 3.1. Изменение морфологии генеративных (а, б, д, е) и вегетативных (в, г) органов растений, пораженных микоплазмами:

а — желтуха астр (слева цветок здорового растения); б — виресценция цветков левкоя (слева цветок здорового растения); в, г, — «ведьмины метлы» картофеля (г — увеличенный фрагмент рисунка в); д — бледно-зеленая карликовость пшеницы (израстание цветков); е — виресценция и пролиферация цветков маргаритки (снизу цветок здорового растения)

инных признаков поражения значительное влияние оказывают вид и сорт растения, стадия его развития во время поражения, экологические условия, время поражения, вид переносчика и многие другие как природные, так и антропогенные факторы.

Так как основными заболеваниями, наносящими значительный экономический ущерб, являются микоплазмозы пшеницы, пасленовых, винограда и некоторых древесных культур (яблони, шелковицы и др.), остановимся более детально на описании некоторых из этих заболеваний.

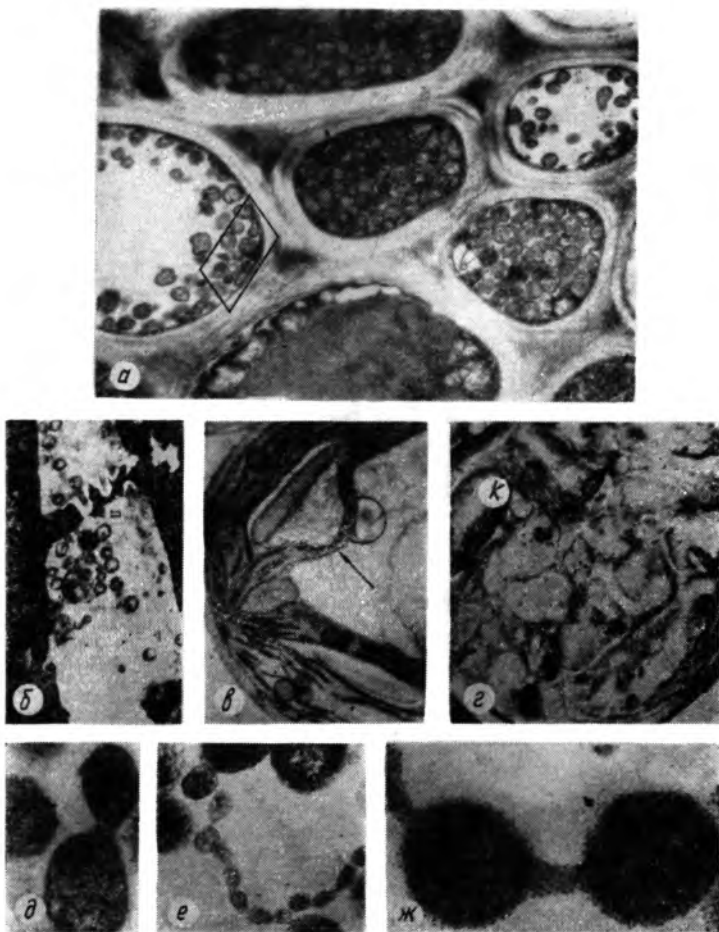


Рис. 3.2. Локализация, способы репродукции и воздействие микоплазм на клетки растения:

а — поперечный ультратонкий срез клеток флоэмы (рамкой обведена группа клеток микоплазм, взаимодействующих друг с другом и, возможно, обменивающихся генетической информацией); *б* — продольный срез ситовидного сосуда (видны микоплазмы, проходящие через поры *П* ситовидного сосуда из клетки в клетку); *в*, *г* — разрушение хлоропластов вследствие накопления в них крахмала *К* (цитологический признак микоплазмозов и одна из причин хлоротичности растений); *д* — *ж* — репродукция микоплазм путем почкования (*д*), септирования нитчатых форм (*е*) и деления на две равноценные клетки (*ж*)

К наиболее распространенным микоплазмозам злаковых и пасленовых относятся бледно-зеленая карликовость пшеницы, «ведьмины метлы» картофеля, столбур и парастолбур томатов.

Бледно-зеленая карликовость пшеницы обнаружена на Украине в 1965 г. [1, 2]. Первоначально это заболевание рассматривалось как одна из форм проявления вироза — мозаики озимой пшеницы, отли-

чающейся от классической мозаики резкой бледно-зеленой окраской листьев (без мозаики). Кроме того, больные растения характеризуются карликовым ростом и израстанием цветков. Игольчатых кристаллов, специфических для мозаики озимой пшеницы и обнаруживаемых при подкислении сока раствором HCl (0,1 моль/л), не образуется. У больных растений развиваются колосья со стерильными цветками и израстающими цветочными пленками. Кроме того, может наблюдаться мозаичность листьев и пустоколосость при израстании цветочных пленок на колосьях придаточных стеблей.

Бледно-зеленая карликовость является одним из основных микоплазмозов зерновых в нашей стране. Признаки этого заболевания особенно хорошо заметны у растений в фазе выхода в трубку. Болезнь очень вредоносна: урожай зерна у пораженных растений снижается на 80—90 %. Большинство больных растений к концу фазы молочной спелости погибает. Больные растения, как правило, не выколашиваются, а если зерна и образуются, то щуплые, колосья невыполненные.

Степень пораженности посевов пшеницы зависит от способа посева, устойчивости сорта, распространения и численности цикадопереносчиков, их естественной инфекционности. Заболевание передается только цикадкой *Psammotettix striatus* L.

Из 40 известных микоплазмозов пасленовых наиболее вредоносными являются «ведьмины метлы» картофеля, парастолбур и столбур томатов.

«Ведьмины метлы» картофеля — заболевание, распространенное в Европе, Азии и С верной Америке. Болезнь поражает кроме картофеля томаты, баклажаны, черный паслен, дурман, белену, физалис, барвинок, горошек, табак и другие виды. В природных условиях возбудитель передается повилкой и цикадками: *Ophiola flavopista* (Япония), *Peragilla sinnata* (Евразия).

У пораженных растений картофеля развиваются многочисленные ослабленные побеги, на которых видны мелкие бледные листья. Стебли становятся тонкими, цилиндрическими (см. рис. 3.1, а, б). Клубней образуется очень много, но они мелкие и прорастают ветвящимися побегами. На стеблях больных растений образуются также пазушные клубни. Микоплазмы обнаруживаются во флоэме и ситовидных трубках листьев и стеблей больных растений. Препараты тетрациклина подавляют размножение и развитие микоплазмopodobных тел в клетках растения-хозяина. Возбудитель выделен в культуру [24].

Столбур томатов — наиболее вредоносное из всех перечисленных заболеваний. Распространено на юге Европы. Болезнь поражает томаты, картофель, баклажаны, выюнок, цикорий и другие растения. При поражении картофеля листья через 20—30 сут после инфицирования становятся хлоротичными (хлоротичность начинается по краю листа и постепенно охватывает всю пластинку). Доли, края долей листьев ложкообразно поднимаются. Вершины долей становятся фиолетовыми. Листья приподнимаются, и растения приобретают «гоический» габитус.

При столбуре томата, табака, баклажана, выюнка, цикория наблюдается позеленение лепестков, редукция венчика, разрастание чашелистиков.

С помощью индикаторных растений выделены две формы столбура: 1) вызывающая полосчатость и крапчатость на плодах; 2) вызывающая антоциановую окраску листьев.

При поражении столбуром выюнка его лепестки и тычинки превращаются в листья, у цикория цветки пролиферируют, становятся стерильными, у флокса наблюдается многоступенчатая пролиферация; ось цветка пролиферирует в новый цветonoсный побег, ось которого,

в свою очередь, пролиферирует и т. д., что приводит к образованию 5—6 ярусов цветков [32—36].

По вредоносности микоплазмы, за небольшим исключением, относятся к катастрофическим заболеваниям [100], часто принимающим характер эпифитотии. Урожай пшеницы, как уже упоминалось, может снижаться на 80—90 %. Большой вред наносят микоплазмы овощеводству, вызывая потери 25—38 % урожая плодов томатов и других пасленовых, недобору 18—20 % урожая картофеля.

Микоплазмы широко распространены в основных районах хлебопашества и овощеводства.

Локализация в растениях

Фитопатогенные микоплазмы обычно обнаруживаются в ситовидных элементах пораженных растений. Иногда их также выявляют в клетках паренхимы, клетках тканей, соседствующих с флоэмой, и сердцевинных паренхиматозных тканях. Их редко наблюдают в клетках ксилемы и мезофилла или в области корней. Как правило, микоплазмы заселяют цитоплазму зрелых клеток, но есть сведения об их обнаружении в растительных клетках, находящихся на ранней стадии развития [130], в каллусе [166] и в клетках меристемы [54]. Количество клеток микоплазм в растительной клетке в одной плоскости ее УТ среза может достигать 100. В таких случаях клетка практически полностью забита микоплазмами (см. рис. 3.2, а). Ситовидные поры и плазмодесмы являются путями перехода микоплазм из клетки в клетку (см. рис. 3.2, б).

Естественно, что такое сильное заселение клеток различных тканей растения микоплазмами вызывает значительное нарушение нормальных процессов не только в клетках, но и в системах тканей. Клетки, не заселенные микоплазмами, но находящиеся по соседству с пораженными клетками или в системной связи с ними, утрачивают нормальную структуру и функции под влиянием факторов патогенности микоплазм (см. рис. 3.2, в, г) — различными их метаболитами, а также в результате конкуренции микоплазм с клетками-хозяевами за различные субстраты [21].

ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ, СТРУКТУРЫ И РЕПРОДУКЦИИ МИКОПЛАЗМ — ВОЗБУДИТЕЛЕЙ ЖЕЛТУХ РАСТЕНИЙ

Методами электронной микроскопии и ауторадиографии показано интенсивное размножение микоплазм в клетках пораженных ими растений [69]. Причем микоплазмы, вызывающие различные микоплазмозы у разных видов растений, а также у человека и животных, оказались морфологически идентичными как по ультраструктуре, так и по форме и размерам. Следовательно, их можно идентифицировать лишь биохимически, серологически и биологически (по симптомам на индикаторных растениях) [3, 44].

Микоплазмы, находящиеся в клетках растения-хозяина, представляют собой округлые или сферические клетки, 300—1000 нм в диам. Они лишены клеточной оболочки и окружены трехслойной мембраной (рис. 3.3, а), состоящей из двух электронно-плотных и одного электронно-прозрачного слоя. Обычно толщ. мембраны составляет 7—12 нм, а у возбудителя пожелтения цитрусовых — около 20 нм [109]. Клет-

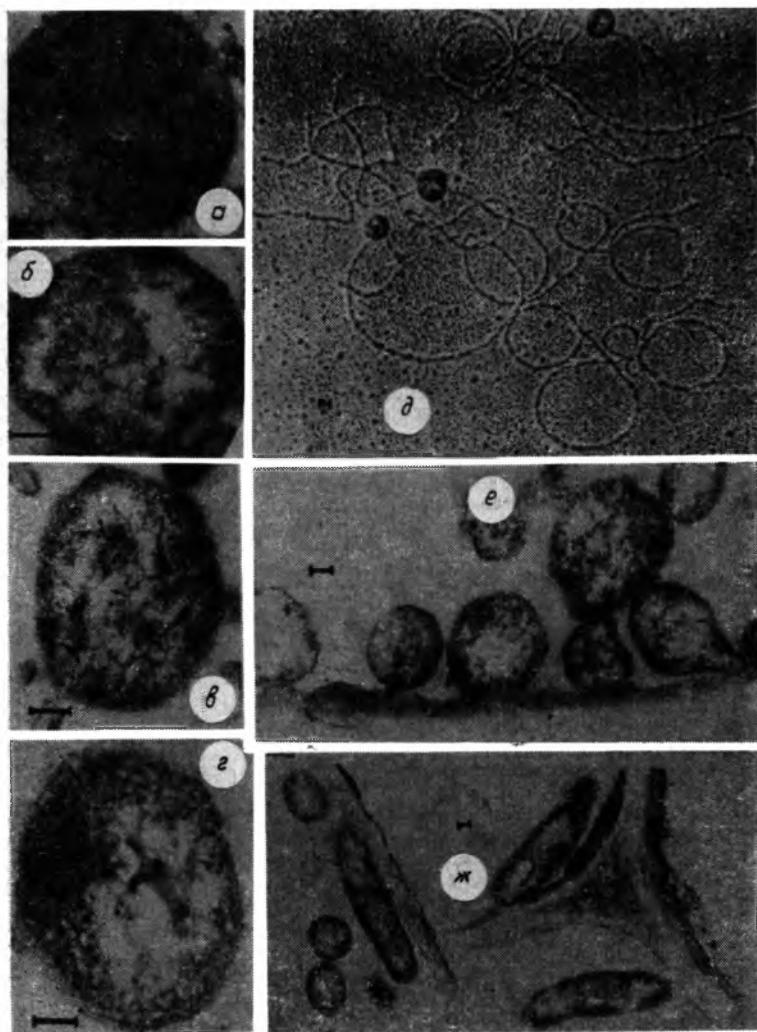


Рис. 3.3. Возрастные изменения структуры микоплазм и их взаимодействие с клеткой хозяина:

а — с — клетки микоплазм из бульонных культур разного возраста; **д** — выход нуклеопротеида из клеток микоплазм вследствие осмотического шока; **е** — взаимодействие клеток микоплазм с мембранными элементами растительной клетки; **ж** — взаимодействие бактерии *Agrobacterium tumefaciens* с растительной клеткой (на всех рисунках указан масштаб, соответствующий 0,1 мкм)

ки размером 600—800 нм составляют основную массу микоплазм в клетках растения-хозяина, независимо от вида растения и заболевания. По-видимому, клетки такого размера находятся в фазе размножения, которое осуществляется путем деления. Между такими клетками наблюдаются взаимодействия, подобные половому процессу у бактерий—клетки образуют выросты навстречу друг другу (см. рис. 3.2, а). Нитчатые клетки микоплазм обнаруживаются как в цитоплазме клеток растений, так и в области ситовидных пор между ними [176]. Микоплазмы, имеющие пластичную мембрану, меняют овоидную форму клетки на нитчатую и, благодаря такой трансформации, легко проникают из клетки в клетку через ситовидные поры и плазмодесмы, а также через филитры с порами 220—450 нм.

Ядерный материал фитопатогенных микоплазм представлен сетью из нитей ДНК, расположенных в цитоплазме [21, 124]. В цитоплазме и по периферии клеток у всех фитопатогенных микоплазм имеются рибосомы, расположенные единично или в виде полисом. Рибосомы микоплазм отличаются от рибосом растительных клеток более мелкими размерами— 12—16 нм в диам. (рис. 3.3, а, рис. 3.4, а, б) [62, 87, 114].

В процессе внутриклеточного развития клетки микоплазм претерпевают бинарное деление (см. рис. 3.2, д, ж, рис. 3.4, а, б). Деление нитевидных клеток приводит к образованию клеток кокковидной или овоидной формы, образующих цепочку (см. рис. 3.2, е) [81, 132, 176]. В цикле развития микоплазм некоторые исследователи наблюдали образование «внутренних тел» [82, 86, 152, 176]. Вопрос об их происхождении до сих пор остается дискуссионным. По мнению одних исследователей,— это впячивания мембраны микоплазм, образующиеся при подготовке образца к микроскопированию [48, 92], по мнению других, «внутренние тела» представляют собой дегенеративные изменения клеток микоплазм, возникающие при ухудшении условий их питания в клетке растения-хозяина. Поражение растений желтухами вызывает у них значительную дезорганизацию физиологических процессов, что отрицательно сказывается на условиях питания и развития паразитирующих в них микоплазм [91, 92]. Существует точка зрения, что «внутренние тела» — один из этапов в цикле развития микоплазм [82, 152].

В клетках тканей растений шелковицы, пораженных курчавой мелкокошговостью, обнаружили овальные и сферические электронно-прозрачные тела, 45—90 нм в диам. [7]. Изредка среди них встречались и электронно-плотные, локализованные в паренхимных элементах флоэмы, заключенные как бы в мешочек и изолированные от остального содержимого клетки. В отдельных случаях наблюдали разрыв этих мешочков и выброс их содержимого в ситовидные элементы. Эти тела окружены трехслойной мембраной, один слой которой электронно-прозрачный, два — электронно-плотные. Такие же образования обнаруживали в тканях астр, пораженных желтухой и выращенных в условиях пониженного освещения [48]. Предполагают, что эти образования являются конечным продуктом дегенерации клеток микоплазм [48] или же результатом недостаточного питания и неблагоприятных условий существования микоплазм, возникающих вследствие резких физиологических изменений в организме растения, вызванных инфекцией [53]. Данных, позволяющих объяснить появление, функции и природу этих образований, пока нет. Несомненно лишь то, что при неблагоприятных для жизнедеятельности микоплазм условиях происходят дегенеративные изменения в их клетках и их деление на нежизнеспособные мини-клетки. Подобный процесс наблюдали при длительном культивировании (без пересева) на искусственной питательной среде спироплазмы — возбудителя стубборна цитрусовых [74]. Вероятно, он закономерен для всех микоплазм.

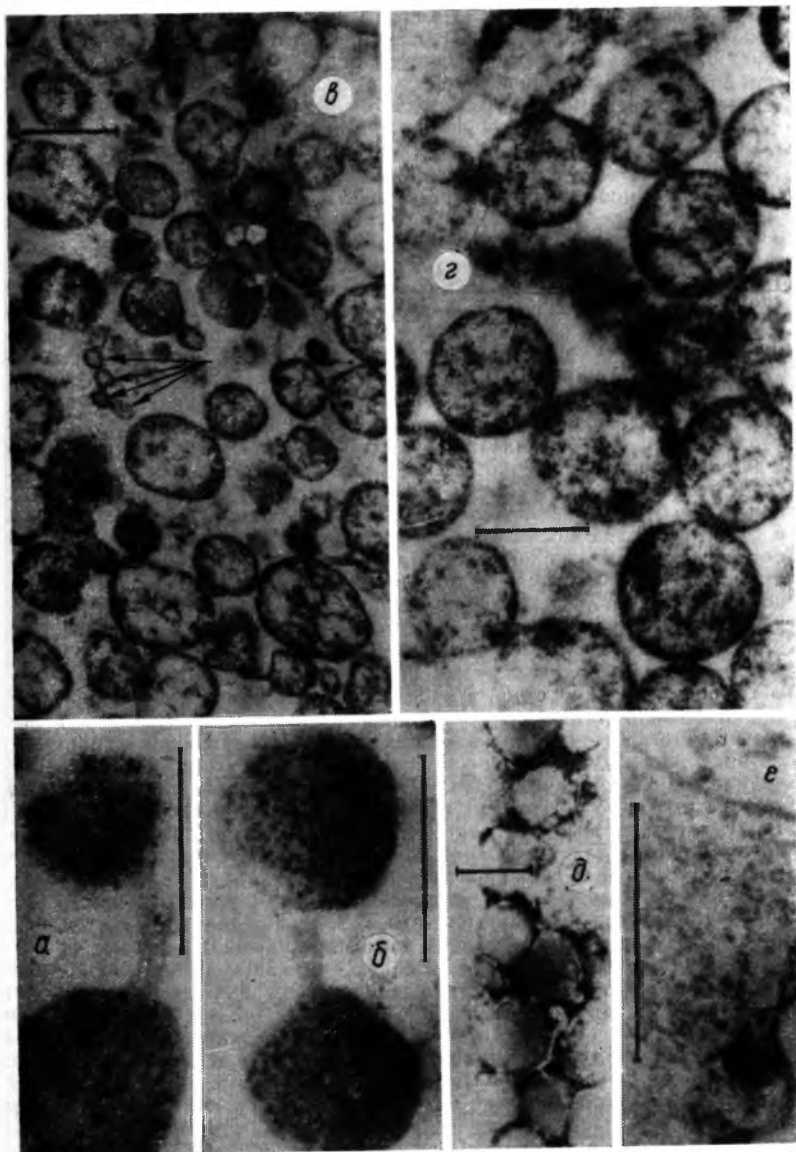


Рис. 3.4. Клетки микоплазм:

a, б — размножение путем деления; *а* — 6-суточная популяция в растительной клетке (стрелками отмечены структуры, подобные «минимальным репродуктивным телам»); *с* — 6-суточная бульонная культура; *д* — 4-суточная бульонная культура (негативный контраст); *е* — фрагмент цитоплазмы клетки флоэмы томата, инфицированной микоплазмой (виден избыток рибосом) (на каждом рисунке указан масштаб, соответствующий 1 мкм)

Сравнительное изучение *in vitro* развития микоплазм, выделенных из разных видов растений, пораженных заболеваниями типа желтух, не показало существенных отличий в морфологии и структуре клеток возбудителей разных микоплазмозов. Ниже описаны клетки микоплазм, выращенные на культуральной среде.

Клетки микоплазм условно можно разделить на три типа: клетки молодых культур, или молодые; клетки зрелых культур, или зрелые; клетки стареющих культур, или старые.

Клетки молодых культур (4—6 сут) всех возбудителей желтух имеют четко очерченную трехслойную мембрану толщ. 12—14 нм. Их цитоплазма наполнена рибосомами около 17 нм в диам. (см. рис. 3.3, а). Генетический материал в таких клетках не просматривается. При выращивании микоплазм на жидкой питательной среде СМ ИМВ-72 [28] в культурах возрастом 4—6 сут почти все клетки имеют такую форму и структуру (см. рис. 3.3, б). Основная масса клеток имеет 600—800 нм в диам. В популяции встречаются электронно-прозрачные клетки 150—200 нм в диам. (см. рис. 3.4, в). Они, вероятно, являются результатом поперечных срезов через перетяжки, соединяющие клетки, или через нитевидные тяжи, отходящие от клеток микоплазм. Характерно, что у клеток молодых культур микоплазм не более 800 нм в диам. мембрана четко оформлена, а ее слои имеют наибольшую толщ. С увеличением размера клеток (до 1200 нм) или возраста культуры толщ. слоев и всей мембраны в целом уменьшается. Поскольку клетки до 800 нм в диам. составляют основную массу клеток культур возрастом 4—6 сут, есть основания полагать, что такие клетки наиболее физиологически активны. С возрастом или при истощении питательных веществ в среде (а возможно и по другим причинам) происходит нарушение ряда функций клеток микоплазм. Это проявляется в неравномерном их делении при репродукции, увеличении размеров (до 1200 нм и больше), уменьшении толщ. мембраны (каждый из слоев ее становится тоньше, а толщ. всех трех слоев не превышает 7—9 нм), в резком уменьшении количества рибосом в клетках. Последний признак — наиболее вероятное свидетельство того, что клетки (или популяции) находятся на стадии старения и отмирания. У культур возрастом 5—10 сут из-за уменьшения количества рибосом цитоплазма становится более прозрачной, и в ней просматриваются нитевидные тяжи ДНК (см. рис. 3.3, б).

У клеток зрелых культур (10—15 сут) усиливается плеоморфизм, появляются ответвления разной длины и формы. Они становятся более электронно-прозрачными по периферии и менее плотными в центральной зоне, в которой вследствие конденсации генетического материала образуются аморфные тяжи (см. рис. 3.3, в). Поскольку у клеток микоплазм из растительных тканей почти не встречаются аморфные тяжи, можно предположить, что их появление при культивировании является результатом дегенеративных процессов, вызываемых неблагоприятными условиями обитания.

Какой бы богатой не была питательная среда по составу, все же она не идентична содержимому клетки растения-хозяина, а значит, и не может полностью удовлетворять потребности в питании выращиваемых на ней микоплазм.

В клетках стареющих культур (более 15 сут) описанные выше аномалии еще более выражены. Генетический материал в них почти полностью собирается в центре клетки (см. рис. 3.3, г). Мембрана клеток полностью дегенерирует и разрушается, а содержимое клеток выливается в окружающую среду и постепенно разрушается.

Следует отметить, что если при выращивании *in vitro* развитие почти всех клеток микоплазм в популяции происходит более-менее синхронно, то при развитии в клетках хозяина такое явление наблю-

дается лишь в молодых паренхимных клетках флоэмы. Обычно в ситовидных элементах флоэмы одновременно наблюдаются клетки, находящиеся на разных стадиях физиологического развития — молодые, зрелые и старые (см. рис. 3.4, в). Однако молодые клетки составляют незначительную часть популяции (практически единичные), что является косвенным доказательством того, что даже пластические вещества, которые передвигаются по ситовидным элементам растения, не могут в полной мере обеспечить жизненные потребности микоплазм.

Учитывая разнообразие размеров и форм клеток, наблюдаемых у микоплазм, некоторые исследователи выдвинули предположение,

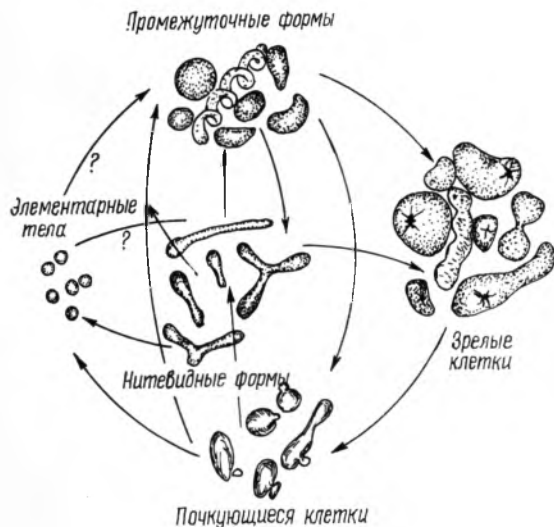


Рис. 3.5. Схема репродукции микоплазм (спиралевидная форма клетки характерна, но не обязательна, лишь для спироплазм; знаком вопроса отмечены предполагаемые, но не подтвержденные экспериментально этапы репродукции)

что эти формы являются отдельными стадиями в процессе их репликации [114, 152].

Цикл развития микоплазм в растительной клетке может включать следующие стадии развития, рассматриваемые как способы репродукции: бинарное деление; почкование; разделение нитечатых форм на цепочку дочерних клеток округлой или овальной формы; отмирание и разрушение материнской клетки и освобождение «внутреннего тела», способного дать начало новой генерации микоплазм; репродукция посредством образования «элементарных тел» [44, 86, 152, 163]. Наиболее вероятными способами репродукции фитопатогенных микоплазм являются бинарное деление, почкование и его разновидность — разделение клеток нитечатой формы на более мелкие, кокковидные и овальные клетки (см. рис. 3.2, д — ж) [138]. Последовательное образование разнообразных форм клеток фитопатогенных микоплазм, положенное в основу схемы их цикла развития, в целом аналогично таковой для микоплазм, выделенных из человека и животных.

Схема предполагаемого цикла развития микоплазм представлена на рис. 3.5. Однако ни одна из известных схем не отражает морфологи-

ческого разнообразия клеток, возникающих на разных этапах развития микоплазм, находящихся одновременно в популяции (колонии) данного штамма.

СИСТЕМАТИКА МИКОПЛАЗМ

Микоплазмы по устройству клетки являются типичными представителями царства Procaryotae Murray, 1968. Они, как и другие члены этого царства, имеют следующие общие свойства: являются одноклеточными организмами, у которых отдельные клетки могут иметь округлую, овальную, нитевидную или спиралевидную форму; диам. клеток колеблется от 0,3 до 0,8 мкм, дл. же достигает 10 мкм; клетки образуют цепочки, розетки и другие многоклеточные образования; нуклеоплазма (генофор) от цитоплазмы не отделена мембраной; деление клеток не сопровождается какими-либо изменениями способности как нуклеоплазмы, так и цитоплазмы к окрашиванию (или неокрашиванию) теми или иными красителями; рибосомы 70S-типа диспергированы по всей цитоплазме; питательные вещества потребляются в молекулярной форме. Микоплазмы, как и другие прокариоты, могут заселять лишь те экологические ниши, в которых соблюдаются условия повышенной влажности.

В состав царства Procaryotae входит четыре отдела: I — *Gracilicutes* Gibbons and Murray, 1978; II — *Firmicutes* Gibbons and Murray, 1978; III — *Tenericutes* Murray, 1984; IV — *Mendosicutes* Gibbons and Murray, 1978.

Представители I, II и IV отделов — одноклеточные микроорганизмы с ригидной клеточной стенкой — различаются такими свойствами: представители I отдела по Граму не окрашиваются, эндоспор не образуют, по характеру питания могут быть фототрофами, литотрофами и гетеротрофами; представители II отдела окрашиваются по Граму, образуют или не образуют споры, как покоящуюся форму; IV отдел объединяет бактерии с недоразвитой клеточной стенкой, характерной для других бактерий (в ней отсутствует мураминная кислота), а их рибосомы на 10—12 % тяжелее, чем у других прокариот. В III отдел (к которому относятся микоплазмы) входят прокариоты, не имеющие ригидной клеточной стенки и не способные к синтезу пептидогликанов и их предшественников. От внешней среды цитоплазма этих микробов отделена лишь единичной мембраной, состоящей из трех слоев. Из-за отсутствия ригидной клеточной стенки клетки этих микроорганизмов очень плеоморфны, размер их варьирует в значительных пределах (0,2—1,0 мкм и более в диам.), по Граму не окрашиваются, спор не образуют, способны проходить через мембранные фильтры с диам. пор 220—450 нм. Этими свойствами они очень похожи на Л-формы бактерий, образующиеся под влиянием каких-либо неблагоприятных факторов (пенициллина, лизоцима, антител и др.), когда бактерии теряют способность к образованию ригидной клеточной стенки. Однако Л-формы бактерий имеют характерные отличия от микоплазм: выраженную гетерогенность размеров клеток, в популяциях которых наблюдаются так называемые большие тела; на внешней стороне мембраны имеются остатки полимеров клеточной стенки, а в самой мембране специфические пенициллинсвязывающие белки, отличающиеся от микоплазменных; при исключении неблагоприятных факторов Л-формы ревертируют в бактериальную клетку с ригидной клеточной стенкой.

Все известные микоплазмы объединены в класс *Mollicutes* Edward and Freundt, 1967, который входит в состав III отдела.

Представители III отдела — молликуты, как называются все микоплазмы, — отличаются от других прокариот тем, что являются исключительно устойчивыми к действию пенициллина и его аналогов, их клетки лизируют при осмотическом шоке, под действием детергентов, спиртов, специфических антител с комплементом. Они могут образовывать ветвистые и нитчатые формы. Репликация генома предшествует делению клетки, но не всегда с ним синхронизирована. Поэтому в отдельных клетках может быть несколько копий геномной ДНК. Деление клеток проходит по классическому (бинарному) типу (на две равноценные клетки), почкованием (как у дрожжей — дочерняя клетка значительно меньше по размеру материнской), а также делением перетяжками нитчатых форм (по типу септирования мицелия грибов) с образованием цепочек клеток из одной длинной клетки.

Клетки молликут обычно неподвижны, но некоторые из них способны к скользящему движению по влажным поверхностям (подобно миксобактериям) или же к ротационному движению, что характерно для клеток со спиральной формой. Спиралевидные клетки обладают также флексирующей и трансляционной подвижностью, при которой волна движения передается по клетке, как волна сжатия по пружине.

При выращивании на твердых (агаризованных) питательных средах молликуты образуют колонии, диам. которых редко превышает 1 мм. Колонии имеют вид яичницы-глазуни, и их центр, как правило, вростает в толщу слоя среды (рис. 3.6). Мол. масса геномной ДНК молликут самая низкая среди известных, способных к проживанию *in vitro*, микроорганизмов — $(0,5-1,0) \times 10^9$ дальтон*, молярная доля

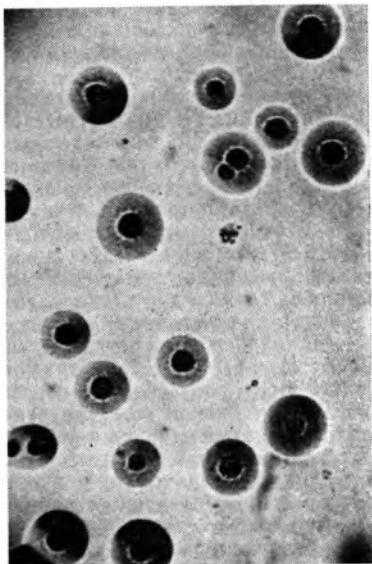


Рис. 3.6. Колонии фитопатогенных микоплазм на твердой питательной среде (имеют вид яичницы-глазуни)

Г + Ц в ДНК 23—41 %. В рибосомальных РНК молликут молярная доля этих оснований оценивается в 43—48 %. На основании олигонуклеотидного анализа этих РНК установлено, что молликуты в филогенетическом отношении ближе всего к грамположительным бактериям, в особенности — к клостридиям. Молликуты могут быть паразитами, комменсалами или сапрофитами. Многие из них являются возбудителями заболеваний человека, животных, растений и насекомых.

На основании молекулярных свойств и питательных потребностей класс Mollicutes разделяют на три порядка: I — *Mycoplasmatales* Freundt, 1955; II — *Acholeplasmatales* Freundt et al., 1984; III — *Anaeoroplasmatales* Robinson and Freundt, 1987.

Членами I порядка являются молликуты с мол. массой генома $5 \cdot 10^8 - 1 \cdot 10^9$, проявляющие облигатные требования к наличию

* Далее слово «дальтон» опускается.

стеринов в питательных средах, на которых их выращивают; во II порядок входят молликуты с мол. массой геномной ДНК около $1 \cdot 10^9$, не проявляющие питательной потребности в стеринах; III порядок объединяет молликут с мол. массой генома около $1 \cdot 10^9$, которые проявляют или не проявляют потребности в стеринах и характеризуются строгим анаэробизмом. В этот порядок входит одно семейство анаэробных молликут — *Anaeroplasmataceae* Robinson and Freundt, 1987, с двумя родами: *Anaeroplasma* Robinson et al., 1975, представители которого (4 вида) проявляют стеринзависимость, и *Asteroplasma* Robinson and Freundt, 1987, в составе которого описан лишь 1 стериннезависимый вид. Так как среди анаэробных молликут нет видов, которые были бы причастны к заболеваниям растений, то детальное описание их свойств здесь не приведено.

Из растений исследователи выделили представителей I и II порядка молликут.

Порядок *Mycoplasmataceae* состоит из двух семейств: *Mycoplasmataceae* Freund, 1955, у представителей которого мол. масса геномной ДНК равна $5 \cdot 10^8$ и *Spiroplasmataceae* Skripal, 1974, члены которого могут иметь спиральные клетки, мол. масса ДНК — около $1 \cdot 10^9$.

Представители обоих семейств были выделены из растений. Семейство *Mycoplasmataceae* состоит из двух родов: *Mycoplasma** Nowak, 1929 (77 видов), выделенных из животных, человека, растений и *Ureaplasma* Shepard et al., 1974 (2 вида). Уреаплазмы отличаются от микоплазм лишь ярко выраженной способностью гидролизовать мочевины. Они обнаружены лишь у человека и животных, а микоплазмы выделены еще из насекомых.

Принадлежность нововыделенных в природных условиях молликут к роду *Mycoplasma* устанавливают на основании выявления у них присущих этому роду свойств: чрезвычайно резко выраженного плеоморфизма — от овоидных, сферических или грушевидных форм до ветвящихся нитчатых клеток и их цепочек дл. до 150 мкм; укороченного флажков-терминированного транспорта электронов при полном отсутствии хинонов и цитохромов, а также каталазной и лактатдегидрогеназной активности, облигатной потребности в стеринах и отсутствие способности усваивать ацетат, синтезировать каротиноиды и гидролизовать мочевины; локализации НАДН-оксидазы в цитоплазме клеток, а не в их мембране (мол. масса ДНК не превышает $0,5 \cdot 10^8$, а молярная доля Г+Ц в ней в зависимости от вида колеблется от 23 до 41 %). Очень малая масса генома указывает на то, что микоплазмы являются паразитами, так как в таком геноме не может быть закодирована информация для синтеза всех жизненно необходимых продуктов. Поэтому питательные среды для выращивания микоплазм должны состоять из многих сложных компонентов, которые в сумме могут обеспечить их рост. В состав этих сред входят, как правило, триптические перевары мышц говяжьих сердец, дрожжевые экстракты, пептоны, сыворотка крови животных, обеспечивающие потребность микоплазм в жирных кислотах, холестерине и других веществах для синтеза мембран; набор аминокислот, предшественников синтеза нуклеиновых кислот, витаминов, кофакторы и глюкоза как источник энергии. Глюкоза и другие углеводы, которые служат для микоплазм источниками энергии, усваиваются ими посредством гликолитического пути Эмбдена — Мейер-

* Термин «микоплазма» произошел от наименования рода *Mycoplasma*, но до сих пор его повсеместно применяют как синоним понятия «молликуты» в отношении всех представителей класса, будь-то микоплазмы, уреаплазмы, ахлеплазмы, спиролазмы или анаэроплазмы. В таком же значении мы применяем этот термин и в данном справочнике.

гофа. Главным продуктом этого процесса у микоплазм является молочная кислота.

Видовая принадлежность всех выделенных из растений представителей рода *Mycoplasma* не установлена, и эти изоляты обозначают как *Mycoplasma* sp.

В состав семейства Spiroplasmataceae входит лишь один род *Spiroplasma* Saglio et al., 1973, включающий 7 видов. Им присущи все свойства, описанные для класса и порядка. К специфическим свойствам спироплазм следует отнести спиралевидную извитость (как у спирохет) клеток и характерную для этой формы вращательную, флексирующую и трансляционную подвижность. Глюкозу спироплазмы усваивают посредством фосфоэнолпируват-фосфотрансферазной системы ферментов. НАДН-оксидаза у них локализована только в цитоплазме. Мол. масса генома — около $1 \cdot 10^9$, а молярная доля в нем $G + C$ колеблется в зависимости от вида микоплазм от 25 до 31 %. Из-за активной подвижности клеток колонии спироплазм на твердых питательных средах диффузны, имеют меньше сходства с колониями типа яичница-глазунья, очертания краев и центра колонии более размыты. Спироплазмы не разжижают коагулированную лошадиную сыворотку, не гидролизуют мочевины, аргинин и эскулин, являются фосфатазоположительными.

Спироплазмы были первыми молликутами, патогенность которых для растений была доказана. Их выделили из клещей и других насекомых. Экспериментально доказано, что спироплазмы могут быть возбудителями заболеваний крыс, мышей, хомяков и кролей. Биохимическая характеристика спироплазм, наиболее часто выделяемых их растений, представлена в табл. 3.4.

Порядок Achleplasmatales состоит из одного семейства *Achleplasmataceae* Edward and Freundt, 1970, включающего только один род *Achleplasma* Edward and Freundt, 1970, с 10 видами. Эти виды, как и род, семейство, порядок, имеют характерные, определяющие их свойства: отсутствие потребности в стеринах; способность к синтезу каротиноидов, а также жирных кислот из ацетата; локализация НАДН-оксидазной активности в клеточной мембране, а не в цитоплазме, как у микоплазм, спироплазм и уреоплазм. В отличие от этих молликут, ахолеплазмы имеют лактатдегидрогеназу, специфически активируемую фруктозо-1,6-дифосфатом. По морфологическим, цитологическим, физическим свойствам, а также по способу репродукции ахолеплазмы сходны с представителями рода *Mycoplasma*. Однако в отличие от них транспорт и ферментация сахаров у ахолеплазм осуществляется не через фосфоэнолпируват-фосфотрансферазную систему, а посредством активного промежуточного транспорта. Ахолеплазмы имеют слабую фосфатазную систему, или она полностью отсутствует; они не гидролизуют ни мочевины, ни аргинина. В отличие от молликут, входящих в порядок *Mycoplasmatatales*, колонии ахолеплазм на твердых питательных средах не адсорбируют эритроцитов, что косвенно указывает на то, что по отношению к теплокровным животным их можно считать патогенными лишь условно. Ахолеплазмы выделены из растений, больных желтухами, а также из насекомых — переносчиков этих болезней. Большинство микоплазм, выделяемых из растений, относятся к ахолеплазмам. Мол. масса генома ахолеплазм составляет $1 \cdot 10^9$. В зависимости от вида ахолеплазм, молярная доля $G + C$ в ДНК колеблется от 26 до 36 %. По многим другим свойствам и питательным потребностям ахолеплазмы схожи с микоплазмами. Биохимическая характеристика ахолеплазм приведена в табл. 3.4.

Изучение нововыделенных штаммов (изоляторов) молликут и определение их систематического положения предполагает установление

наличия или отсутствия у них характерных свойств, начиная с выяснения принадлежности к царству прокариот до окончательной идентификации видовой принадлежности. Без этого невозможна разработка эффективных и целенаправленных мер профилактики и борьбы с болезнями растений.

Ниже приведен список всех выделенных из растений видов микоплазм*:

| | | | |
|-----------|--------------------------------|-----------|-------------------|
| Семейство | Acholeplasmataceae | Семейство | Mycoplasmataceae |
| | Acholeplasma laidlawii | | Mycoplasma sp. |
| | A. laidlawii var. granululum | Семейство | Spiroplasmataceae |
| | A. laidlawii var. solanacearum | | Spiroplasma apis |
| | A. axanthum | | S. citri |
| | A. oculi | | S. mirum |
| | A. equifetale | | S. floricola |
| | A. hippikon | | S. melliferum |
| | Acholeplasma sp. | | S. kunkellii |
| | | | S. phoeniceum |

ДИАГНОСТИКА МИКОПЛАЗМОЗОВ И ИДЕНТИФИКАЦИЯ ИХ ВОЗБУДИТЕЛЕЙ

Заболевания растений, вызываемые микоплазмами, имеют свои аналоги среди вирусных (табл. 3.2) и риккетсиозных (табл. 3.3) заболеваний растений, поэтому только на основании внешних признаков поражения часто нельзя определить, является ли данное заболевание микоплазмозом или вирозом. Наиболее простой способ диагностики микоплазмозов — обработка больных растений антибиотиками тетрациклинового ряда. Если в результате действия антибиотиков растения выздоравливают, можно заключить, что причиной болезни были микоплазмы. Однако этот способ диагностики не эффективен для растений, находящихся в последних фазах вегетации. В таких случаях применяют электронную микроскопию УТ срезов тканей больного растения [3]. Этот метод является одним из основных в диагностике фитомикоплазмозов [70, 83, 135].

В целях диагностики можно также пользоваться световым микроскопом. В таком случае образцы тканей растений предварительно окрашивают различными способами, в частности толуидином голубым, пиронин-метилен зеленым, реагирующим с ДНК, или по Фольгену. При этом клетки и сосуды, содержащие микоплазмы, окрашиваются намного интенсивнее, чем здоровые. Отобранные с помощью световой микроскопии образцы тканей растений можно использовать для дальнейших исследований методами электронной микроскопии [3, 54, 96].

Не менее эффективна диагностика микоплазмозов растений методами ультрафиолетовой микроскопии срезов тканей, окрашенных различными флюорохромами, например, анилиновым голубым, азури I [22, 80], а также красителями, связывающимися с отдельными структурами микоплазм — 4,6-диамино-2-фенилиндиолом, производными бензимидазола, специфически связывающимися с ДНК [47, 70, 145, 147, 149].

Естественно, самым важным моментом в идентификации микоплазм, выделенных из растений, является доказательство их фитопато-

* Наиболее поздней работой, учтенной в списке, является статья Saillard S., Vignault J. C., Bove J. M. et al. Spiroplasma phoeniceum sp. nov., a new plant-pathogenic species from Syria // Int. J. Sys. Bact. — 1987. — 32, № 2. — P. 106 — 115.

генности. Однако постулаты Коха не всегда выполнимы, так как многих возбудителей микоплазмозов не удается изолировать в чистую культуру. Выделенные же изоляты микоплазм при введении в растение также не всегда воспроизводят заболевание. Объясняется это многими причинами: хрупкостью клетки микоплазм или исключительной формой паразитизма, вследствие чего микоплазмы не выделяются на искусственные питательные среды; несовершенством состава питательных сред; потерей микоплазмами эписомных факторов, определяющих их патогенность; недостаточной патогенностью микоплазмы для данного макроорганизма и т. п.

Поэтому в тех случаях, когда микоплазмы по каким-либо причинам не удается выделить в культуру, или заболевание не индуцируется прямым введением в растение чистой культуры микоплазм, исследователи прибегают к такому альтернативному, хотя и недостаточно «чистому» способу доказательства триады Коха, как заражение соком больных растений стерильных особей насекомых-переносчиков с последующим их кормлением на здоровых растениях [78, 160].

Так как один и тот же возбудитель или его штаммы могут вызывать желтухи различного типа и, наоборот, одинаковый тип заболевания может быть обусловлен действием различных микоплазм, то идентифицировать возбудителя по симптомам на растении-хозяине не представляется возможным. Эту задачу решают с помощью растений-индикаторов.

Микоплазмы, являясь основными возбудителями таких заболеваний, как столбур томатов, филлодия клевера, хлороз кабачков, при переносе на гомологичное растение сохраняют свою индивидуальность и в проявлении признаков заболевания, что используется исследователями для биологической идентификации возбудителей. Так, при переносе возбудителей вышеперечисленных заболеваний на барвинок* у него возникают аналогичные симптомы, правда, с некоторыми специфическими отличиями. При переносе филлодии у барвинка зеленеют цветки, при переносе столбура — увядают и скручиваются цветки без изменения цвета, а при переносе хлороза — развиваются длинные тонкие и беловатые побеги, а цветки зеленеют [44].

Лучшими индикаторами для дифференциальной диагностики каждой из форм столбура являются томаты (сорт Волгоградский 5/95), табак (сорт Самсун), махорка (сорт Хмелевка) и петуния. На томате первая форма столбура вызывает усиленное ветвление, курчавость листьев, разрастание чашелистиков, позеленение лепестков, пролиферацию пестика в вегетативный побег; вторая форма — вызывает задержку роста, утолщение и редукцию листовой пластинки, хлороз и антоциановую ее окраску, незначительное изменение и редукцию цветка, преждевременную гибель растения. На табаке первая форма столбура вызывает задержку роста, хрупкость листьев и их скручивание по центральной жилке, некроз черешков листа, преждевременную гибель растения; вторая форма приводит к незначительной задержке роста, удлинению листьев, редукции и позеленению венчика, увеличению периода вегетации и обильному ветвлению. На махорке первая форма столбура вызывает усиленное ветвление, разрастание чашелистиков, филлодию и пролиферацию пестика с образованием цветков второго и третьего порядков, вторая форма вызывает лишь редукцию и филлодию цветка. На петунии первая форма столбура вызывает измельче-

* Барвинок — наиболее универсальное растение-индикатор микоплазмозов. В природных условиях он тоже сильно поражается этими болезнями, а в Сирии обнаружена микоплазма (*Spiroplasma phoeniceum*), специализированная к поражению барвинка.

Таблица 3.2. Важнейшие признаки микоплазменных и вирусных заболеваний основных зерновых культур

| Болезнь | Признаки заболевания | | | | Фаза проявления болезни | Круг растений-хозяев | Специфический переносчик |
|-------------------------------------|---|--|--|---------------------------------|--|--|--------------------------|
| | листьев | стеблей | колосьев | всего растения | | | |
| Микоплазмозы | | | | | | | |
| Бледно-зеленая карликовость пшеницы | Бледно-зеленая окраска | Усиленное кущение с образованием розеток | Израстание цветочных пленок, стерильность колосьев | Угнетение роста, карликовость | Фаза кущения, колошения | Представители семейства злаковых | Цикадки |
| Вирусы | | | | | | | |
| Полосатая мозаика пшеницы | Изменение окраски молодых листьев (пожелтение, штриховатость или полосатость в виде светло-зеленых полос вдоль жилок листа). При сильном поражении клещами листья скручиваются, образуя петли | Продуктивные стебли не развиваются | Колосья содержат щуплые зерна | Растения сильно отстают в росте | Через 2—3 нед. после появления всходов | Озимые и яровые злаковые культуры, однолетние и многолетние злаковые травы | Клещи |

| | | | | | | | |
|----------------------------------|---|---|---|---|---|---|--------------|
| Мозаика озимой пшеницы | Мозаичная расцветка листьев в виде светло-зеленых полос, пунтиров, идущих вдоль жилок. К концу вегетации мозаика листьев переходит в хлороз | Усиленное кушение | Стерильность колосьев, из-за кушения; растение цветет в трубку | Карликовость | Осеннюю — фазу кушения; весной — фазу выхода в трубку | То же | Цикадки |
| Карликовость пшеницы | Хлоротичные пятна, пожелтение | То же | Измельчение деформированных, полностью стерильных или имеющих по нескольку шуповых зерен колосьев | То же | Фаза кушения | Представители семейства злаковых | Цикадки |
| Вирус желтой карликовости ячменя | Пожелтение или покраснение верхушек листьев, уменьшение площади листа | Укорочение колосожки, утолщение и пожелтение стебля | Пожелтение колосковых чешуй, остей и колосожки. Снижение массы зерновки, иногда стерильность | Карликовость, травостой невыровнен по высоте и имеет более светлую, желтизну, окраску | Осеннюю — фазу кушения (у озимой), весной — фазу выхода в трубку; фаза формирования зерна | Озимая пшеница, озимый ячмень, тритикале, яровые зерновки, дикие злаки, кукуруза, сорго. Индикатор — овес | Злаковые тли |

| Болезнь | Признаки заболевания | | | | Фаза проявления болезни | Круг растен-ный-хозяев | Специфиче-ский пере-носчик |
|-------------------------------------|---|-----------------------|--|--|--|-------------------------|---|
| | листьев | стеблей | колосьев | всего растения | | | |
| Вирус жел-той мозаики ячменя (ВЖМЯ) | Бледно-зеле-ные полосы, пожелтение листьев, увя-дание (начи-нается с вер-хушки) | Изменения не отмечены | Снижение мас-сы и количе-ства зерен в колосе | Уменьшение количества побегов, низ-корослость растений | Весеннее от-растание у озимого ячме-ня, фаза ку-щения у яро-вого | Озимый и яро-вой ячмень | Гриб Puly-пуха grami-nis (на корневых волосках) |

Таблица 3.3. Диагностика заболеваний растений, вызываемых молликутами и риккетсиноподобными организмами

| Диагностические признаки | Молликуты | | | Риккетсиноподобные организмы, обитающие в | |
|-----------------------------------|--|--|--|--|---|
| | А холеплазмы, микоплазмы | Спироплазмы | | флоэме | ксилеме |
| Симптомы болезни | Хлороз листьев, мелколистность, пролиферация, филлодия, карликовость | Хлороз листьев, мелколистность, карликовость | | Хлороз листьев, мелколистность, карликовость | Краевой некроз листьев, общее угнетение, карликовость |
| Антибиотикотерапия тетрациклинами | Эффективна | Эффективна | | Эффективна | Эффективна |

| | | | | |
|--|--|--------------|-------------------|--------------------|
| пенициллином | Неэффективна | Неэффективна | Неэффективна | Неэффективна |
| Нагревание | Эффективно | Данных нет | Данных нет | Эффективно |
| Охлаждение | » | » | » | » |
| Насекомые-переносчики | Цикады, цикадки, псиллиды, церкопиды (?) | Цикадки | Цикадки, псиллиды | Цикадки, церкопиды |
| Циркулятивность (способность к проживанию и размножению в растениях и насекомом-переносчике) | Есть | Есть | Есть | Нет |
| Клеточная стенка | Нет | Нет | » | Есть |
| «R»-слой | Из-за отсутствия клеточной стенки тест не применим | | | |

Примечание: из работы: Behncken G. M. Molluscites and rickettsia-like bacteria in plant//Plant bacteriol diseases. A diagnostic guide/Ed by P. G. Fany, G. J. Pessley. — Sydney: Toronto, Acad. press, 1983. — P. 229—246.

ние листьев и их хлоротичную окраску (остальные признаки как у махорки); вторая форма приводит к усиленному ветвлению, хлорозу и измельчению листьев, задержке роста, укорочению междоузлий и отсуствию цветения.

В фитомикоплазмологии так же, как и в микоплазмологии вообще, большое значение в идентификации отдельных микоплазм приобрели серологические тесты. Серологические свойства фитопатогенных микоплазм изучают с помощью реакций, ставших уже классическими в микоплазмологии: ингибиции роста, кольцепреципитации, иммунофлюоресценции [73, 163], а также иммуноферментным анализом — более чувствительным методом [63]. Для идентификации спироплазм, кроме классических методов, применяют специальную серологическую реакцию, основанную на деформации спиральных клеток спироплазм и превращении их в клетки округлой или овоидной формы [118, 173]. Микоплазматологи возлагают также большие надежды на применение моноклональных антител для диагностики микоплазмозов растений и идентификации вызывающих их микоплазм. Однако и этот метод не безупречен. Известны примеры одинаковой реакции неспецифических моноклональных антител с микоплазмами и спироплазмами.

Следует отметить, что ни один из перечисленных методов в отдельности не может дать исчерпывающей информации о границах специфичности того или иного вида микоплазм или группы видов в изоляте. Так, три вида спироплазм (возбудители стубборна цитрусовых, карликовости кукурузы и «майского» заболевания пчел) очень близки в серологическом отношении, а гомология их ДНК превышает 50 %.

Для идентификации микоплазм широко применяют методы молекулярной биологии. Наиболее полную информацию при этом получают при изучении состава белков с помощью электрофореза в полиакриламидном геле с додецилсульфатом натрия, определении размера генома, состава его нуклеотидов и результатов гибридизации ДНК из различных изолятов и штаммов [72]. С помощью электрофореза в полиакриламидном геле очень хорошо обнаруживаются штаммовые различия в составе белков [38, 136, 151, 152], а также решаются вопросы таксономии и идентификации спироплазм [56, 59]. Так, изоляты *S. citri* из различных источников очень похожи по составу белков [72], но значительно отличаются от других спироплазм [59], а также от ахолеплазм [43, 57—59].

Исследования, направленные на изучение ферментативной активности, пищевых потребностей и способности образовывать те или иные вещества, играют одну из основных ролей в определении видовой принадлежности свежeweделенных изолятов возбудителей микоплазмозов растений. Так, для микоплазм уникальным свойством является потребность в стеринах, для ахолеплазм — способность синтезировать каротиноиды, а для уреаплазм — гидролизовать мочевины. Большинство ферментативных молликут не способно гидролизовать аргинин, в то время как у неферментативных наблюдается обратное явление (табл. 3.4). Микоплазмы, в отличие от ахолеплазм, не способны вызывать гидролиз эскулина или арбутина, что обусловлено отсутствием у них β -D-глюкозидазы, осуществляющей этот процесс.

При дифференциации ахолеплазм и микоплазм важными являются также такие признаки, как катаболизм глюкозы, галактозы, ксилозы (ахолеплазмы имеют хотя бы один из этих признаков), аргинина; фосфатазная активность, феномен «пленка — пятно», разжижение сыворотки (микоплазмы, как минимум, имеют одно из этих свойств). Важно, таким образом, с целью идентификации и определения систематического положения микоплазм изучить у возбудителей микоплазмозов расте-

Таблица 3.4. Биохимические характеристики микоплазм, наиболее часто выделяемых из растений и насекомых

| Свойство | Род <i>Acholeplasma</i> | | | | | Род <i>Spiroplasma</i> | | | | | |
|--------------------------------|-------------------------|--------------------|-----------------|----------------------|--------------------|------------------------|-----------------|---------------------|----------------|---------------------|---------------------|
| | <i>A. laidlawii</i> | <i>A. axanthum</i> | <i>A. oculi</i> | <i>A. equifetale</i> | <i>A. hippikon</i> | <i>S. citri</i> | <i>S. mirum</i> | <i>S. floricola</i> | <i>A. apis</i> | <i>S. kunkellii</i> | <i>S. phoenixum</i> |
| Кислотообразование на средах с | | | | | | | | | | | |
| целлобной | + | + | + | | | | | | | | |
| декстрином | + | + | | | | | | | | | |
| дульцитом | + | + | + | + | + | | + | + | | | |
| фруктозой | | + | + | + | + | + | + | + | | | |
| галактозой | | + | + | + | + | | | | | | |
| глюкозой | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| гликогеном | + | + | | | | | | | | | |
| глицерином | + | + | | | | | | | | | |
| лактозой | + | + | | + | + | | + | | | | |
| мальтозой | + | + | | + | + | | | | | | |
| маннитом | + | + | | | | | | | | | |
| маннозой | + | + | | + | + | + | + | | | | |
| салицином | + | + | | | | | | | | | |
| сорбитом | + | + | | | | | | | | | |
| крахмалом | + | + | | | | | | | | | |
| сахарозой | + | + | | + | + | | | | | | |
| ксилозой | + | + | + | | | | | | | | |
| Гидролиз | | | | | | | | | | | |
| эскулина | + | + | + | + | + | | | | | | |
| арбутина | + | + | + | + | + | | | | | | |
| аргинина | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| Редукция тетразо- лия | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| Феномен «пленка — пятно» | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |
| Фосфатазная актив- ность | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + | + |

Примечание: «+» — все штаммы положительные; «±» — имеются штаммовые различия; «—» — все штаммы отрицательные; отсутствие знаков «+» и «—» указывает на неизученность признака.

ний все свойства, характерные для членов класса Mollicutes, на уровне порядка, семейства, рода.

ОПРЕДЕЛЕНИЕ ПАТОГЕННЫХ СВОЙСТВ МИКОПЛАЗМ, ВЫДЕЛЕННЫХ ИЗ РАСТЕНИЙ

Ранее при доказательстве инфекционной природы микоплазмозов как промежуточное звено использовали стерильных особей соответствующих цикадок-переносчиков, которых кормили сначала на больном растении, а затем на здоровом, или прививали части больных растений

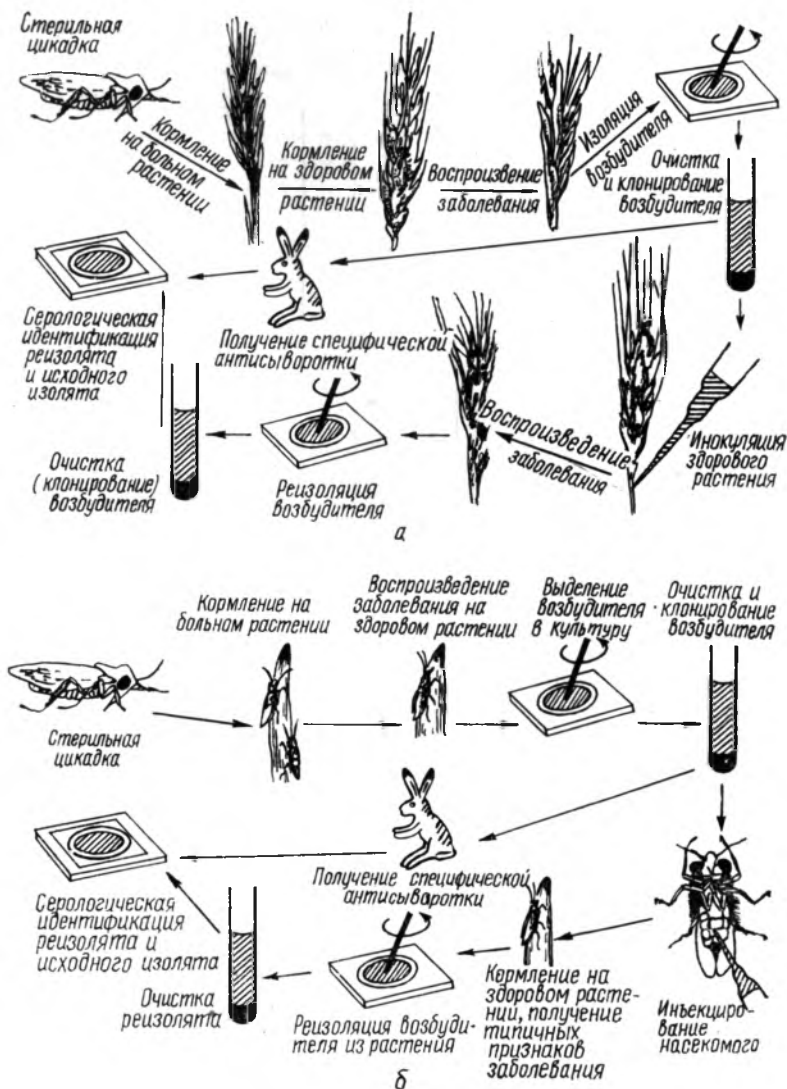
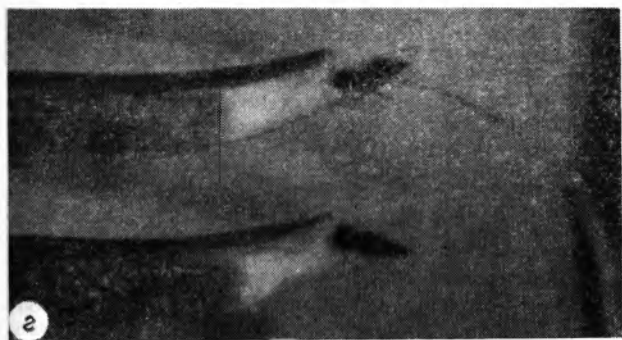
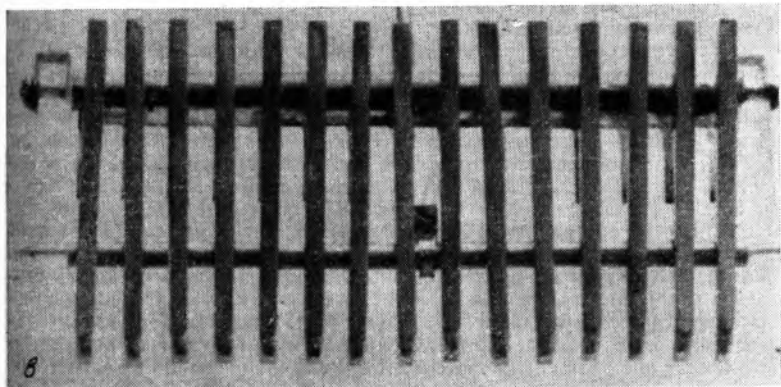


Рис. 3.7. Установление патогенных свойств (доказательство триады Коха) микоплазм, выделенных из растений:

а — субэпидермальное заражение растений суспензией клеток микоплазм методом Клемента [96]; *б* — воспроизведение заболевания с помощью искусственно зараженной цикадки переносчика; *в* — станок для инъекцирования цикадок культурой микоплазм; *г* — заражение цикадок микоплазмой



на здоровое растение. Никакими другими способами — механически, через почву и растительные остатки, семенами, а также с помощью цикадок, не специализированных к передаче той или иной желтухи, — заболевания, вызываемые микоплазмами, передавать с больных растений на здоровые не удавалось.

Работа с микоплазмами, выделенными в чистую культуру из разных растений, пораженных желтухами, требовала нового подхода для доказательства причастности микоплазм к этим заболеваниям. Для достижения этой цели использовали два пути: 1) инокуляцию чистыми культурами микоплазм насекомых-переносчиков с последующим их кормлением на соответствующих здоровых растениях; 2) прямую инокуляцию чистыми культурами здоровых растений того же вида, что и растения, из которых были выделены микоплазмы.

Проверку патогенных свойств штаммов микоплазм, изолированных из растений, проводят на здоровых растениях-хозяевах и на растениях-индикаторах. Все растения выращивают в теплице или в вегетационном домике. Цикадок для инъекций воспитывают на здоровых растениях под изоляторами в теплице, вегетационном домике или в фитотроне. При этом поддерживают оптимальные температуру (28—30 °C), влажность воздуха (80—90 %), освещенность (6000—7000 лк), продолжительность светового дня (16 ч). Для инъекций берут взрослых особей или нимф пятой генерации II, III и других поколений цикадок. Растения, на которых воспитывают цикадок, находятся под постоян-

ным наблюдением до полного их вызревания с целью исключения случаев естественного заражения.

Для установления патогенных свойств у микоплазм, выделенных из растений, используют стерильных цикадок, выращенных при вышеуказанных условиях на стерильных (свободных от возбудителей болезней желтух) растениях. Опытных цикадок инокулируют тем или иным штаммом микоплазмы и затем кормят на здоровом растении, наблюдая за появлением признаков заболевания (рис. 3.7, в). Параллельно заражают здоровые растения микоплазмами путем субэпидермальной инъекции методом Клемента [97]. Этот метод, щадящий микроорганизмы, обеспечивает полную защиту клеток микоплазм от действия неблагоприятных факторов после введения штаммов в ткани растений. При этом зона инфицирования тканей растения не ограничивается зоной проникновения иголки (в этой зоне клетки растения чрезвычайно сильно повреждаются и быстро гибнут), а охватывает значительную часть близлежащих тканей. Суспензия микроорганизма проникает под давлением в эти ткани через разные микроповреждения и естественные отверстия в стенках клеток (например, плазмодесмы) без грубого повреждения последних. В результате микоплазмы могут развиваться в клетках растений так же, как и при введении цикадками, и вызывать соответствующие признаки заболевания.

Инъекции цикадкам делают на специальном станке (рис. 3.7, в, г) тонким стеклянным капилляром (внешний диам. около 0,05 мм), изготовленным из пастеровской пипетки, или медицинским шприцом с тонкой иглой ($0,4 \times 14-15$ мкм). Инокулят вводят в центральные жилки или под эпидермис листа (рис. 3.7, г) [97].

Культуры микоплазм, которые вводят цикадкам, выращивают на жидкой среде СМ ИМВ-72 [28] на протяжении 3—5 сут. После этого их центрифугируют при 15 тыс. об/мин. Полученный осадок ресуспендируют в фосфатном буфере или в растворе NaCl (0,4 моль/л) и снова центрифугируют при 15 тыс. об/мин. Инокулят промывают буфером трижды. Окончательно осадок ресуспендируют в буфере или растворе NaCl (0,4 моль/л) и доводят его концентрацию до заданного уровня, сравнивая со стандартами мутности. Для искусственного заражения используют инокулят, содержащий 1 млрд. клеток в 1 мл. Параллельно, для исключения отрицательных результатов заражения, возможных из-за разрушения клеток микоплазм вследствие центрифугирования и отмывок, растение заражают шестисуточной культурой микоплазм в жидкой среде СМ ИМВ-72. Контрольным растениям и цикадкам вводят фосфатный буфер, раствор NaCl (0,4 моль/л) или стерильную среду СМ ИМВ-72.

Известно, что патогенные свойства микоплазм, выделенных из растений, находятся в прямой зависимости от их чувствительности к α -аманитину, поэтому для определения их патогенных свойств используют непрямой метод. Для этого на газон роста микоплазм накладывают бумажные диски, смоченные α -амантином, и определяют размер зоны ингибирования роста микоплазм.

Существует несколько способов горизонтальной передачи микоплазмозов растений с использованием чистых культур микоплазм: 1) предварительное заражение микоплазмами стерильных особей насекомых-переносчиков с последующим их кормлением на соответствующих видах здоровых растений; 2) прямое заражение растений микоплазмами методом Клемента; 3) способ прививок (без выделения возбудителя в культуру). Последний способ эффективен в 100 % случаев заражения.

РАЗВИТИЕ ИНФЕКЦИОННОГО ПРОЦЕССА

Интересно сравнить поведение микоплазм в клетках специфического растения-хозяина (т. е. поражаемого данной микоплазмой в естественных условиях) и неспецифического хозяина (растения, которое в природе не болеет данным микоплазмозом). Были поставлены соответствующие эксперименты. Для возбудителя бледно-зеленой карликовости пшеницы — микоплазмы *Acholeplasma laidlawii* var. *granulatum* — специфическим хозяином служила пшеница, а неспецифическим — томаты и табак; для возбудителя столбура томатов — *A. laidlawii* var. *solanaeae* — специфическим хозяином были растения томатов и табака, а неспецифическим — растения кукурузы. Микоплазмы в растения вводили искусственно, способом, основанным на методе инокуляции растений по Клементу [12, 97].

Было установлено, что размножение и рост микоплазм происходит как в клетках специфических растений-хозяев, так и неспецифических. При этом микоплазмы могут обитать в клетках разных тканей — паренхимы, флоэмы и полностью сформированных ситовидных элементов.

При искусственном заражении микоплазмой растения такого же вида, из которого микоплазмы были выделены, структура клеток флоэмы зараженного растения значительно изменялась по сравнению с клетками здорового растения. Такие изменения выявлены у всех видов испытанных растений; они являются типичными для изученных заболеваний.

Микоплазмы обнаруживаются, главным образом, в ситовидных элементах флоэмы больных растений. Количество клеток микоплазм в клетках флоэмы колеблется весьма значительно — от нескольких клеток до полного заполнения ими растительной клетки. В клетках растения-хозяина микоплазмы располагаются в основном вдоль цитоплазматических мембран, преимущественно около плазмалеммы или других мембран, проявляя к ним своеобразные таксисы. Особенно хорошо это видно в клетках флоэмы, содержащих незначительное количество клеток микоплазм (см. рис. 3.2, а). Вероятно, степень проявления такого признака болезни, как хлоротичность листьев, и определяется количеством клеток микоплазм в клетках растения-хозяина. Если клеток микоплазм в ситовидных элементах немного, то пластические вещества передвигаются более-менее нормально и хлоротичность выражена слабо. В случае обильного заполнения клеток растения клетками патогена происходит закупорка сосудов, в результате чего хлоротичность выражается сильнее. На специфических растениях-хозяевах взаимодействие микоплазмы с клеткой хозяина проходит в три этапа. На первом этапе при проникновении микоплазм в молодые паренхиматозные клетки флоэмы они взаимодействуют с мембранными элементами клеток. При этом реакция клетки растения-хозяина проявляется в образовании выростов мембраны, направленных в сторону клеток микоплазм (см. рис. 3.3, е). Мембранные элементы растения-хозяина разбухают. Такие изменения особенно заметны на плазмалемме. Одновременно отдельные клетки микоплазм вытягиваются в сторону мембранных элементов растительной клетки. В результате мембраны клеток микоплазм сливаются в одно целое с мембранными элементами растительной клетки. Такая же реакция свойственна некоторым микоплазмам, выделенным из теплокровных животных [42]; ее используют как этиологический принцип классификации микоплазм [8, 30].

Второй этап развития инфекции характеризуется нарушением нормального метаболизма растительных клеток. На 3—4-е сут цитоплазма инфицированных молодых паренхиматозных клеток флоэмы темнеет от насыщения рибосомами и полисомами. Один из признаков

проникновения микоплазмы в эти клетки — прикрепление рибосом сплошным слоем к плазмалемме или другим мембранным элементам (см. рис. 3.3, *е*). Количество рибосом в пораженных клетках значительно возрастает по сравнению с соседними непораженными клетками, что, вероятно, свидетельствует об интенсификации белкового синтеза в растительных клетках, их усиленном метаболизме.

На третьем этапе паренхиматозные клетки разрушаются — постепенно исчезают их мембранные элементы, митохондрии, хлоропласты. Причем хлоропласты разрушающихся клеток содержат значительно больше зерен крахмала (см. рис. 3.2, *а*, *б*), чем хлоропласты здоровых клеток. Подобный факт отмечен при исследовании срезов тканей астры, пораженной желтухой [48] и шелковицы, пораженной курчавой мелколистностью [7]. Считается, что увеличение количества зерен крахмала в хлоропластах, приводящее к их разрушению, является следствием глубоких нарушений метаболизма растения [33, 139]. Разрушение хлоропластов приводит к пожелтению и хлоротичности листьев.

В клетках неспецифических растений-хозяев подобные явления не наблюдаются. Микоплазмы живут в этих клетках, развиваются и размножаются, однако не проявляют тропизма к мембранным элементам растительной клетки. В метаболизме клеток неспецифического растения также не обнаружено таких кардинальных изменений, как увеличение количества рибосом и «обрастания» ими мембран клетки.

Таким образом, взаимодействия микоплазм с растительной клеткой в определенной степени подобно взаимодействию *Agrobacterium tumefaciens* — возбудителя бактериального (коронарного) рака растений — с растительной клеткой (см. рис. 3.3, *ж*), а также отдельных ДНК-геномных вирусов (SV-40, Herpes simplex, аденовирусов 2-го и 12-го типов) с клетками животных. Как известно, способность этих организмов вызывать заболевания, подобные злокачественным, и их патогенность связаны с наличием аномалий в собственной РНК-полимеразе, как это отмечено для *A. tumefaciens* [101], или с использованием РНК-полимеразы II клетки хозяина в первичном, или модифицированном виде [168]. Чувствительность возбудителей желтухи к α -аманитину показывает, что и у микоплазм такой механизм патологического процесса возможен [22].

Как уже упоминалось выше, характер взаимодействия микоплазм с мембранами клеток специфических растений-хозяев очень сходен с таковым микоплазм, патогенных или потенциально патогенных для человека и животных. Взаимодействие клеток микоплазм и клеток животных, проявляющееся в адсорбции клеток культур тканей животных на колониях микоплазм, используется как один из методов оценки их потенциальной патогенности. В основе этой адсорбции лежит сродство рецепторного аппарата микоплазмы и клеток — так называемая авидность [30]. Степень авидности, определяемая индексом адсорбции (отношением количества колоний, на которых адсорбируются клетки, к общему количеству колоний), называется цитотропностью. Цитотропность микоплазм к клеткам разных органов рассматривается как критерий оценки потенциальной вирулентности данного вида микоплазм.

Адсорбировавшиеся на мембранных элементах клеток-хозяев микоплазмы получают возможность извлекать из них необходимые питательные субстраты (жирные кислоты, холестерин), а также непосредственно влиять на генетический аппарат клетки-хозяина.

Для микоплазм животных установлено, что они взаимодействуют не со случайными местами на мембранах клетки-хозяина, а со специфическими — так называемыми рецепторными местами. В мембранах микоплазм, в свою очередь, должны быть специфические места при-

крепления, проявляющие сродство к рецепторным местам клеток-хозяев. Химическая природа рецепторов мембран клеток некоторых эукариот известна. В частности, *M. pneumoniae*, *M. gallisepticum* и *M. synoviae* взаимодействуют с теми местами мембран клеток-хозяев, в которых накапливаются сialовые кислоты [67, 75, 77, 112, 134]. Вероятно, имеются и другие основы такого взаимодействия — различные клетки различных хозяев могут отличаться рецепторной специфичностью к тем или иным микоплазмам.

Механизм адсорбции патогенных микоплазм на мембранах клеток-хозяев имеет не только химическую природу, а является более сложным явлением. Об этом косвенно свидетельствует тот факт, что с мембранами клеток эукариотов взаимодействуют только метаболически активные (живые) клетки микоплазм, а не убитые клетки или их изолированные мембраны, содержащие те же специфические места прикрепления, что и живые клетки. Только жизнедеятельные клетки микоплазм взаимодействуют с мембранами клеток хозяина, и только они способны вызывать заболевание [90, 134].

При изучении взаимодействия микоплазм с эритроцитами крови *in vitro* удалось доказать, что после прикрепления клеток микоплазм к мембране эритроцитов следующим этапом взаимодействия является слияние их мембран. Хотя *in vivo* такого процесса не удавалось наблюдать никому, эти опыты легли в основу гипотезы о том, что в случае наличия у микоплазм патогенных свойств и высокой степени авидности к клеткам хозяина (т. е. высокой специализации) у них после процесса прикрепления, как правило, происходит слияние мембран с мембранами клетки хозяина. На примере растительных микоплазм удалось подтвердить эту гипотезу.

На общности растительных и животных микоплазм основано понятие «типичного микоплазмоза». При типичных микоплазмозах, наблюдаемых лишь при поражении высших организмов высокоспециализированными микоплазмами, в клетках хозяина происходят глубокие изменения, вызываемые процессами, имеющими место, вероятно, на уровне генетических аппаратов хозяина и паразита. Эти изменения являются результатом экспрессии генетических аппаратов. Они приводят к заболеваниям, которые можно охарактеризовать как злокачественные. Такие заболевания все чаще фиксируются у человека [8, 30, 136—138], животных [30, 155] и растений [5, 6, 9, 20, 24, 32, 34—36, 44, 64, 74, 80—87, 170—173]. В большинстве случаев эти заболевания протекают тяжело; они трудноизлечимы и вредоносны. Путь к предотвращению таких заболеваний и их успешному лечению лежит в поиске общих молекулярно-биологических основ патогенности, обнаружении групповых характеристик возбудителей. В результате такого подхода может случиться так, что разработанный на модели фитомикоплазмоза способ борьбы окажется пригодным для лечения заболеваний такой же этиологии человека или животных.

ФАКТОРЫ ПАТОГЕННОСТИ

Считается, что основные факторы патогенности у большинства микоплазм такие же, как у бактерий, за исключением лишь тех, которые определяются клеточной стенкой бактерий. Факторы патогенности микоплазм определяются их физиологией и могут оказывать прямое и косвенное действие на хозяина. К ним можно отнести токсины, перекись водорода, амиак, ферменты (нуклеазу, протеазу, уреазу и др.). О большинстве факторов патогенности фитопатогенных микоплазм судят предположительно. Лишь для спироплазм установлено, что они могут продуцировать фитотоксины [158]. В частности, *Spiroplasma citri*

образует по крайней мере два токсина, которые вызывают увядание растений и задерживают прорастание семян [57]. Одним из факторов патогенности микоплазм принято считать их конкуренцию с клеткой-хозяином за отдельные субстраты энергетического и белкового обмена (сахара, аминокислоты и т. д.). Так, для большинства аргининусваивающих микоплазм в качестве основного фактора патогенности указывается их способность усваивать аргинин. Однако понимание факторов патогенности микоплазм лишь как химических субстанций, так или иначе влияющих на клетку хозяина, представляется слишком поверхностным, не учитывающим основные биологические свойства микоплазм.

Подобный эукариотическому характер основных молекулярных процессов жизнедеятельности фитопатогенных микоплазм (репликация, транскрипция, трансляция), вероятно, ведет также к тому, что в клетке микоплазм синтезируются продукты, не отличающиеся от продуктов, вырабатываемых клеткой-хозяином. Это делает клетку паразита в иммунологическом отношении слабо отличимой от клетки хозяина, обуславливает авидность паразита и растительной клетки, приводит к тому, что иммунные реакции при микоплазменных инфекциях слабо выражены и многие инфекции протекают латентно, а также обеспечивает глубокое взаимодействие хозяина и паразита на клеточном уровне [8, 30].

СПОСОБЫ РАСПРОСТРАНЕНИЯ МИКОПЛАЗМОЗОВ РАСТЕНИЙ

Если микоплазмы, поражающие человека и животных, распространяются от особи к особи посредством прямых контактов, а у птиц, кроме того, и через яйца, то фитопатогенные микоплазмы являются типичными трансмиссивными патогенами. Для их распространения обязательно нужен переносчик.

Фитопатогенные микоплазмы редко являются специализированными возбудителями. Круг растений, поражаемых той или иной микоплазмой, определяется видовым составом растений, на которых питается данный переносчик. Район распространения заболевания, как правило, ограничивается ареалом расселения переносчика. Если же данное заболевание передается несколькими переносчиками, то район его распространения составляет сумму ареалов каждого переносчика.

Основную роль в распространении микоплазмозов растений играют насекомые, главным образом цикадки (рис. 3.8). Насчитывается свыше 60 видов цикадок — переносчиков микоплазмозов растений [82]. Кроме того, микоплазмозы могут передаваться механически — при использовании больного прививочного материала и путем прививок паразитическими растениями рода *повилика* [107], которые играют роль своеобразного плазматического моста между отдельными растениями. Таким образом расширяется круг растений, поражаемых данным заболеванием. Растениями рода *повилика* можно передать заболевание тем растениям, которые не заражаются с помощью прививок (например, перенести желтуху астр на барвинок, томаты и морковь).

Механический способ передачи микоплазмозов малозффективен из-за чрезвычайной чувствительности микоплазменной клетки к изменению условий проживания и, вероятно, в природе практически не играет никакой роли. В экспериментах была показана возможность заражения таким способом здоровых растений [117].

Вертикальный тип распространения микоплазмозов растений от родителей к потомству) не доказан и дискутируется. Показано, что

семена, которые появляются на больных растениях, не содержат возбудителей заболевания. Полагают, что образование жизнеспособных семян на инфицированных растениях объясняется тем, что они развились либо перед поражением растения микоплазмозом, либо на тех его частях, которые еще не были поражены заболеванием. У некоторых многолетних растений, главным образом древесных, микоплазмы могут сохраняться зимой в корневой системе. Это показано на приме-

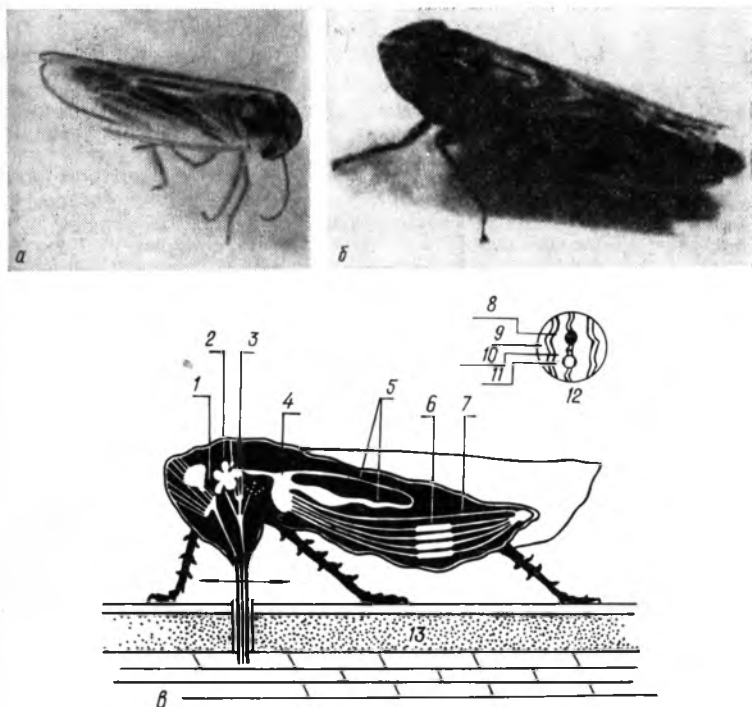


Рис. 3.8. Переносчики микоплазмозов зерновых и других культур:

a — шеститочечная (*Macrosteles laevis* Rib.) и *б* — полосатая (*Psammotettix striatus* L.) цикадки; *в* — схема цикадки, питающейся на растении: 1 — пищевой насос; 2 — слюнная железа; 3 — слюнный насос; 4 — фильтрующая камера; 5 — средний кишечник; 6 — мальпигиевые трубы; 7 — задний кишечник; 12 — схема стилета (8 — пищевой канал; 9 — мандибулы; 10 — максиллы; 11 — слюнный канал); 13 — флоэма

рах увядания груши [148], карликовости шелковицы [82], флоэмного некроза вяза [45], Х-заболевания персика [142].

Инкубационный период для различных микоплазм в их переносчиках варьирует от 2 нед до 1,5 мес в зависимости от вида переносчика и климатических условий во время его заражения. В переносчиках микоплазмы усиленно размножаются [111]. Они обнаружены почти во всех глянях насекомых, в том числе и в яйцах [114, 152].

В одних случаях наблюдается вредное [93, 170], а в других — полезное влияние микоплазм растений на их переносчиков [12, 113]. Благоприятное влияние возбудителей заболевания на переносчиков (удлинение сроков их жизни) названо «эффектом процветания» [113,

128, 150]. Показано последовательное рассеяние и увеличение численности возбудителя желтухи в алиментарном канале, гемолимфе, слюнных железах и яичниках переносчика [151]. Слюнные железы цикадок — парный орган, каждая доля которого состоит из двух отделов: главного и добавочного; расположен за мозгом (рис. 3.8, в) по обе стороны пищевода. Экскреторные протоки от каждой пары слюнных желез соединяются в один общий проток, проходящий в хоботок. Слюнные железы вырабатывают секрет, который при питании цикадок вводится в клетки растения-хозяина. В состав секрета входят растворимые белки, полисахариды, гликопротеиды и другие вещества [17]. Таким образом, секрет слюнных желез цикадок является по составу

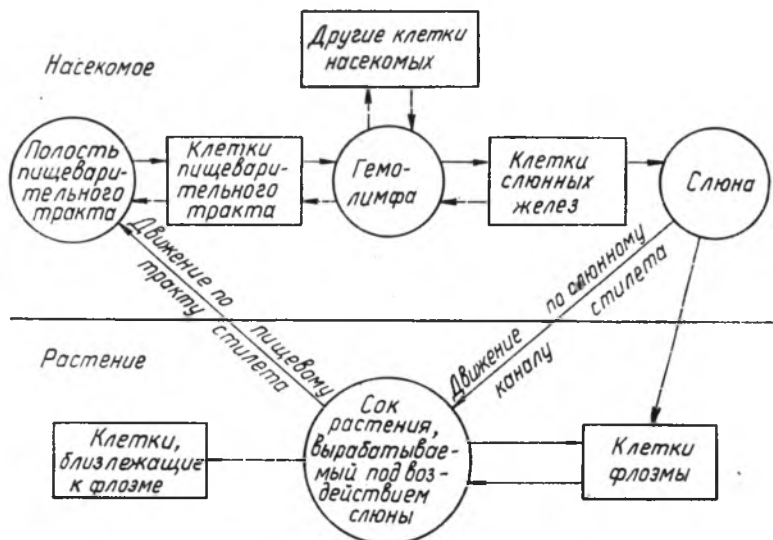


Рис. 3.9. Схема заселения клеток, тканей и органов растений микоплазмами в системе насекомое-переносчик — растение

очень богатой питательной средой, вполне пригодной для жизнедеятельности микоплазм. Последние используют, вероятно, данный секрет как среду обитания не только в слюнных железах насекомого, но и в цитоплазме растительной клетки в течение некоторого времени после внедрения для адаптации к новым условиям существования.

Вироформная цикадка при питании на здоровом растении (рис. 3.8, в) тонким стилетом вводит микоплазму вместе со слюной внутрь живых клеток растения-хозяина, которые долгое время после этого сохраняют жизнедеятельность и тем самым создают условия для сохранения возбудителя, его размножения и распространения по системе клеток. Кроме того, цикадки, которые питаются пластическими веществами клеток флоэмы, вводят микоплазмы именно в те клетки, которые богаты этими веществами и к которым возбудитель специализирован (см. рис. 3.9). Вряд ли при каком-либо другом способе заражения растений можно ожидать более «деликатного» обращения с инфицируемой клеткой и более точного введения инокулята. В зависимости от специализации цикадки в отношении питающих растений возбуди-

тели микоплазмоза передаются большему или меньшему количеству видов растений. Так, цикадка *Circulifer tenellus* — переносчик стобурна цитрусовых, вызываемого микоплазмой *Spiroplasma citri*, — может питаться на более широком круге растений, чем переносчики карликовости кукурузы (*Dalbulus climatae*, *D. maidis*). В Калифорнии микоплазмы *S. citri* способны переносить три цикадки: *Neoacliturus* (ex *Circulifer*) *tenellus*, *Scaphytotius nitridus* и *S. acutus*. Поэтому *S. citri* обнаружена в тканях более чем 45 видов растений, в то время как возбудитель карликовости кукурузы *S. kupkellii* лишь в тканях кукурузы и теозинта. Широкий круг питающих растений у насекомых-переносчиков является причиной того, что у отдельных растений микоплазмозы представляют собой суперинфекцию, вызываемую несколькими видами микоплазм. Так, в местах распространения стобурна цитрусовых *S. citri* обнаружен в тканях ряда растений вместе с клетками других видов микоплазм. Признаки заболевания у этих растений были типичными для филлодий и столбура. Это значит, что при суперинфекциях доминируют возбудители одного из микоплазмозов [44].

Чем больше переносчиков у данного возбудителя микоплазмоза растений и чем менее эти переносчики специализированы в отношении круга питающих растений, тем больше открывается возможностей для выживания и распространения возбудителя в природе. Классическим примером может быть *S. citri*, которая, как упоминалось выше, имеет несколько цикадок-переносчиков, мало специализированных в отношении питающих растений. Это и обуславливает практически эпифитотическое поражение цитрусовых в отдельных странах. Так, в США, Алжире, Иране, Израиле, Турции, на Корсике, во Франции, Марокко, Сирии, Иране и других странах, где распространен стобурн цитрусовых, зараженность деревьев достигает 100 % [44]. В Средиземноморье основным фактором распространения этого заболевания, кроме насекомых-переносчиков, является также использование почек больных растений в качестве прививочного материала [44]. На полях Украины, Молдавии и РСФСР широкое распространение имеют четыре вида цикадок: зеленая — *Empoasca virilis* Fall, желтая — *E. flavescens* F., полосатая — *Psammotettix Deltoccephalus striatus* L. и шеститочечная — *Macrostelles laevis* Rib.

Первые два вида зимуют в стадии имаго в растительной подстилке около полей, где выращивались злаковые. Весной взрослые цикадки переходят на поля озимых, а позже и на другие культуры: подсолнечник, свеклу, кормовые травы и др. Развитие цикадок происходит на многих растениях. За вегетационный период они дают два поколения [15].

Распространение бледно-зеленой карликовости зерновых специфически связано с цикадками *Psammotettix* (*Deltoccephalus striatus* L. и *Macrostelles laevis* Rib.) (рис. 3.10). Инкубационный период возбудителя в цикадке — 10—12 сут. Заражение насекомых происходит на всех стадиях их развития (нимфы всех возрастов и имаго) [13]. С возрастом восприимчивость цикадок к возбудителю снижается (с 48,1 % для нимфы I возраста до 29,3 % для имаго). В естественных условиях максимальная инфекционность цикадок составляет 6 %, а обычно колеблется в пределах 1—2 % [17].

Полосатая и шеститочечная цикадки зимуют в стадии яйца в тканях пшеницы и диких злаковых. Последняя переносит микоплазмозные и вирусные заболевания не только злаковых, но и свеклы.

Увеличение популяции цикадок, как правило, предвосхищает вспышку того или иного заболевания. Замечено, что интенсивность проявления микоплазмозов из года в год колеблется и зависит от условий перезимовки переносчиков. Стало аксиомой, что если климатиче-

ские (например, суровые малоснежные зимы) или какие-либо другие факторы не способствуют развитию, размножению и миграции насекомых — переносчиков микоплазмозов, то вредоносность этих заболеваний снижается до минимальной.

Основными резервуарами микоплазменных и вирусных заболеваний растений являются многолетние сорняки, а также падалица зерновых, на которых питаются насекомые-переносчики в течение всего периода вегетации. Например, столбур носит очаговый характер. Возбудитель из года в год сохраняется в природных очагах на многих сор-

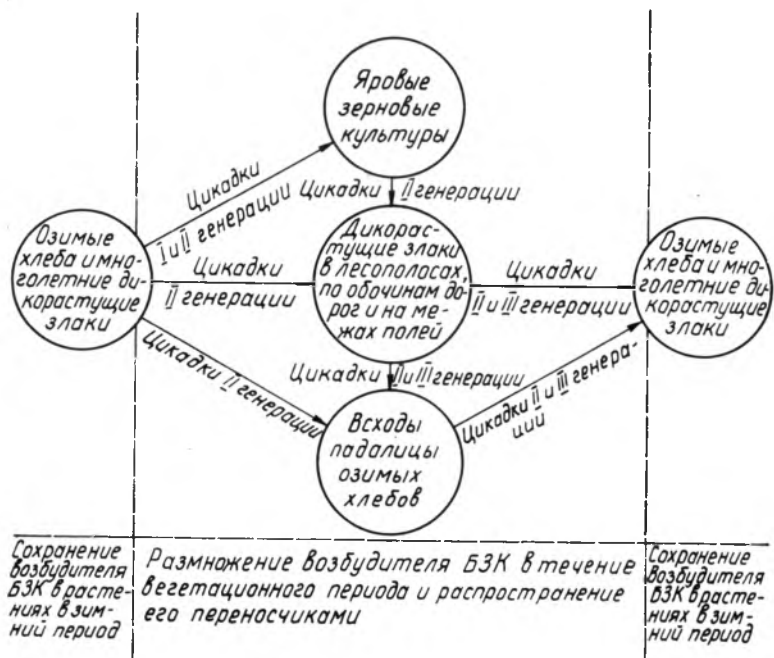


Рис. 3.10. Схема циркуляции микоплазмы — возбудителя бледно-зеленой карликовости зерновых в природных условиях

няках, из которых особо важное значение имеют вьюнок полевой, цикорий обыкновенный, гебеллия лисохвостая, кресс крупка и молочай [5, 35]. В умеренных широтах переносчиком заболевания является цикадка *Hyalesthes obsoletus* S., распространенная почти во всех районах возделывания томатов, в южных районах — также цикадка *H. mlokozewicti* [5]. Известны и другие переносчики из семейства цикадок.

Так, в частности курчавую мелколистность шелковицы переносят цикадки *Hishimonus sellatus* Uhler и *H. sellatiformis* Schihora. Другие микоплазмозы растений также связаны с более или менее специфическими переносчиками среди цикадок.

ПРОФИЛАКТИКА И ЗАЩИТА СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУЛЬТУР ОТ МИКОПЛАЗМОЗОВ И МИКОПЛАЗМОПОДОБНЫХ ЗАБОЛЕВАНИЙ

В условиях возделывания сельскохозяйственных культур по интенсивным технологиям при разработке комплекса мер по защите зерновых и крупяных культур от заболеваний типа израстаний (как микоплазменных, так и вирусных) нужно предусмотреть и меры защиты их от грибных, бактериальных заболеваний, а также от насекомых-вредителей. Ведь в природе микоплазменные, грибные, вирусные или бактериальные заболевания наблюдаются не в чистом виде, а в комплексе, в котором какое-либо заболевание преобладает. При этом поражение растения одним заболеванием ослабляет его организм и создает предпосылки к его поражению другими видами возбудителей. Любое из микоплазменных или вирусных заболеваний снижает общую устойчивость растений и приводит к поражению их даже факультативными патогенами, которые вызывают болезни корней, листьев и стеблей. К сожалению, в существующих рекомендациях по защите сельскохозяйственных культур от вредителей и заболеваний практически не рассматриваются такие болезни, как микоплазмозы и вирусы. Нет целенаправленных рекомендаций в существующих руководствах и пособиях по борьбе с такими вредителями сельскохозяйственных культур, как цикадки, которые являются наиболее эффективными переносчиками микоплазменных и вирусных болезней этих культур.

Меры защиты растений от микоплазмозов и других инфекционных заболеваний растений на современном этапе должны быть направлены в первую очередь на правильное проведение комплекса агротехнических мероприятий, активную борьбу с цикадками — переносчиками микоплазм, непосредственное воздействие на возбудителей микоплазмозов, на селекцию устойчивых сортов.

Ущерб, причиняемый вредными организмами (в том числе цикадками и болезнями, ими переносимыми), во многом зависит от культуры земледелия. Агротехнические приемы, включающие правильное размещение культур в севообороте, рациональные системы обработки почвы и внесения удобрений, соблюдение сроков и густоты посевов, надлежащий уход за ними в течение вегетации, оптимальные сроки и качество уборки урожая в значительной степени уменьшают ущерб от вредителей болезней и сорняков, ограничивают необходимость применения химических средств [31].

Агротехнические мероприятия

И болезням и вредителям наиболее стойко противостоят здоровые растения. Поэтому интенсивная технология возделывания зерновых и крупяных культур должна начинаться с качественного семенного материала. Для получения равномерных всходов необходимо высевать выравненные семена, имеющие максимальную массу 1000 зерен. Существует прямая зависимость между массой посеянных зерен и полученным урожаем. Рекомендуется применять зерна, соответствующие показателям первого класса посевных кондиций. При этом нужно учитывать, что параметры, полученные в лабораторных условиях, снижаются в поле: всхожесть — до 2,3 %, энергия прорастания — до 9 % [31].

Установлено, что степень поражения озимых колосковых культур микоплазменными и вирусными заболеваниями варьирует по годам

и зависит от сроков и способов сева, возделываемого сорта, предшественника, метеорологических условий. При поражении этими болезнями продуктивность растений снижается за счет ухудшения показателей всех элементов структуры урожая по сравнению со здоровыми растениями: масса пораженного зерна с одного растения составляет 36,7 %; масса 1000 зерен — 46,9 %; количество зерен в 1000 г — 48,5 %; выс. растений — 46,1 %; количество колосков в колосе — 38,0 %.

Существенной разницы между всхожестью здоровых и зараженных зерен нет, но энергия прорастания последних значительно снижается. Следовательно, уменьшается возможность получения дружных всходов нормальной густоты. В существующих ГОСТах по сортовым и посевным показателям семян озимой пшеницы, озимого и ярового ячменя указано, что посевной материал должен содержать 99 % семян основной культуры, не более 10 штук семян других растений (в том числе и сорняков) на 1 кг; влажность посевного материала не должна превышать 14 %, а всхожесть должна быть не менее 95 %. Согласно ГОСТ 2037—82 семенным материалом первого класса считается зерно, которое не прошло через решето с отверстиями $1,7 \times 2,0$ мм. Однако этот показатель, как показывает практика, не соответствует требованиям интенсивных технологий возделывания зерновых. Кроме того, при соблюдении этого ГОСТа в посевной материал попадает много семян, содержащих инфекцию или ослабленных. Такие семена дают всходы, но при этом служат источником заражения здоровых растений. От таких семян можно освободиться с помощью сит с диам. отверстий 2,6—2,8 мм. Полученные при этом семена дают более дружные всходы, растения лучше перезимовывают и переносят весенние засухи, лучше развиваются и дают более высокий урожай. Одним из надежных способов получения здорового посевного материала является очистка и калибрование семян перед посевом озимой пшеницы, озимого и ярового ячменя (табл. 3.5).

Таблица 3.5. *Параметры посевного материала озимой пшеницы и ярового ячменя*

| Озимая пшеница | | Озимый и яровой ячмень | |
|-------------------------|---------------------|-------------------------|---------------------|
| Диам. сходных решет, мм | Масса 1000 зерен, г | Диам. сходных решет, мм | Масса 1000 зерен, г |
| 2,6—2,8 | 50—52 | 2,6 | 48—50 |

Интенсивность роста растений во многом зависит от количества зародышевых корешков, образующихся на первом этапе органогенеза [31]:

| | | | | | | | | | |
|---|-----|-----|-----|----|-----|-----|-----|----|-----|
| Масса одного зерна, мг | 10 | 15 | 20 | 25 | 30 | 35 | 40 | 45 | 50 |
| Среднее количество зародышевых корешков | 2,3 | 2,4 | 2,6 | 3 | 3,2 | 3,6 | 3,8 | 4 | 4,2 |

Высевание здорового семенного материала позволяет оздоравливать зерновые культуры и тем самым более полно использовать потенциальные продуктивные возможности современных сортов в условиях применения интенсивных технологий их возделывания.

Система агротехнических мероприятий по защите злаковых культур от микоплазменных, вирусных и других болезней должна отвечать также следующим требованиям:

1. Сев озимых колосовых культур нужно проводить в строго оптимальный для данного района срок. Определяя календарные сроки сева, следует учитывать, что растения до перезимовки должны вегетировать 55—60 сут и давать 3—4 развитых побега. Ни в коем случае нельзя допускать преждевременных посевов, за исключением провокационных, которые после того как на них сконцентрировались цикадки, запахивают. Ранние посевы озимых колосковых культур способствуют максимальному поражению всеми болезнями: микоплазмозами, вирусными, корневыми гнилями, бактериозами, а также другими грибными болезнями (бурая ржавчина, мучнистая роса, твердая головня, гельминтоспориоз). При поздних сроках посевов растения меньше повреждаются вышеперечисленными болезнями, но не успевают до заморозков достаточно раскуститься, плохо перезимовывают, а весной у них задерживается развитие побегов в вегетационный период созревания, что в конечном итоге приводит к потере урожая.

Лучшие сроки сева озимой пшеницы и ржи приходятся на вторую половину оптимальных сроков, рекомендованных в зоне.

Другие элементы агротехники озимых колосковых (размещение в севообороте, способ сева, глубина вспашки, уход за посевами) должны быть выдержаны в соответствии с интенсивными технологиями их возделывания [31].

2. Яровые колосовые культуры во избежание поражения микоплазмозами и вирусными необходимо высевать в возможно более ранние сроки. При этом следует помнить, что ранние посевы ярового ячменя сильнее поражаются твердой головней и гельминтоспориозом. Поздний сев овса приводит к более сильному поражению его гельминтоспориозом, бактериозом и другими болезнями. Поэтому посевы яровых культур необходимо проводить посевным материалом, обязательно обработанным фунгицидами и инсектицидами.

3. Необходимо проводить борьбу с падалицей озимых и яровых колосковых культур, со злаковыми сорняками как на полях, идущих под посев озимых, так и на обочинах дорог, полей, мест, где складывают солому, и в лесополосах. (Они, как правило, до 40 % поражены вирусными и микоплазменными болезнями и являются хорошими их резервуарами). Для этого вслед за уборкой колосковых проводят сжигание стерни. Зяблевую вспашку следует проводить своевременно, и поле постоянно очищать от сорняков. При этом уничтожаются очаги инфекции, кормовые растения для насекомых и гибнет значительная часть переносчиков.

Сорняки являются особым источником распространения болезней культурных растений, очагами размножения вредных насекомых, которые затем переходят на культурные растения. Ведущая роль в борьбе с сорняками принадлежит агротехническим мероприятиям, предусматривающим правильное размещение сельскохозяйственных культур в севообороте, применение дифференцированных (с учетом местных условий) способов обработки почвы, сроков и способов сева.

При размещении культур в полях севооборотов необходимо учитывать не только биологические особенности культурных растений, но и состояние засоренности и видовой состав сорняков. Так, при засоренности поздними яровыми сорняками наиболее целесообразно на этом поле размещать ранние яровые культуры — ячмень, овес, горох. При большом количестве ранних яровых сорняков рекомендуют выращивать озимые и поздние яровые культуры.

При засорении пыреем ползучим поле лучше всего засеивать озимыми и яровыми колосковыми культурами. Способ сева — узкорядный с увеличенной нормой высева. Озимая пшеница после черного пара отличается хорошей кустистостью и плотным, сомкнутым травостоем, что препятствует появлению ранних и поздних однолетников и приводит к значительному угнетению многолетних видов.

Необрабатываемые земли в хозяйствах — рассадники сорных растений, болезней и вредителей сельскохозяйственных культур. Для уничтожения сорняков на необрабатываемых землях необходимо систематически применять комплекс агротехнических и химических приемов. На обочинах дорог сорняки можно уничтожать периодическим лушением, вспашкой, выпалыванием или опрыскиванием общеистребительными гербицидами (реглон) до цветения и плодоношения, либо сжиганием.

Для подавления сорных растений на обочинах дорог, на постоянных оросителях и дамбах, а также в балках целесообразно высевать смесь бобовых и многолетних трав. Образующийся при этом травостой через 1—2 года препятствует развитию сорняков, что при систематической вспашке дает дополнительный урожай.

Информацию о способах борьбы с сорняками и средствах, применяемых при этом, можно почерпнуть из книги В. С. Подопригоры [16].

4. При летних и раннеосенних посевах бобово-злаковых смесей в качестве злакового компонента необходимо высевать озимую рожь как относительно устойчивую к микоплазменным и вирусным болезням.

5. Не допускать пересевов зерновых колосковых, погибших от вирусных заболеваний злаковых культур.

Интенсивность поражения зерновых микоплазмозами значительно снижается, если предшественниками были не зерновые культуры, поэтому севооборот рассматривается как один из важнейших методов борьбы с микоплазмозами. При размещении злаковых культур необходимо соблюдать пространственную изоляцию (не менее 500 м). Особенно это важно при посеве яровых и их размещении по отношению к озимым культурам, где наблюдается микоплазмоз, а также посевов многолетних злаковых трав, пожнивных и подкосных посевов, кукурузы. Яровые колосковые культуры, как уже было сказано выше, следует засеивать по возможности в более ранние сроки.

Борьба с насекомыми-переносчиками

Цикадовые потребляют столько же зеленой пищи, сколько и позвоночные, живущие на той же площади [15]. Они наносят вред растениям не только в период питания, но и размножения, повреждая большое количество растений. Широкая полифагия многих видов цикадовых в рамках жизненных циклов со сменой сред и мест обитания делает этих насекомых весьма пластичными, благодаря чему в течение длительного времени сохраняется постоянная численность популяций. Кроме того, цикадовые как по численности, так и по общей массе значительно превосходят близкие в систематическом отношении группы насекомых (псиллид, кокцид, белокрылок и, возможно, тлей). Этим и объясняется их высокая вредоносность. Цикадки являются существенным элементом энтомофауны травостоя культурных растений, составляя более 20 % общей массы насекомых.

Заселение цикадками питающих растений, даже без учета заражения ими этих растений виروزами и микоплазмозами, приводит к нарушению метаболических процессов и основных жизненных функций. Подразвание яйцекладом тканей растений нарушает ассимиляционную спо-

способность листьев, поступление воды и минеральных солей из корневой системы к листьям, что приводит к полному или частичному отмиранию растения. Места повреждений растений цикадками создают своеобразные «ворота», через которые в ткани проникают патогенные грибы и бактерии [15]. Если зима была благоприятной для перезимовки цикадок-переносчиков, то в вегетацию, как правило, следует ожидать вспышки микоплазмозов.

Численность популяции цикадовых можно определять методом лова на электросвет, что дает возможность заранее предсказывать вспышку определенных микоплазмозов и виروزов в предстоящий вегетационный период. Особенно полезным для количественного определения популяции цикадок и составления прогноза их вредоносности является применение источников ультрафиолетового излучения (маломощного излучателя ЭУВ-15) для привлечения и отлова насекомых.

Цикадки, переносящие микоплазменные и вирусные заболевания, в большинстве своем являются сумеречными насекомыми и легко отлавливаются прибором с этим излучателем. Прибор состоит из двух металлических воронок (конусов), между которыми укреплен источник света ЭУВ-15. К горловине нижней воронки прикрепляют банку с бензином. Наткнувшись на ловушку, насекомые падают в воронку и попадают в сосуд, где и фиксируются бензином. Прибор устанавливают вертикально на высоте 0,5—1,0 м над уровнем почвы и включают с 21 до 5 ч утра. Приборы с ультрафиолетовыми излучателями можно применять не только для составления прогнозов, но и как биофизический метод борьбы с переносчиками.

В июне — августе цикадки составляют 70—80 % общего числа сумеречных насекомых. Преобладает же среди них шеститочечная цикадка — наиболее опасный переносчик микоплазменных и вирусных болезней растений. В этот период и целесообразно применять биофизический метод для снижения популяции переносчика на наиболее ценных участках посевов зерновых, крупяных и других культур. Так как цикадки (например, шеститочечная) дают два поколения за сезон, то такой отлов даст возможность значительно снизить численность второй генерации, а следовательно, и зараженность яйцекладками посевов озимых. Если зимовка переносчика прошла благоприятно, то служба сигнализации должна своевременно уведомлять хозяйства о необходимости немедленной обработки мест зимовки химическими препаратами системного действия (см. ниже). Как и в случае агротехнических мероприятий, обработке должны быть подвергнуты пораженные посевы озимых зерновых, обочины дорог и другие места произрастания злаковых, сорняков, падалицы, которые не были уничтожены осенью. В этом и заключается суть профилактических мер борьбы с микоплазмозами.

Профилактические меры борьбы с микоплазмозами должны быть направлены в первую очередь на уничтожение или сокращение численности насекомых-переносчиков. Численность популяций насекомых-переносчиков можно ограничить с помощью агротехнических мероприятий, уничтожая сорняки, на которых питаются насекомые в межвегетационный период зерновых культур, применяя соответствующие инсектициды. К наиболее эффективным инсектицидам относятся органофосфорные соединения и оксимекарбонаты, которые действуют как на насекомых-переносчиков (цикадки), так и на микоплазм.

Борьба с цикадками и другими сосущими насекомыми-переносчиками микоплазменных и вирусных болезней должна вестись в соответствии с технологическими приемами химической защиты посевов по этапам органогенеза [31] с использованием препаратов, перечисленных в «Списке химических и биологических средств борьбы с вредителями

болезней растений и сорняков и регуляторов роста растений, разрешенных для применения в сельском хозяйстве на 1982—1985 гг. и приложениях к нему*.

Из наиболее доступных препаратов, рекомендованных против сосущих насекомых-вредителей (цикадки, тли, клоп-черепашка), а также злаковых мух, целесообразно применять 40 %-ный по действующему веществу фосфамид — БИ-58 (0,8 кг/га), 40 %-ный по действующему веществу метафос (0,4—0,6 кг/га) и 30 %-ный по действующему веществу карбофос (0,8—1,2 кг/га) на первом — втором этапах органогенеза (всходы — полное кушение). Эти этапы особенно важны, так как в это время на посевы озимых колосковых возвращаются с луговых и залежных участков половозрелые особи шеститочечной цикадки (*Macrostele laevis* Rib.), чтобы отложить яйца в молодые всходы, где они и зимуют. Весной при массовом появлении цикадок на озимой пшенице и до их окрыления (третий — четвертый этапы органогенеза — конец кушения, выход растений в трубку) целесообразно провести обработку теми же препаратами, можно также использовать 80 %-ный хлорофос (0,8—1,2 кг/га). Обработку желательно повторить на девятом — десятом этапах органогенеза (конец цветения — начало формирования зерна) с использованием тех же препаратов и в том же количестве.

Последующую обработку проводят в случае необходимости в местах скопления цикадок (межнижки, обочины дорог, лесополосы и др.) до появления всходов озимой пшеницы, чтобы не допустить перехода цикадок на молодые всходы.

Агротехнические мероприятия в комплексе с химическими являются в настоящее время наиболее эффективным средством защиты зерновых от поражения их микоплазмозами. Если строго придерживаться требований к возделыванию той или иной культуры, можно значительно снизить поражение ее микоплазмозами и свести к минимуму потери от этих и других заболеваний.

Химические мероприятия

Химическая обработка посевного материала начинается за 2—3 нед. до посева с протравливания семян [18, 19]. Протравливание семян зерновых колосковых должно быть комплексным и обеспечивать устойчивость растений против всех неблагоприятных факторов (болезней, насекомых и др.). Поэтому для протравливания используют смеси таких препаратов (расход указан на 1 т семян), как фосфамид (БИ-58) — 2,5 кг, фундазол — 2,5 — 3 кг, вивакс — 2,5—3 кг или байтан — 2 кг, которые защищают семена и растения от всех видов болезней и вредителей. В эту смесь добавляют также 0,4 кг марганцевокислого калия, 0,25 кг молибденовокислого аммония или 0,25 кг хлористого кобальта в качестве микроэлементов и химических иммунизаторов. Нормы расхода воды — 15—25 л/т. Для повышения качества протравливания и улучшения санитарно-гигиенических условий работающих при проведении протравливания необходимо использовать пленкообразующие вещества — сульфитно-спиртовую барду, поливиниловый спирт — 0,5—1 кг/т, поливинилацетат — 2 кг/т, карбоксиметил-целлюлозу — 0,2 кг/т и др.

В последние годы испытана эффективность токсикации всходов пшеницы против личинок хлебной жужелицы. В опытах при одновре-

* Защита растений. — 1982. — № 3. — С. 40 — 61; 1985. — № 6. — С. 44 — 50.

менном внесении с семенами 40 % фосфамида на гранулах суперфосфата обеспечивалось сильное подавление размножения злаковых тлей, цикадок и других вредителей. Прибавка зерна пшеницы достигала 3—5 ц/га. В связи с тем, что гоксикация избирательно действует на вредных насекомых и вписывается в индустриальную технологию возделывания зерновых, ее перспективность в защите пшеницы от вредителей и болезней несомненна [10]. Поэтому фосфамид (БИ-58) можно исключить из смеси препаратов, используемых при протравливании, и вносить его на гранулах суперфосфата.

Из химических препаратов, селективно воздействующих на фитопатогенные микоплазмы, лучше всего себя зарекомендовали некоторые антибиотики. Такие антибиотики должны отвечать двум требованиям: 1) подавлять рост микоплазм, 2) быть флэмно-подвижными и способными к накоплению в ситовидных элементах флоэмы. Последнее условие особенно важно, так как установлено, что не все антибиотики, активные против микоплазм *in vitro*, сохраняют эту активность в растении. Флэмная ткань растений оказывает селективное действие на различные вещества: одни она накапливает и концентрирует, другие или не попадают во флоэму, или быстро проходят через нее, третьи инактивируются веществами флоэмы. Так, тилозин — исключительно активный препарат для подавления микоплазм в организме насекомых-переносчиков — оказался не эффективным для снижения поражения растений микоплазмами или их оздоровления [61]. Опрыскиванием растений антибиотиками тетрациклинового ряда удается лечить микоплазмозы многих растений. У выздоравливающих растений желтые листья становятся зелеными, появляются нормальные побеги и цветы, количество микоплазм в клетках растений снижается [62], однако растения никогда полностью от них не освобождаются вследствие такой обработки. После прекращения обработки и снижения концентрации антибиотика в растении оно снова заболевает микоплазмозом. Поэтому антибиотики следует применять там, где это экономически выгодно, и в первую очередь — при защите древесных пород. В частности, применение тетрациклинов оказалось выгодным для защиты от увядания насаждений груши в Калифорнии [127], кокосовых пальм в США от поражения их летальной желтухой [119, 121]. Особенно эффективным оказалось опрыскивание растений растворами тетрациклинов в смеси с CaCl_2 и MnCl_2 . Эти добавки способствуют проникновению тетрациклинов через листья в ткани растения и распространению их там [159]. Антибиотики можно вводить в растения, погружая их корневую систему в растворы антибиотиков, и через ствол — посредством инъекции. Последний способ позволяет создавать высокую концентрацию антибиотика во всех частях и органах растения; его применяют лишь для сохранения ценных экземпляров растений, или коллекционных сортов [167].

В борьбе с микоплазмами целесообразно применять антибиотики, которые, как и тетрациклины, селективно действуют на синтез белков и рибосомы прокариот: хлорамфеникол, линкомицин, эритромицин и макролиды [46]. Такие аминоглюкозиды, как стрептомицин, тоже взаимодействуют с рибосомами прокариот, изменяя их функции.

Все антибиотики, активные против фитопатогенных микоплазм, уже применяются в медицине и ветеринарии, так как механизм действия этих препаратов на микоплазмы, независимо от среды их обитания, одинаков. Это автоматически исключает их применение в растениеводстве. Антибиотики вряд ли будут использовать в промышленных масштабах для борьбы с фитомикоплазмами. Практически работа с тетрациклиновыми и другими антибиотиками для фитопатолога имеет лишь теоретическое значение.

Более перспективными для борьбы с микоплазмами растений являются дешевые препараты — парааминобензойная кислота и ее производные, сульфаниламидные препараты, предшественники синтеза фолевой кислоты, конкурентно подавляющие в организме синтез фолевой кислоты. Таких препаратов насчитывается свыше 10 000.

Некоторые производные парааминобензойной кислоты эффективны для лечения нескольких микоплазмозов растений [98, 99, 157]. Причем эти препараты не оказывают никакого действия на чистую культуру микоплазм и эффективны лишь *in vivo* [124]. Такое опосредованное действие препаратов было названо «иммунизацией». Механизм этого процесса не ясен, однако тот факт, что под влиянием аналогов парааминобензойной кислоты подавляется микоплазменная инфекция растений и они выздоравливают, свидетельствует о перспективности их применения в растениеводстве, а само явление элиминации микоплазм из клеток растения указывает на активацию защитных механизмов в клетке и заслуживает пристального внимания специалистов в области иммунитета растений.

Обнаружено несколько новых препаратов, которые, возможно, являются более эффективными, чем тетрациклины. Среди таких препаратов заслуживает внимания кинетин, с помощью которого удалось излечить растения томатов, пораженные столбуром [131].

Селекция устойчивых сортов

Агротехнические и химические приемы, направленные против переносчиков микоплазмозов и других заболеваний, ограничивают их вредность, однако не решают проблемы полностью. Ее предстоит решить селекционерам.

Считается, что невозможно практически вести целенаправленную селекцию растений, устойчивых к тому или иному микоплазмозу. Если на каком-то виде (соре) растения питается цикадка — переносчик определенного микоплазмоза, то микоплазмы — возбудители этого заболевания, получают возможность беспрепятственно проникать в ткани и клетки растения и размножаться там. Вести же селекцию на растениях, устойчивых против насекомых — переносчиков микоплазмозов очень сложно, хотя и возможно. Единственный анатомический признак, по которому можно повышать устойчивость растений к микоплазмам — размер пор в ситовидных элементах флоэмы. В ситовидных сосудах большинства растений размер пор колеблется от 1 до 14 мкм и в среднем равняется 2 мкм. Через поры такого размера свободно проходят самые большие клетки микоплазм. Однако если учитывать отложение каллозы и накопление Р-белка в ситовидных сосудах, то реальный размер пор в функционирующем растении окажется меньше, наблюдаемого в электронный микроскоп. Поэтому выведение сортов растений с размерами пор ситовидных сосудов 250—500 нм практически обеспечит получение растений, устойчивых к поражению микоплазмами (клетки микоплазм, попавшие в флоэму с такими ситовидными порами, будут локализованы в месте инфекции и не смогут распространяться системно).

Хотя работа по выведению устойчивых к микоплазмам и вирусам сортов растений в настоящее время не ведется, но перспективы ее очевидны. В нашей стране получены гибриды и сорта пшеницы и ячменя, относительно устойчивые к хлебному пилильщику, пьявице, гессенской мухе и другим вредным насекомым. Сложнее обстоит дело с получением гибридов и сортов с признаками устойчивости к сосущим

вредителям — цикадкам, тлям, вредной черепашке, хлебному клопику и пшеничному трипсу [37].

Узким местом для любого микоплазмоза является преодоление возбудителем покровных тканей растения. Попад в середину ткани, особенно в сосудистые пучки, микоплазма способна вызвать заболевание, интенсивность которого зависит от степени ее авидности к мембранным элементам растительной клетки. Следовательно, одной из мер защиты растений от поражения микоплазмами должно быть предотвращение попадания микоплазм в ткани растений, т. е. выведение сортов, на которых цикадкам, а возможно, и другим видам сосущих насекомых, было бы трудно даже невозможно питаться в силу каких-либо морфологических или анатомических особенностей. В природе растений с такими особенностями пока наблюдать не удалось, однако разработана теоретическая модель сорта пшеницы, устойчивого к насекомым с колюще-сосущим ротовым аппаратом. Согласно этой модели, устойчивые растения должны иметь: опушенный колос (с основанием без опушения); широкие, закрывающие всю зерновку и твердые (содержание клетчатки более 56 %) колосковые чешуи, плотно прилегающие к зерновке и образующиеся в верхней части колоса; влагалище, плотно прилегающее к стеблю и с трудом отделяющееся от него (зазор в среднем на один лист равен 0,11—0,13 мм). С помощью этой модели селекционеры могут вести поиск растений — доноров устойчивости, обладающих

Таблица 3.6. Устойчивость различных сортов пшеницы и тритикале к поражению бледно-зеленой карликовостью

| Сорт | Средний балл поражения | | | |
|---|------------------------|---|---|---|
| | 1 | 2 | 3 | 4 |
| Пшеница | | | | |
| Мироновская 808 | — | + | — | — |
| Белоцерковская 41 | — | + | — | — |
| Волна | — | + | — | — |
| Днепроовская | — | + | — | — |
| Крупноколосая | — | — | + | — |
| Загадка 44 | — | — | + | — |
| Калининская 11 | — | — | + | — |
| Альбидум | — | — | + | — |
| Тритикале | | | | |
| (Безостая 1 × Саратовская) × × АД | + | — | — | — |
| (Мироновская 808 × Читин- ская) × АД | + | — | — | — |
| (Белоцерковская 198 × Харь- ковская 55) × АД | + | — | — | — |
| (Безостая 1 × Харьковская 55) × АД | + | — | — | — |

Примечание: «+» — наличие поражения, «—» — отсутствие поражения, АД — амфидиплоид.

перечисленными признаками, или осуществлять направленный мутагенез и отбор [37]

Таким образом, очень перспективным направлением в борьбе с микоплазмозом является поиск доноров и создание сортов, устойчивых к микоплазмам, вирусам и к их переносчикам.

Известно, что бледно-зеленая карликовость чаще всего поражает пшеницу, реже — овес и ячмень, еще реже — рожь и совсем редко — просо. Вероятно, у ржи имеются гены устойчивости к возбудителю бледно-зеленой карликовости пшеницы и она может быть донором этих генов в процессе селекции устойчивых растений. Подтверждением этого может служить пример селекции тритикале — гибрида пшеницы и ржи (табл. 3.6), которая отличается повышенной устойчивостью к поражению бледно-зеленой карликовостью по сравнению с исходными сортами пшеницы. Различий в пораженности микоплазмами тритикале различных уровней плоидности не наблюдается, а выраженность признаков заболевания значительно ниже, чем у растений пшеницы. Следовательно, выведение сортов, устойчивых к микоплазмам, является перспективным и, вероятно, наиболее эффективным путем защиты растений от этих заболеваний. Что касается зерновых, то наиболее ценными, с точки зрения устойчивости к микоплазмам, являются трехвидовые тритикале.

Физические меры воздействия на возбудителей микоплазмозов

Термообработка нагреванием. Элиминация возбудителей заболеваний типа желтух из насекомых-переносчиков и растений при их прогревании теплым воздухом и паром оказалось удобным способом лечения микоплазмозов [9, 177] (табл. 3.7).

Так, саженцы персика, пораженные желтухой, после прогревания при температуре 45 °С в течение 15 мин становятся практически здоровыми, а насекомое-переносчик желтухи астр утрачивает способность передавать инфекцию после питания на больном растении в течение 12 сут при температуре 32 °С [104]. При этой же температуре микоплаз-

Таблица 3.7. *Термотерапия растений при микоплазменных инфекциях* [9]

| Болезнь | Больное растение | Режим обработки | | |
|----------------------|---|-----------------|--------|--------|
| | | Температура, °С | Время | Вид |
| Желтуха астр | Барвинок (<i>Catharantus roseus</i>) | 45 | 2,5 ч | Вода |
| | То же | 42 | 2 нед. | Воздух |
| | Гибриды гладиолуса | 42 | 2 нед. | » |
| | » » | 50 | 1 ч | Вода |
| Карликовость клевера | Барвинок (<i>Catharantus roseus</i>) | 40 | 10 сут | Воздух |
| Филлодия клевера | Земляника (<i>Fragaria grandiflora</i>) | 41 | 14 сут | » |
| | Барвинок (<i>Catharantus roseus</i>) | 40 | 10 сут | » |

Продолжение табл. 3.7

| Болезнь | Больное растение | Режим обработки | | |
|---|--|-----------------|------------------|----------------|
| | | Температура, °С | Время | Вид |
| Желтуха барвинка | Барвинок (<i>Catharanthus roseus</i>) | 40 | 10 сут | Воздух |
| Золотистое пожелтение винограда | Виноград (<i>Vitis vinifera</i>) | 30 | 3 сут | Вода |
| «Ведьмины метлы» люцерны | Барвинок (<i>Catharanthus roseus</i>) | 40 | 7 сут | Воздух |
| Карликовость шелковицы | Шелковица (<i>Morus</i> sp.) | 55 50 | 40 мин 1 сут | » » |
| «Ведьмины метлы» опунции | Опунция (<i>Opuntia tuna</i>) | 45 45 | 5 ч 15 сут | Вода Воздух |
| Парастолбур | Барвинок (<i>Catharanthus roseus</i>) | 40 40 | 10 сут 10 сут | » » |
| Дублоплодность апельсина | Апельсин (<i>Citrus sinensis</i>) | 51 | 1,5 ч | Вода |
| Махровость апельсина | То же | 40 | 28 сут | Воздух |
| Розеточная болезнь персика | Персик (<i>Prunus persica</i>) | 50 | 10 мин | Вода |
| Желтуха персика | То же | 50 | 10 мин | » |
| Хлоротическое скручивание листьев персика | » » | 50 | 10 мин | » |
| Х-болезнь персика | » » | 50 | 6 мин | » |
| Побеление листьев сахарного тростника | Сахарный тростник (<i>Saccharum officinarum</i>) | 54 | 50 мин | » |
| «Ведьмины метлы» картофеля | То же | 54 | 8 ч | Воздух |
| | Картофель (<i>Solanum tuberosum</i>) | 36 | 6 сут | » |
| | Барвинок (<i>Catharanthus roseus</i>) | 42 | 13 сут | » |
| Столбур | То же (<i>Rubus</i> sp.) | 40 | 10 сут | » |
| Израстание (карликовость) малины | Малина | 45 37 | 1 ч 21 сут | Вода Воздух |
| | Черника (<i>Vaccinium</i> sp.) | 52 | 2 ч | » |

мы в растениях аттенуируются, и хотя растения полностью не выздоравливают, признаки заболевания проявляются умеренней [105]. Таким образом, термообработка растений, и особенно посадочного материала, при температуре 40—45 °С, которую большинство растений может выдержать, обеспечивает практически полное освобождение их от микоплазм. Этот феномен учитывает физиологические свойства микоплазм, которые, как известно, гибнут при температуре около 50 °С [155].

Эффект воздействия повышенных температур на микоплазмы был изучен Зелцер с соавторами [177] методом электронной микроскопии на примере возбудителя филлодии подсолнуха во время его развития в растениях барвинка [177]. Изменения в структуре микоплазм появились уже через сутки после прогревания растения при 40 °C. На 3-и сут клетки микоплазм, локализованные внутриклеточно в тканях барвинка, имели четко выраженные периферийные электронно-плотные зоны, а на 7-е сут от этих клеток оставалась лишь оболочка. Пустые клетки микоплазм в клетках растений обнаруживались до 50-х сут после начала процесса термотерапии.

Термообработка охлаждением. Отрицательно на жизнеспособность микоплазм в растениях влияют и пониженные температуры в период перезимовки [169]. Есть, однако, данные о сохранении всех свойств микоплазм в растении на протяжении 2 лет при -64 °C [49]. Отмирание микоплазм в растениях в период перезимовки можно объяснить, если обратиться к анатомии многолетних растений и функции отдельных их систем. Известно, что ситовидные элементы в стволах большинства древесных растений отмирают и становятся функционально недееспособными в течение периода покоя и перезимовки. Каждую весну у этих растений образуется новая флоэма. Так как микоплазмы в растении локализируются, главным образом, в ситовидных сосудах, то естественно, при их отмирании гибнут и микоплазмы. Таким образом, растение освобождается от инфекции, если микоплазмы не перезимовывают в корневой части.

Другие методы борьбы

Культивирование клеток меристемы. Положительные результаты по освобождению от микоплазм посадочного материала получены при культивировании клеток меристемы табака, содержащих микоплазмы, на среде для культуры тканей, в состав которой входит 2,4-дихлорфенилуксусная кислота. В итоге были получены растения, освобожденные от инфекции [166].

Иммунизация. В будущем для защиты растений от заболеваний типа желтух определенное значение приобретет, вероятно, их иммунизация различными штаммами возбудителя, биологическая активность которых *in vivo* взаимно подавляется. Явление взаимного подавления двух или более штаммов одного и того же возбудителя было описано для двух штаммов желтухи асгр, каждый из которых в отдельности вызывает серьезное поражение растений, а при одновременном введении в растение они не вызывают заболевания, или болезнь протекает в легкой форме. Растение внешне остается здоровым, хотя в его клетках обнаруживаются клетки возбудителя [71, 108].

Практические приемы защиты растений иммунизацией конкурирующими штаммами до сих пор не разработаны, хотя их польза очевидна.

ВИРУСЫ И ВИРОИДЫ

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ФИТОПАТОГЕННЫХ ВИРУСОВ

Вирусы растений или фитопатогенные вирусы представляют собой обширную группу субмикроскопических инфекционных агентов, характерными свойствами которых являются малые размеры, не позволяющие наблюдать их в световом микроскопе, полная зависимость от клетки растения-хозяина (облигатный паразитизм), простое строение вирусных частиц, которые содержат только один тип нуклеиновой кислоты (РНК или ДНК) сравнительно небольшой мол. массы (в среднем около $2,5 \cdot 10^6$), покрытой одним или несколькими слоями белковых молекул.

Зависимость вирусов от клетки растения-хозяина обусловлена тем, что в составе вирусной частицы или вириона отсутствуют большинство ферментов, необходимых для их размножения (репликации), и собственные рибосомы. Поэтому размножение вирусов возможно только в живой клетке с использованием ее ферментов и рибосом.

Генетическая информация вируса содержится в одной или нескольких молекулах либо рибонуклеиновой кислоты (РНК), либо дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК) (РНК-содержащие и ДНК-содержащие вирусы). Среди представителей этих двух крупных групп различают также вирусы, геном которых представлен однонитевой (онРНК), двухнитевой (днРНК), однонитевой ДНК (онДНК) или двухнитевой ДНК (днДНК).

При этом геном вирусов растений может быть заключен в одной (однокомпонентный или целостный геном) или нескольких (фрагментированный геном) молекулах нуклеиновой кислоты.

Вирусы растений различаются также по морфологии (размеру и форме) частиц. Они могут быть изометрическими (т. е. близкими к сферическим) или анизометрическими (т. е. иметь спиральный тип симметрии — палочковидные, нитевидные вирионы).

Некоторые вирусы имеют частицы с комбинированным типом симметрии. В таких случаях форму вирионов определяют как бацилловидную (удлиненные частицы закруглены на обоих концах) или пулевидную (частицы закруглены только на одном конце).

Белковая оболочка вирусной частицы или вириона без нуклеиновой кислоты обозначается термином **капсид**. Она состоит из структурных единиц — **субъединиц**, которые у вирусов с изометрической морфологией могут специфически группироваться, образуя **капсомеры**, различимые на поверхности вириона в электронном микроскопе. Нуклеиновая кислота вместе с белками, находящимися в непосредственном контакте с ней (у некоторых сложных вирусов растений) образует **нуклеокапсид**.

Размеры частиц разных вирусов растений колеблются в значительных пределах, однако каждый вирус имеет частицы определенного размера одного или нескольких видов. Частицы изометрических вирусов имеют диам. 17—75 нм, частицы палочковидных, нитевидных и бацилловидных вирусов имеют дл. от нескольких десятков нм до 2000 нм

и диам. 3—10 нм у нитевидных вирусов и 18—75 нм у бациллоподобных вирусов.

В связи с наличием у вирусов растений белковой оболочки, в которую заключена нуклеиновая кислота, вирусы обладают антигенной активностью, или иммуногенностью, т. е. способностью вызывать образование антител в организме иммунизируемых животных.

Для получения антисывороток чаще всего используют кроликов, которым вводят антиген (вирус, вирусный белок) различной степени чистоты и в количествах, определяемых целями получения антисыворотки. Для получения антисывороток с высокой степенью специфичности в качестве антигенов используют препараты очищенных концентрированных вирусных частиц.

Антисыворотки к вирусам растений используются для обнаружения вирусов, определения серологических взаимоотношений между разными вирусами или вирусными штаммами, количественного определения (титрования) вируса или вирусного белка в различных препаратах, изучения структуры вирусных частиц. Они применяются также в гистологических и цитологических исследованиях вирусных болезней растений.

Фитопатогенные вирусы поражают широкий круг растений из многих семейств. При этом один и тот же вид растения может быть хозяином многих вирусов. Каждый вирус имеет определенный круг растений-хозяев, т. е. растений, восприимчивых к данному вирусу, в клетки которых он способен проникать и размножаться, давая новые поколения вирусных частиц. Вирусные инфекции растений существенно отличаются от вирусных инфекций животных и микроорганизмов. Во-первых, фитопатогенные вирусы проникают в клетки растений через повреждения в клеточной оболочке при ее механическом травмировании, либо в результате прокалывания ротовыми органами членистоногих переносчиков. Во-вторых, растение, инфицированное вирусом, как правило, становится его постоянным носителем. При этом вирус проникает практически во все органы и ткани инфицированного растения (кроме вирусов, имеющих тканевую специфичность). Клетки растений, инфицированных вирусом при системном заражении, могут накапливать вирус в значительных количествах, оставаясь жизнеспособными. Отмирание инфицированных клеток имеет место у растений, реагирующих на вирусное заражение местной (локальной) некротизацией ткани, в результате чего происходит локализация вирусной инфекции в месте проникновения вируса в ткани растения. Однако растения часто реагируют на вирусную инфекцию обоими типами симптомов, и локальная некротизация тканей в местах проникновения вируса сочетается с развитием системной инфекции растения, которая также может приводить к местной или системной некротизации тканей разных органов. Вирусы могут вызывать у растений разнообразные патологические изменения в виде нарушения окраски (пожелтения, хлорозы, мозаичность), отмирания тканей (некротизация), деформации (различного рода выросты, опухоли, кустистость побегов, изменение формы листьев и плодов и т. п.). Симптомы на восприимчивых растениях являются характерными для каждого вируса, т. е. могут служить одним из диагностических признаков при идентификации вирусов.

Растения, на которых легко выявляются симптомы, характерные для заражения данным вирусом, называются индикаторными растениями, или растениями-индикаторами. В тех случаях, когда на инокулированных листьях индикаторного растения в ответ на заражение вирусом образуются местные первичные поражения, оно может использоваться и для количественной оценки инфекционности вируса в конкретном инокулируемом путем прямого подсчета этих поражений.

Кроме внешних симптомов вирусная инфекция вызывает различного рода гистологические и цитологические изменения в больном растении. Они проявляются в аномалиях сосудистой системы и различного рода изменениях структуры инфицированных клеток — от изменения в структуре отдельных клеточных органелл (хлоропластов, митохондрий, ядер и др.) до образования в клетке специфических вирусных включений. Включения могут быть образованы: 1) вирусными частицами, локализующимися в клетке характерным для данного вируса способом в цитоплазме, ядрах, хлоропластах; 2) вирусными частицами в сочетании со специфическими структурами, образовавшимися в клетке в результате проникновения вируса; 3) этими же структурами, но без связи их с вирусными частицами.

Тип внутриклеточного включения и особенности его строения и локализации в клетке являются характерными для данного вируса и используются для идентификации вирусов растений и даже разных штаммов одного вируса.

Распространение вирусов в природе в связи с их облигатным паразитизмом предполагает их передачу от инфицированного (больного) растения к здоровому и внедрение в живые клетки растения. Передача вирусов растений может происходить механическим способом, при вегетативном размножении инфицированных растений, а также посредством повилики, пылицы и семян, насекомых и клещей, нематод и фитопатогенных грибов. Большинство способов передачи связано с повреждением оболочек клеток восприимчивого растения.

Механический способ передачи осуществляется при контакте системно инфицированных больных и здоровых растений под действием таких естественных факторов, как ветер, переплетение растений при полегании, воздействие животных, а также антропогенных (при обработке растений различными способами). При этом происходит повреждение клеток поверхностных тканей больных растений и передача освобождающегося вируса в поврежденные клетки здоровых растений. Механический способ передачи широко используется в экспериментальной работе с вирусами растений. При этом сок больного растения (с каким-либо абразивным материалом) втирают в листья здоровых растений с целью повреждения поверхностных клеток. Этот метод называют механической инокуляцией сока.

Вегетативный способ передачи также имеет значение для вирусов, поражающих растения системно. Это происходит при размножении растений клубнями, черенками, корневищами, луковицами, клубнелуковицами, а также при различного рода прививках. Растение-паразит повилика также способно переносить ряд системно инфицирующих вирусов с больных растений на здоровые.

Передача инфекции семенами имеет место в тех случаях, когда вирус проникает в ткани семян, и сеянцы, выросшие из этих семян, становятся инфицированными. Инфицирование семян может происходить как при проникновении вируса из вегетативных органов в генеративные, так и при внесении его с пылью больных растений.

Среди членистоногих животных важную роль в естественном распространении вирусов играют сосущие насекомые (тли, цикадки), белокрылки, мучнистые червецы, трипсы, жуки. Кроме того, переносчиками вирусов являются клещи, нематоды и другие беспозвоночные животные. В зависимости от времени, в течение которого вирус сохраняется в переносчике, и некоторых других особенностей его взаимоотношения с переносчиком различают непersistентные, полупersistентные и persistентные вирусы и соответствующие им способы передачи.

Неpersistентные вирусы (как правило, они легко передаются механически) передаются переносчиками непосредственно после непро-

должительного (несколько сек) питания на больном или на здоровом растении. Переносчики быстро (в течение нескольких мин) теряют способность к инфицированию, если они перестают питаться на больном растении.

Персистентные вирусы, в отличие от неперсистентных, передаются переносчиком не сразу после приобретения их на больном растении, но только после латентного периода определенной продолжительности (от нескольких часов до нескольких суток), причем переносчик сохраняет способность передавать вирус в течение длительного времени (иногда в течение всей жизни), не теряя ее после линек.

Полуперсистентные вирусы представляют собой промежуточную группу. Они способны передаваться переносчиком сразу после его питания на больном растении. После прекращения питания способность к инфицированию сохраняется в течение 3—4 сут. Латентный период отсутствует.

Способ передачи вирусов служит одной из характеристик, которая учитывается при идентификации вирусов и их классификации.

Меры борьбы с вирусами растений. Вирусные болезни вызывают существенные потери урожая и снижение качества продукции. Иногда вирусные эпифитотии приводят к полной потере урожая и гибели больных растений. Количественные показатели вреда, причиняемого вирусами, зависят от многих факторов, включая вирулентность патогенного агента, условия вегетации восприимчивых растений, степень распространения переносчиков и т. д.

До настоящего времени нет пригодных для массового применения на плантациях методов химического лечения вирусных болезней либо других эффективных методов удаления вируса из организма растений. Поэтому практически все противовирусные мероприятия направлены на предотвращение проникновения вирусов в растение и предупреждение их массового размножения на посевах культурных растений. Наиболее широко практикуются следующие меры:

Получение посадочного и посевного материала, свободного от вирусов. Такой материал получают от здоровых растений в тех случаях, когда вирусы передаются семенами или культура размножается вегетативным способом. Отобранные здоровые растения используют для получения семенного материала. С этой же целью применяют термическую обработку черенков, клубней некоторых растений (термотерапия) при температурах порядка 35—55 °С в течение времени, подбираемого эмпирически в каждом конкретном случае.

Для получения здорового посадочного материала из больных, системно зараженных растений, широкое распространение получил метод **культуры верхушечных меристем**. Эта ткань растений содержит минимальное количество вируса, либо свободна от него. Выращивая в стерильных условиях на питательных средах в агаре отделенные от растения верхушечные меристемы, получают здоровые растения-регенеранты, размножая которые в стерильных условиях получают здоровый посадочный материал. Этот метод используют главным образом для получения безвирусных линий вегетативно размножаемых растений — картофеля, хризантем, гвоздики. При выращивании хризантем для удаления вируса из тканей используют приемы химиотерапии, применяя для этих целей аналоги оснований нуклеиновых кислот — 2-тиоурацил, 8-азагуанин или другие вещества.

Уничтожение источников вирусов и переносчиков. Эти меры включают широкий диапазон таких агротехнических мероприятий, как уничтожение сорняков, в особенности многолетних, являющихся **резерваторами** многих вирусов, поражающих культурные растения; пространственная и сезонная изоляция от посевов других культур, способных

поражаться вирусами, опасными для данной культуры. Сюда относят и удаление остатков растений с полей после сбора урожая, меры предосторожности при работе с растениями (особенно в теплицах), исключение перезаражение растений при механическом контакте с зараженным инструментом и одеждой.

Борьба с переносчиками должна проводиться как непосредственно на плантациях, так и вне их прямыми и косвенными методами, т. е. с применением инсектицидов, приемов пространственной изоляции, защитных полос из других видов растений, цветковых ловушек, загущенных посевов, оптимальных сроков посевов и вегетации, снижающих заселенность посевов переносчиками и т. п.

Выведение устойчивых и толерантных сортов растений. Наряду с традиционными методами селекции устойчивых против вирусов сортов в настоящее время предпринимаются обнадеживающие попытки получения таких форм растений на основе методов генной инженерии.

Перекрестная защита (иммунизация). Это понятие подразумевает защиту растений от вирулентных штаммов вирусов путем предварительного заражения их авирулентным (слабым) штаммом этого же вируса. Этот метод целесообразно применять в контролируемых условиях защищенного грунта, поскольку в полевых условиях могут произойти непредвиденные случайные усиления вирулентности слабого штамма вируса, инфицирование этим штаммом других видов или сортов культурных растений, более восприимчивых к нему, либо заражение «иммунизированных» растений другим неродственным вирусом, комбинация с которым может вызвать усиление инфекции. [1, 10, 19, 41, 44, 86, 142, 151]

КЛАССИФИКАЦИЯ И НОМЕНКЛАТУРА ВИРУСОВ РАСТЕНИЙ

Классификация вирусов растений основывается на изучении свойств конкретных вирусных изолятов и их сравнении со свойствами других изолятов.

Под изолятом вируса понимают индивидуальную однородную популяцию вируса, выделенную из какого-либо источника и получаемую в результате клонирования путем серии последовательных пассажей через подходящее индикаторное растение. Вирусные изоляты, не отличающиеся по свойствам, относят к одному штамму вируса; изоляты, отличающиеся незначительно по некоторым свойствам, считают штаммами одного и того же «вида» вируса.

Вирусы растений, которые имеют много подобных свойств, составляют «группу» вирусов.

Для классификации вирусов наиболее важными являются такие генетически стабильные признаки, как тип нуклеиновой кислоты, количество ее нитей и фрагментов, характер распределения фрагментов генома в вирионах, особенности концевой структуры молекул нуклеиновой кислоты, количество и мол. масса полипептидов вириона, морфология вирусных частиц — размер, форма, тип симметрии; гидродинамические свойства вирусных частиц; антигенность и особенности серологических тестов с антисыворотками определенного типа; способы передачи и отношение к переносчикам; круг растений-хозяев и характер симптомов на них, в том числе гистологические и цитологические изменения в растении.

На основании сравнительного анализа свойств вирусов растений они объединены в 26 групп согласно классификации вирусов, принятой Международным комитетом по таксономии вирусов Международного

Союза микробиологических обществ (МКТВ МСМО). Некоторые вирусы растений отнесены к семейству *Rhabdoviridae* (2 подгруппы) и семейству *Reoviridae* (выделены в виде родов *Phytoreovirus* и *Fijivirus*) на основании их сходства с вирусами человека и животных, формирующих в основном состав этих семейств.

Группы вирусов растений неоднородны по составу, и некоторые из них представлены только одним членом.

Таксономия вирусов растений в ее современном состоянии не является естественной.

Номенклатура. Названия вирусов растений, несмотря на многочисленные, но не получившие поддержки попытки придать им международный латинизированный вид, до настоящего времени остаются тривиальными, т. е. образованными при первоначальном выделении и описании вируса главным образом в соответствии с внешними симптомами заболевания: «вирус табачной мозаики», «вирус мозаики люцерны», «вирус желтой карликовости ячменя», «вирус кольцевой лятности табака» и т. п. В силу исторических причин и преобладания англоязычной вирусологической литературы, в международной практике наряду с национальными вариантами названий вирусов растений в качестве международных названий используются английские названия вирусов (*tobacco mosaic virus*, *alfalfa mosaic virus*, *barley yellow dwarf virus*, *tobacco ringspot virus*). Эта практика фактически одобрена МКТВ МСМО, поэтому в настоящем издании русские названия (которые в ряде случаев являются дословными переводами с английского) лишь дополняют английские названия вирусов растений.

В справочнике дана характеристика типичных представителей каждой группы (рода) и вирусов, имеющих значение для СССР. В текстовой части указано только количество возможных представителей каждой группы. Полностью они приведены в указателях русских и международных названий вирусов.

ДНК-содержащие вирусы

ВИРУСЫ, СОДЕРЖАЩИЕ ДВУХНИТЕВУЮ ДНК

Группа вируса мозаики цветной капусты

Международное название: **Каулимовирусы (*Caulimovirus*)**. Название группы происходит от начальных слогов английского названия типичного представителя группы — *cauliflower mosaic virus* — вирус.

Изометрические частицы диам. 50 нм.

Геном представлен одной молекулой кольцевой днДНК.

Единственный покровный полипептид с мол. массой $42 \cdot 10^3$. Липиды в составе вирионов не обнаружены. Физико-химические свойства: мол. масса $22,8 \cdot 10^6$; $S_{20,w}$ 208; плавучая плотность в CsCl $1,37 \text{ г/см}^3$; частицы очень стабильны.

Сильные иммуногены. Вирусные частицы накапливаются в виде крупных электронно-плотных включений в цитоплазме. Круг растений-хозяев узок и ограничен в основном представителями семейства крестоцветных.

Вирусы передаются посредством тлей неперсистентным и полуперсистентным путями и механической инокуляцией сока экспериментально.

Представители группы: *Cauliflower mosaic virus* — вирус мозаики цветной капусты (типичный член); *Carnation etched ring virus* — вирус гравированных колец гвоздики; *Dahlia mosaic virus* — вирус

мозаики георгины; Figwort mosaic virus — вирус мозаики норичника; Horseradish latent virus — латентный вирус хрена; Mirabilis mosaic virus — вирус мозаики мирабилиса; Strawberry vein banding virus — вирус окаймления жилок земляники. Группа включает 5 возможных членов. [103, 118, 142]

Cauliflower mosaic virus — Вирус мозаики цветной капусты

Изометрические частицы диам. 50 нм (рис. 4.1).

В естественных условиях заражает многие виды крестоцветных. В эксперименте некоторые штаммы вируса заражают также растения из семейства пасленовых.

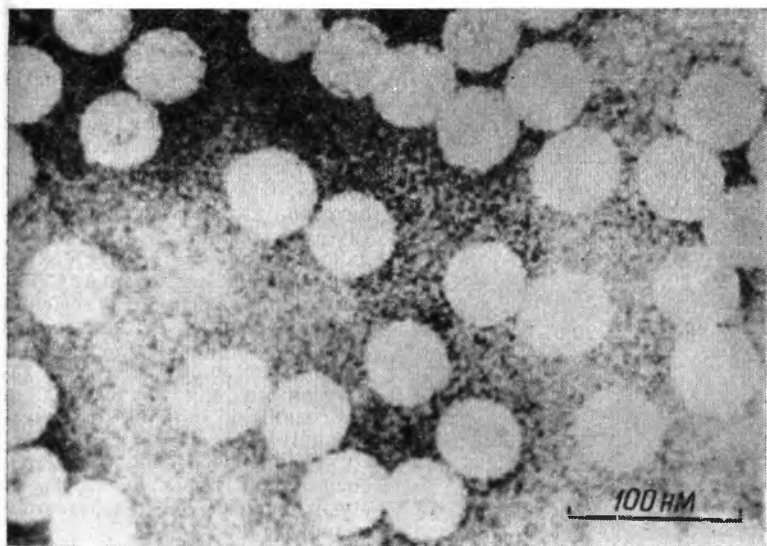


Рис. 4.1. Частицы вируса мозаики цветной капусты

Симптомы проявляются сначала в виде хлоротического пожелтения жилок на молодых листьях, которое затем сопровождается хлоротической пятнистостью при развитии листьев (рис. 4.2). Иногда вирус вызывает скручивание листьев краями вниз, их искривление, пузырчатость, задержку роста и гибель растения. Штамм, инфекционный для дурмана, вызывает на его листьях системную желтую крапчатость.

Большинство штаммов образуют в клетках эпидермиса листьев тела включения, которые при окраске флоксином видны в световом микроскопе в виде компактных сферических или эллипсоидальных масс размером в несколько мкм.

Переносится тлями *Myzus persicae*, *Brevicoryne brassicae* непersistентным способом. Передача семенами не выявлена; легко передается механически.

ТТИ составляет 80 °С, ПРС — 10⁻³, ПСИ — 6—8 сут.

Распространение: во всех районах мира с умеренным климатом, в том числе в СССР.

Методы диагностики: 1. Заражение растений-хозяев вируса (род *Brassica*). 2. Световая и электронная микроскопия препаратов инфи-

цированных растений. 3. Передача вируса тлями непersistентным способом. 4. Серологический.

Меры борьбы: 1. Выбраковка больной рассады и растений. 2. Применение афицидов. 3. Использование устойчивых сортов. [10, 87, 151]

Carnation etched ring virus — Вирус кольцевой гравировки гвоздики
Изометрические частицы диам. 47—50 нм.

В естественных условиях вирус обнаружен только на гвоздике (*Dianthus caryophyllus*). Вызывает появление некротических крапинок, колец и штрихов на листьях, однако часто (при температуре выращивания растений выше 20—22 °C), симптомы не проявляются, либо имеют вид слабой гравировки.

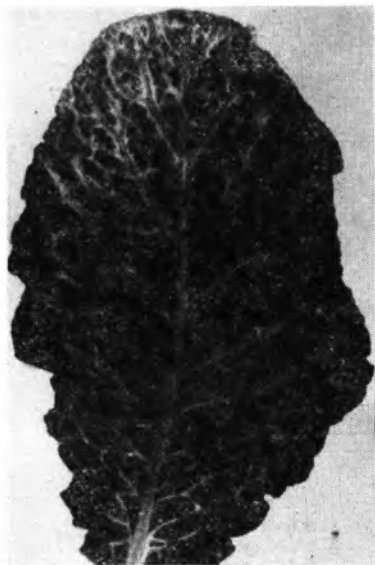


Рис. 4.2. Симптомы вируса мозаики цветной капусты на листе капусты

В эксперименте может переноситься механической инокуляцией сока на смолевку (*Silene armeria*, мыльнянку (*Saponaria vaccaria*) и гвоздику (*D. barbatus*). На листьях смолевки через 2—3 нед. после инокуляции появляются слабые некротические штрихи и кольца, на мыльнянке — концентрические красные кольца, некротические пятна, желтые пятна, линии и кольца (на листьях) и укорачивание междоузлий. Симптомы здесь зависят от освещения и температуры. В эпидермисе листьев мыльнянки (*S. vaccaria*) содержится много клеток с характерными для вируса телами включений в отличие от *D. caryophyllus*.

В природе распространяются посредством тлей, в частности *Myzus persicae*. Легко передаются механически.

Распространение: широкое, в том числе в СССР.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Серологические тесты. 3. Способы передачи тлями. 4. Электронная микроскопия.

Меры борьбы: 1. Получение безвирусных клонов гвоздики и использование оздоровленного материала. 2. Борьба с тлями — переносчиками вирусов. [10, 21, 135, 153]

Dahlia mosaic virus — Вирус мозаики георгины

Изометрические частицы диам. 48—50 нм.

Вирус обнаружен только на георгинах, хотя в эксперименте может быть перенесен на ряд видов семейств сложноцветных и пасленовых, маревых и щирцевых механической инокуляцией сока георгин.

Симптомы на разных сортах георгин проявляются по-разному: чаще всего в виде пожелтения участков листа вдоль жилок, иногда асимметрии роста половинок листа и пузырчатости листьев. На некоторых сортах происходит укорачивание междоузлий. Отдельные сорта являются бессимптомными носителями вируса.

Диагностическим видом является вербена. Характерный симптом — сворачивание листьев краями вниз через 10 сут после инокуляции;

позже появляется посветление жилок, а спустя 1 мес. — желтые участки вдоль жилок.

Цинния изящная реагирует на вирус карликовостью с заметным закручиванием листьев вниз; агератум — хлоротичными некрозами и системным хлорозом жилок и листьев; щирца хвостатая — хлоротичными некрозами и системной пятнистостью листьев. В эпидермисе листьев георгины вирус образует внутриклеточные включения.

В природе распространяется непersistентным способом тлями *Myzus persicae*, *Aphis fabae*, *Macrosiphum euphorbiae*. Передается механически.

Распространение: повсеместно, в том числе в СССР.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Электронная микроскопия вирионов и включений. 3. Световая микроскопия включений.

Меры борьбы: 1. Выбраковка больных растений. 2. Применение афидидов против переносчика вируса. 3. Использование устойчивых сортов. [19, 70, 153]

ВИРУСЫ, СОДЕРЖАЩИЕ ОДНОНИТЕВУЮ ДНК

Группа вируса полосатости кукурузы

Международное название Геминивирусы (*Geminivirus*).

Название группы происходит от латинского слова *geminī* (близнецы), указывающего на характерный вид sdвоенных частиц.

Сдвоенные частицы, 18×20 нм, содержащие 2 неполных икосаэдра с 22 общими капсомерами (рис. 4.3). Геном представлен одной или двумя молекулами кольцевой он (+) ДНК мол. массой $(7-8) \cdot 10^5$. Единственный полипептид оболочки мол. массой $(28-34) \cdot 10^3$. Липиды и углеводы не обнаружены. Физико-химические свойства: $S_{20,w} 70$.

Сильные иммуногены.

Вирусные частицы аккумулируются в ядре, образуя крупные агрегаты.

Поражают растения из разных семейств, но каждый вирус имеет узкий круг растений-хозяев.

Вирусы переносятся цикадками *Cicadulina mbila*, *Circulifer tenellus*, или белокрылками *Bemisia tabaci*, *Orosius argentatus* персистентным путем. Геминивирусы, передающиеся белокрылками, инфицируют только двудольные растения и содержат в составе вириона две молекулы ДНК, обозначаемые ДНК-1 и ДНК-2, тогда как геминивирусы, передающиеся цикадками, инфицируют либо однодольные, либо двудольные растения и имеют геном, представленный одной молекулой ДНК. Некоторые вирусы передаются механической инокуляцией сока.

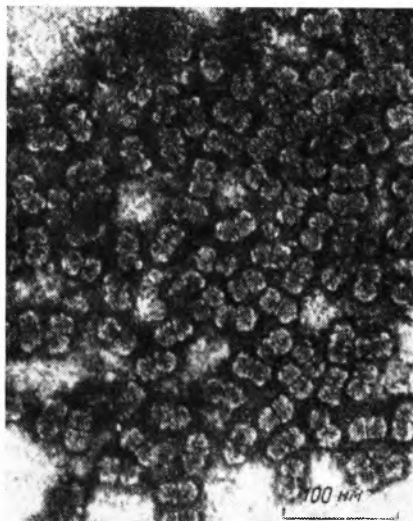


Рис. 4.3. Частицы вируса полосатости кукурузы

Представители группы: Maize streak virus — вирус полосатости кукурузы (типичный член); Bean golden mosaic virus — вирус золотистой мозаики фасоли; Beet curly top virus — вирус курчавости верхушки свеклы; Cassava latent virus — African cassava mosaic virus — латентный вирус маниока; Chloris striate mosaic virus — вирус штриховатой мозаики хлорис; Euphorbia mosaic virus — вирус мозаики молочая; Mungbean yellow mosaic virus — вирус желтой мозаики маша; Tobacco leafcurl virus — вирус курчавости листьев табака; Tomato yellow dwarf virus — вирус желтой карликовости томатов; Tobacco yellow dwarf virus (bean summer death virus) — вирус желтой карликовости табака (вирус летнего отмирания фасоли); Tomato yellow leafcurl virus — вирус желтой курчавости листьев томатов; Tomato golden mosaic virus — вирус золотистой мозаики томата (син. Tomato yellow mosaic virus); Wheat dwarf virus — вирус карликовости пшеницы. Группа включает 8 возможных членов. [63, 75, 87, 109, 142]

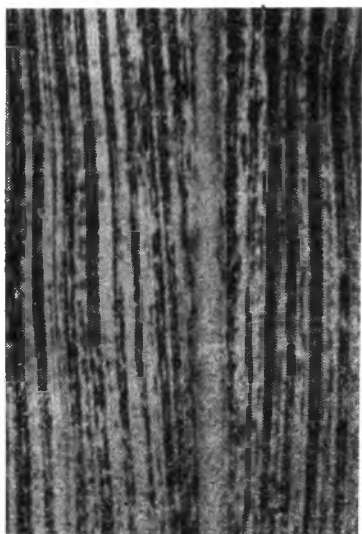


Рис. 4.4. Симптомы вируса полосатости мозаики кукурузы на листе кукурузы

Maize streak virus — Вирус полосатости кукурузы
На кукурузе вирус вызывает хлоротическую испещренность или полосатость листьев (рис. 4.4). Накапливается в ядрах растений. Некоторые изоляты можно перенести на сахарный тростник и просо.

Переносится цикадкой *Cicadula mbila*, но не передается соком.

Распространение: повсеместно на посевах кукурузы в Африке и Азии (Индия).

Методы диагностики: 1. Передача вируса цикадкой на растение-индикаторы. 2. Электронная микроскопия.

Меры борьбы: 1. Использование инсектицидов против переносчика вируса, уничтожение резервуаров переносчика, применение сроков и схем посева, снижающих его распространение. 2. Посев устойчивыми сортами. 3. Карантинные мероприятия. [87]

РНК-содержащие вирусы

ВИРУСЫ, СОДЕРЖАЩИЕ ДВУХНИТЕВУЮ РНК

Семейство Reoviridae — Реовирусы

Род Phytoreovirus — Фитореовирусы

Частицы икосаэдрической, заметно угловатой формы. Вирус раневых опухолей клевера имеет наружный аморфный слой, состоящий из двух полипептидов, наружный слой из отчетливых капсомеров и глад-

кую сердцевину около 58 нм в диам., образованную тремя полипептидами (с мол. массой (58, 118 и 160) · 10³).

Вирусные частицы содержат 12 фрагментов днРНК с мол. массой (0,3—3,0) · 10⁶, с общей мол. массой 16 · 10⁶, 22 % массы вируса. Молярная доля Г + Ц 38—44 %.

Семь полипептидов с мол. массой (35—160) · 10³ (78 % массы вируса).

Физико-химические свойства: мол. масса 65 · 10⁶, S_{20,w} 510.

Реплицируются в цитоплазматической вироплазме. Переносятся цикадками *Agallia*, *Agalliopsis*, *Nephotettix* персистентным способом. Цикадки сохраняют способность передавать вирус в течение всей жизни. Вирусы передаются потомству цикадок трансвариально (через яйцеклетки).

Представители рода: *Wound tumor virus* — вирус раневых опухолей клевера (типичный член); *Rice dwarf virus* — вирус карликовости риса. [86, 87, 103, 121, 142]

Род *Fijivirus* — Фидживирусы

Вирусные частицы икосаэдрические. Имеют 12 наружных выступов диам. 11 нм и дл. 8—16 нм. Вирусные частицы содержат 10 фрагментов днРНК с мол. массой (1,0 — 2,9) · 10⁶ и общей мол. массой (18—20) · 10⁶.

Белковый компонент для вируса болезни Фиджи неизвестен. Для вируса шероховатой карликовости кукурузы представлен 7 полипептидами с мол. массой (64—139) · 10³.

Физико-химические свойства: не установлены.

Реплицируются в цитоплазматических вироплазмах. Круг растений-хозяев включает цветковые растения, принадлежащие к семейству злаковых. Насекомыми-хозяевами являются цикадки семейства *Delphacidae*. В природе переносятся только цикадками этого семейства (*Laodelphax*, *Javesella*, *Delphacodes*, *Sogatella*, *Perkinsiella*, *Unkanodes*) персистентным способом.

Период приобретения вируса — 4 ч; латентный период около двух недель. Способность передавать вирус насекомыми растениям сохраняется всю жизнь.

Представители рода: *Fiji disease virus* — вирус болезни Фиджи (типичный член).

Группа I (серологически родственны)

Cereal tillering disease virus — вирус болезни кушения злаков; *Maize rough dwarf virus* — вирус шероховатой карликовости кукурузы; *Pangola stunt virus* — вирус карликовости панголы; *Rice black streaked dwarf virus* — вирус черно-полосатой карликовости риса.

Группа II

Fiji disease virus — вирус болезни Фиджи.

Группа III (серологически родственны)

Arrhenatherum blue dwarf virus — вирус голубой карликовости арренатерума; *Lolium enation virus* — вирус энаций райграсса; *Oat sterile dwarf virus* — вирус стерильной карликовости овса. [86, 103, 121, 142]

Clover wound tumor virus — Вирус раневых опухолей клевера

Икосаэдрические частицы диам. 70 нм.

Экспериментально инфицирует смолку широколистую, пиретрум, донник белый, клевер пурпурный, лобелию садовую и др.

На клевере наблюдается разрастание жилок до листовидных выростов. Развитие деревянистых опухолей наблюдается на корнях, иногда и на стеблях больных растений.

Передается цикадками *Agallia constricta*, *A. quadripunctata*, *A. novella* персистентным способом. Инкубационный период в насекомых 12—14 сут при 25—30 °С и 30 сут при 16—20 °С.

Распространение: ограниченное. На посевах клевера встречается чрезвычайно редко.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. Индикаторное растение — табак сорта Вирджиния. На больных растениях нижние листья бывают внешне нормальными, верхние — укороченными. Растения плохо растут. На корнях образуется большое количество опухолей. Если срезать часть инфицированного растения, на поверхности среза вновь образуются опухоли.

Меры борьбы: не разработаны. [10, 48, 61, 151]

Fiji disease virus — Вирус болезни Фиджи

Полиэдрические частицы диам. 70 нм.

Поражает сахарный тростник. Монофаг. Одним из основных симптомов болезни является развитие на нижней поверхности листа удлиненных опухолей или галлов. В результате ненормального развития тканей галлы располагаются вдоль крупных жилок или сосудистых пучков. Сходным образом галлы возникают и в сосудистых пучках стебля, где их можно обнаружить, расщепля пораженный побег. Наиболее ярко выраженным симптомом болезни Фиджи, хорошо заметным в полевых условиях, является укорочение или скручивание последних развивающихся листьев.

Передается цикадками *Perkinsiella saccharicida* и *P. vastatrix*.

Взрослые особи *P. saccharicida* не могут приобрести вирус, а инфицируются через нимфы при питании на больных растениях сахарного тростника.

Распространение: впервые заболевание зарегистрировано на островах Фиджи. Встречается в Новом Южном Уэльсе, на Яве, на Филиппинских островах и Новой Гвинее.

Методы диагностики: 1. Электронная микроскопия. 2. Серологический.

Меры борьбы: 1. Борьба с переносчиками. 2. Выведение устойчивых сортов. [119]

ВИРУСЫ, СОДЕРЖАЩИЕ ОДНОНИТЕВУЮ РНК

Семейство *Rhabdoviridae** — Рабдовирусы

Название семейства происходит от греческого слова «rhabdos», означающего «палочка».

Бацилловидные или пулевидные частицы дл. 130—430 нм и шир. 40—95 нм (рис. 4.5).

Геном представлен одной молекулой неинфекционной онРНК с мол. массой $4 \cdot 10^6$, 1—2 % массы вируса.

В вирионе содержится несколько белков; из них 4—5 основных, обозначаемых *L*, *G*, *N*, *NS* и *M*.

В составе вируса выявлены липиды и углеводы, содержание которых зависит от типа клетки хозяина.

В зависимости от места сборки в клетке и состава белков различают две подгруппы рабдовирусов растений — А и В. Вирусы подгруппы А созревают и накапливаются в цитоплазме, их внешняя оболочка образуется из мембраны эндоплазматического ретикулума; в оболочке со-

* В семейство *Rhabdoviridae* входят также роды *Vesiculovirus* (вирусы группы везикулярного стоматита) и *Lyssavirus* (вирусы группы бешенства), объединяющие вирусы, инфекционные для животных и человека.

держат белок *M* (мол. масса $(145-170) \cdot 10^3$). По этим свойствам подобны вирусам рода *Vesiculovirus*.

Вирусы подгруппы В почкуются на внутренней мембране ядерной оболочки и накапливаются в перинуклеарном пространстве; в оболочке имеют белки *M1* (мол. масса $(27-44) \cdot 10^3$) и *M2* (мол. масса $(21-39) \cdot 10^3$); по этим свойствам подобны вирусам рода *Lissavirus*. Вирусы обеих групп имеют белки *G* (мол. масса $(71-93) \cdot 10^3$) и *N* (мол. масса $(55-60) \cdot 10^3$). Третья группа представлена вирусами с частицами без внешней оболочки (35 нм шир. и 100—120 нм дл.). Они обычно связаны с ядром клеток и напоминают нуклеокапсиды рабдовирусов. Их считают возможными членами группы. Некоторые рабдовирусы

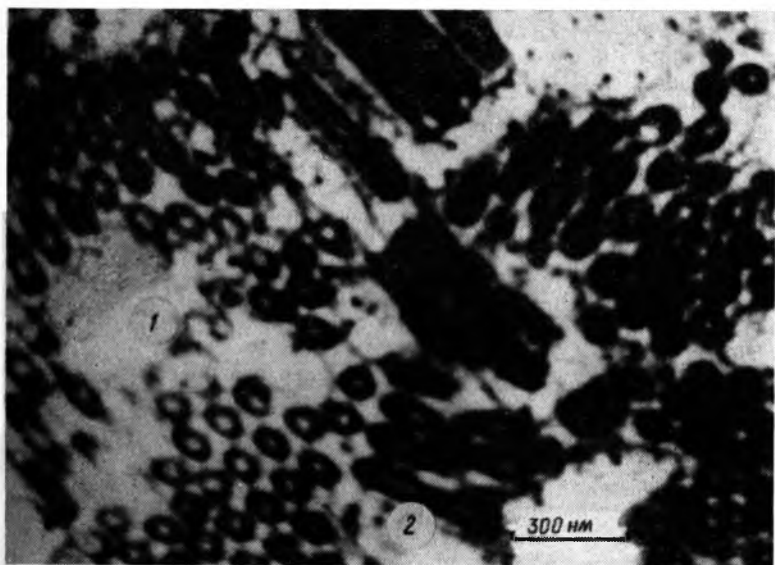


Рис. 4.5. Поперечный (1) и продольный (2) срез вирионов рабдовирусов растений

растений передаются соком, все легко инактивируются при комнатной температуре.

Обычно имеют узкий круг растений-хозяев. Размножаются в тлях и цикадках-переносчиках.

Представители семейства:

Подгруппа А. Lettuce necrotic yellow virus — вирус некротической желтухи латука; (типичный член) Broccoli necrotic yellows virus — вирус некротической желтухи брокколи; Wheat striate mosaic virus — вирус полосатой мозаики пшеницы.

Подгруппа В. Potato yellow dwarf virus — вирус желтой карликовости картофеля (типичный член); Eggplant mottled dwarf virus — вирус крапчатой карликовости баклажана; Sonchus yellow net virus — вирус желтой сетчатости осота; Sowthistle yellow vein virus — вирус желтухи жилок осота. Возможные члены (перечислены в соответствии с типом переносчика):

Переносимые тлями: *Carrot latent virus* — латентный вирус моркови; *Lucerne enation virus* — вирус энаций люцерны; *Parsley latent virus* — латентный вирус петрушки; *Raspberry vein chlorosis virus* — вирус хлороза жилок малины; *Strawberry crinkle virus* — вирус морщинистости земляники.

Переносимые цикадками: *Barley yellow striate mosaic virus (cereal striate virus)* — вирус желтой полосатой мозаики ячменя (полосатость злаков); *Cereal chlorotic mottle virus* — вирус хлоротической крапчатости злаков; *Digitaria striate virus* — вирус полосатости дигитарии; *Finger millet mosaic virus* — вирус мозаики элевзины; *Maize mosaic virus* — вирус мозаики кукурузы; *Northern cereal mosaic virus* — вирус северной мозаики злаков; *Oat striate virus* — вирус полосатости овса; *Rice transitory yellowing virus* — вирус временного пожелтения риса; *Russian winter wheat mosaic virus* — вирус русской мозаики озимой пшеницы; *Sorghum stunt mosaic virus* — вирус карликовой мозаики сорго; *Wheat chlorotic streak virus* — вирус хлоротической штриховатости пшеницы.

Переносимые кружевным клопом: *Beet leaf curl virus* — вирус курчавости листьев свеклы.

Переносимые клещом: *Coffee ringspot virus* — вирус кольцевой пятнистости кофейного дерева.

Переносчик неизвестен: *Chrysanthemum frutescens virus* — вирус хризантемы; *Cow parsnip mosaic virus* — вирус мозаики борщевика; *Cynara virus* — вирус цинары; *Endive virus* — вирус эндивия; *Gomphrena virus* — вирус гоμφрены; *Melilotus latent virus* — латентный вирус донника; *Pelargonium vein clearing virus* — вирус посветления жилок пеларгонии; *Pisum virus* — вирус гороха; *Raphanus virus* — вирус редьки.

Кроме перечисленных вирусов к группе рабдовирусов растений на основании сходства морфологии вирусных частиц, обнаруженных в растениях, в качестве возможных членов отнесено около 40 вирусов, поражающих растения из различных семейств. [25, 85, 87, 142]

Potato yellow dwarf virus — Вирус желтой карликовости картофеля

Бациллоподобные частицы размером 380×75 нм. Накапливаются в перинуклеарном пространстве и в цитоплазме клеток инфицированных растений.

На картофеле вызывает хлороз листьев, ямчатый некроз стеблей и задержку роста. Клубни завязываются в незначительном количестве, часто некротизируются внутри. Клубни, собранные с больных растений, плохо прорастают, побеги отмирают до цветения; если же цветы образуются, то они некротизируются не раскрываясь. Симптомы проявляются более резко при повышенных температурах, при пониженных они маскируются.

При инокуляции сока заражает ряд растений из семейства сложноцветных: ромашку собачью, китайскую садовую астру, хризантему, цикорий дикий, рудбекию шершавую, козлородник луговой; из семейства крестоцветных: горчицу черную, пастушью сумку и ряд растений семейств бобовых, пасленовых и др.

Индикаторными растениями для вируса являются махорка, реагирующая на заражение хлоротическими местными поражениями, пятнистостью и хлорозом листьев, и табак клейкий, на листьях которого развиваются просветление жилок и мозаика.

Переносится персистентным способом цикадками *Aceratagallia sanguinolenta*, *A. lyrata*, *A. obscura*, *A. curvata*, *Agallia constricta*, *A. quadripunctata*, *Agalliopsis novella*. Наибольшее значение имеет *A. sanguinolenta*, которая развивается в основном на красном клевере. Вирус в красном клевере сохраняется в латентном состоянии, и, таким

образом, это растение является резерватом и для вируса, и для переносчика. Инкубационный период в организме *A. sanguinolenta* — 6—10 сут. Вирус размножается в организме цикадки, выявляется в гемолимфе и внутренних органах и может передаваться потомству трансовариально. Передается прививкой и механически, соком.

ТТИ в соке махорки составляет 50 °С, ПРС — 10^{-3} — 10^{-5} .

Распространение: Северная Америка, где вызывает эпифитотии на посадках картофеля и значительные потери урожая. В последние десятилетия болезнь, вызываемая этим вирусом в полевых условиях, не наблюдалась. Карантинный вирус для СССР.

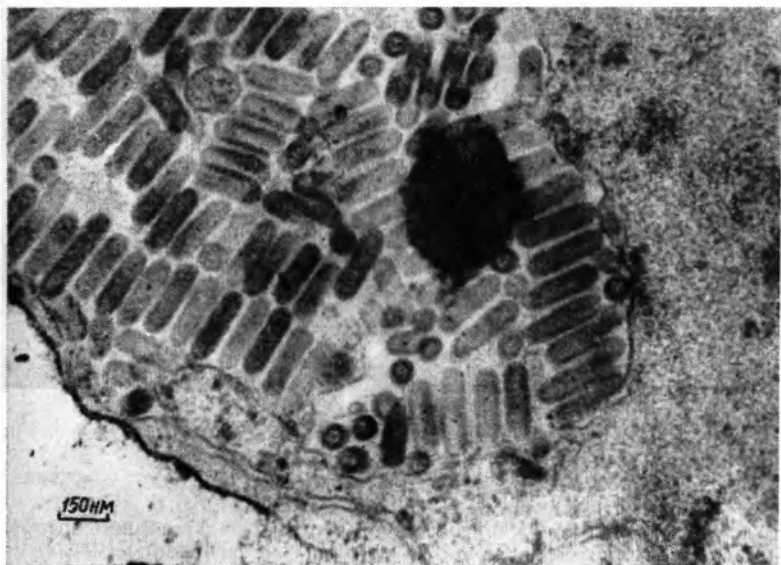


Рис. 4.6. Частицы вируса курчавой карликовости картофеля в клетке листа картофеля, УТ-срез (фото Козара Ф. Е.)

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Серологический. 3. Электронная микроскопия.

Меры борьбы: 1. Карантинные мероприятия. 2. Комплекс мер по уничтожению переносчиков вируса, выбраковка больных растений. [34, 64]

Вирус курчавой карликовости картофеля*

Бациллоподобные частицы размерами $240\text{—}280 \times 75 \pm 5$ нм (рис. 4.6). Выделенные из клетки, имеют пулевидную форму и средние размеры 140×85 нм (рис. 4.7).

Обнаружен на посадках картофеля сортов Прикульский ранний, Гатчинский, Детскосельский, Черниговчанка, Новинка, Бородинский в УССР и БССР. Симптомы поражения проявляются особенно четко на вторично инфицированных растениях картофеля в жаркую погоду в виде сильной курчавости верхушечных листьев, их измельченности и

* Английское название вируса не приводится, поскольку вирус описан только в СССР и не представлен в Международный комитет по таксономии вирусов.

скручивания в различных направлениях, розеточности верхушек побегов, отставания роста растений. Урожай клубней незначителен. Клубни плохо прорастают при посадке в связи с развивающимся некрозом глазков и отмиранием почек.

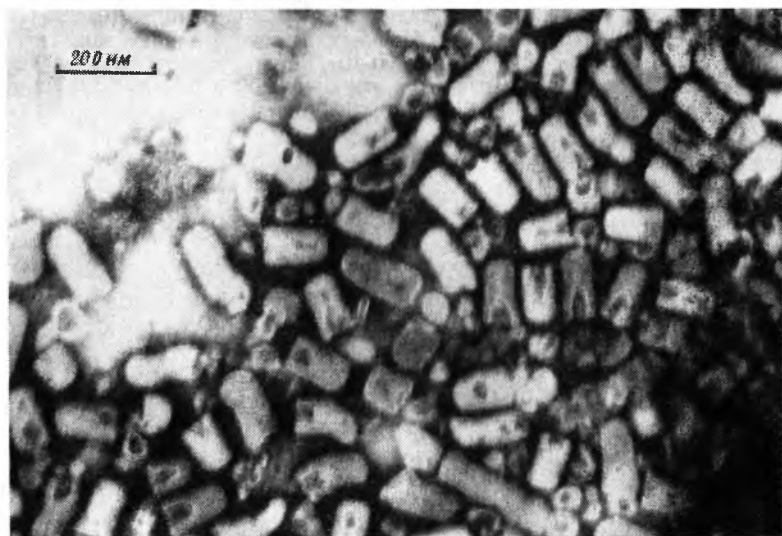


Рис. 4.7. Частицы вируса курчавой крапчатости картофеля в очищенном препарате (фото Козара Ф. Е.)

Вирус выявлен также на естественно зараженных растениях осота.

Переносчик вируса неизвестен. Вирус передается на картофель прививкой, уколом, однако с трудом передается механической инокуляцией сока. На инокулированных листьях махорки (*Nicotiana glauca*) вирус вызывает образование желтых локальных поражений (рис. 4.8) через 2—3 нед., а на вновь отрастающих листьях — резкое системное посветление жилок.

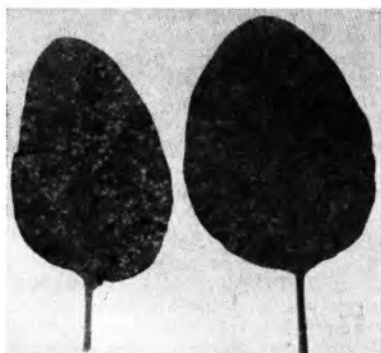


Рис. 4.8. Местные симптомы вируса курчавой карликовости картофеля на листе махорки (фото Козара Ф. Е.)

ТТ₅₀ составляет 56 °С, ПРС — 10^{-2} и ПСИ — менее 6 ч. При 4 °С в листьях сохраняет инфекционность в течение 7 сут, а в очищенных препаратах — до 4 сут.

Распространение: выявлен и описан только на Украине и в Белоруссии.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Серологический. 3. Электронная микроскопия.

Меры борьбы: не разработаны. [18, 22]

Raspberry vein chlorosis virus — Вирус хлороза жилок малины

Бациллоподобные частицы размерами 430×65 нм.

Формируются и накапливаются в цитоплазме.

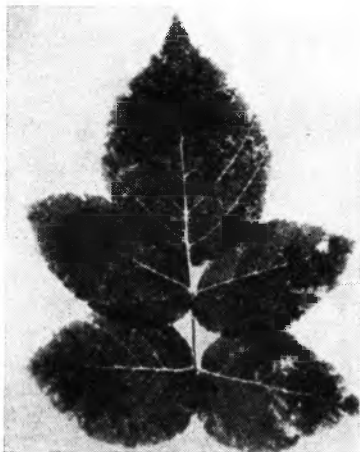
Заражает растения из семейства розоцветных — малину, землянику. На листьях малины сорта Норфолк Джиант вызывает рассеянную желтую пятнистость на участках листьев около вторичных жилок и по периферии листьев (рис. 4.9). На многих сортах симптомы незаметны.

Переносится тлями *Aphis idaei*, передается прививками.

Распространение: во всех районах культивирования малины. Благодаря широкому обмену материалом для вегетативного размножения выявлен в Европе, Северной Америке, Новой Зеландии.

Меры диагностики: 1. Биотестирование на индикаторном сорте малины Норфолк Джиант. 2. Электронная микроскопия.

Меры борьбы: выбраковка больных растений и борьба с тлей. [122]



**Группа вируса
пятнистого увядания
томатов
(Tomato spotted wilt
virus group)**

Рис. 4.9. Симптомы вируса хлороза жилок малины на листе малины сорта Норфолк Джиант

Сферические частицы диам. 82 нм с суперкапсидом, электронно-плотной наружной оболочкой и двойным слоем липидов. Нуклеиновая кислота представлена положительно-геномной онРНК. Вероятно, четыре различных молекулы с мол. массой $(2,6, 1,9, 1,7 \text{ и } 1,3) \cdot 10^6$.

Четыре основных полипептида с мол. массой $(27,52, 58 \text{ и } 78) \cdot 10^3$ и три минорных белка. Один из них (мол. массой $2 \cdot 10^3$) локализован в суперкапсиде. Липиды находятся в оболочке (суперкапсиде), составляющей около 20 % массы вирусной частицы. 1 минорный белок и все 4 основных структурных белка гликозилированы.

Физико-химические свойства: $S_{20,w} 560$, плотность в сахарозе $1,21 \text{ г/см}^3$. Вирус очень быстро инактивируется в неочищенном соке.

Слабые иммуногены. В цитоплазме зараженных клеток наблюдаются зернистые включения. Характерен очень широкий круг растений-хозяев. Передается трипсами персистентным способом; приобретается только личинками. Легко передается экспериментально инокуляцией сока.

Представители (монотипная группа): Tomato spotted wilt virus — вирус пятнистого увядания томатов. [147]

Tomato spotted wilt virus — Вирус пятнистого увядания томатов
Крупный сферический вирус. Вирионы бывают разного размера (50—80—120 нм), имеют двойную мембрану. В онтогенезе образуются сложные, комплексные вирионы, в состав которых входит 2—4 простых вириона диам. 27 нм (рис. 4.10).

Специализация вируса выражена слабо. Он поражает широкий круг однодольных и двудольных растений. К 1968 г. было известно

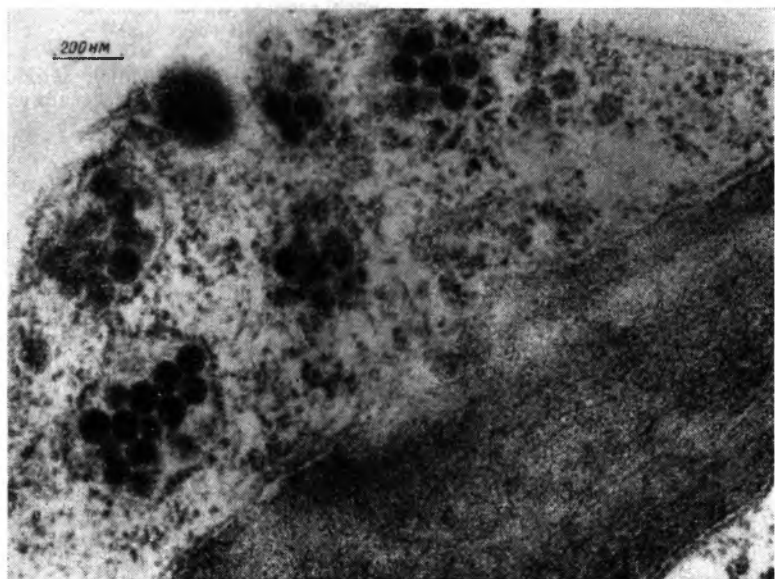


Рис. 4.10. Частицы вируса пятнистого увядания томатов, УТ-срез (фото Колесник Л. В.)



Рис. 4.11. Симптомы вируса пятнистого увядания томатов на табаке (фото Коваленко А. Г.)

157 двудольных и 6 однодольных поражаемых видов из 29 и 5 семейств соответственно. Из пасленовых культур поражает табак (рис. 4.11), картофель и овощные пасленовые (томаты, перец, баклажаны), из бобовых культур — люпин, горох, фасоль, коровий горох. В Индии вызывает потери арахиса. К вирусу чувствительны виды из семейства сложноцветных: георгина, хризантема, гербера, цинния, календула, салат-латук, многочисленные сорные растения.

Типичными симптомами являются разноцветные (определенный цвет характерен для соответствующих растений) кольца, бронзовый «загар», некротические пятна, а также системная некротизация растений.

У георгины наблюдаются симптомы двух типов: хорошо заметная мозаичная крапчатость, или концентрические кольца и волнистые линии на листьях (рис. 4.12). Георгина является одним из основных хозяев вируса, с его клубнями вирус заносится в новые районы.

Один из вредоноснейших вирусов. В теплицах может полностью уничтожить урожай томатов, на табаке заболевание нередко принимает характер эпифитотий.

Передается несколькими видами трипсов (Thysanoptera) — *Thrips tabaci*, *Frankliniella schultzei*, *F. occidentalis*, *F. fusae*. Инкубационный период продолжается 5—9 сут. Первично инфицируются только личинки. Взрослые особи не способны заражать здоровые растения. Передавать вирус могут личинки и имаго, которые развиваются из инфицированных личинок. Трипсы могут быть резерваторами зимой. Растениями-резерваторами являются гулявник и георгин.

ТТИ составляет 42—48 °С. ПРС — 10⁻⁵, ПСИ — 5 — 6 ч при . к. т.

Распространение: во многих странах. В СССР зарегистрирован на юге, в частности в Грузии. В СССР получил название вирус бронзовости томатов.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Электронная микроскопия. 3. Метод внутриклеточных включений.

Меры борьбы: 1. Пространственная изоляция посадок томатов от посадок георгин — резерваторов вируса, а также от посадок лука, являющихся местом резервата табачного трипса. 2. Преимущественное выращивание ранних сортов томатов в хозяйствах с широким распространением заболевания. 3. Борьба с сорняками — резерваторами инфекции и очагами обитания табачного трипса. 4. Выведение устойчивых сортов томатов. [59]



Рис. 4.12. Симптомы вируса пятнистого увядания томатов на георгине

Семейство *Togaviridae* — Тогавирусы

Название происходит от латинского *toga*, обозначающего покров, плащ, мантию, что подчеркивает наличие у вирусных частиц оболочки (тогавирусы).

Семейство тогавирусов подразделяется на 4 рода, представители которых поражают животных и человека. Характеристика одного из них, представленного пестивирусами (от латинского *pestis*, т. е. чума) приведена здесь в связи с тем, что в него входит вирус со сходными свойствами (вирус крапчатости моркови), изолированный из высших растений.

Сферические частицы диам. 40—70 нм с оболочкой, прилегающей к сферическому нуклеокапсиду диам. 25—35 нм.

Нуклеиновая кислота представлена одной молекулой положительно геномной онРНК с мол. массой $4 \cdot 10^6$, составляющей 5—8 % массы частицы. Белок представлен тремя-четырьмя полипептидами, один или несколько из них гликозированы.

В липопротеиновой оболочке обнаружены вирусспецифические гликопептиды.

Физико-химические свойства: $S_{20,w}$ 150—300. Плавучая плотность в CsCl 1,25 г/см³; в сахарозе 1,13—1,34 г/см³.

В членистоногих не размножаются. Представители группы: *Bovine diarrhoea virus* — вирус бычьей диареи (типичный член). Возможный представитель: *Carrot mottle virus* — вирус крапчатости моркови. [117]

***Carrot mottle virus* — Вирус крапчатости моркови**

Сферические частицы диам. 50 нм.

Кроме моркови поражает сельдерей и кориандр. Для моркови заболевание протекает бессимптомно. При совместном поражении с вирусом краснолиственности моркови вызывает пеструю карликовость. У кориандра вызывает желтую системную хлоротическую крапчатость или пожелтение с некротическими пятнами и умеренную карликовость.

ТТИ составляет 70 °C, ПРС — 10^{-3} , ПСИ — 9—21 ч.

Передается персистентно тлей *Cavariella aegorodii* Scop., в которой сохраняется и после линьки. Передается механической инокуляцией сока. Круг экспериментальных растений-хозяев включает маревые и пасленовые.

Распространение: Австралия.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Электронная микроскопия.

Меры борьбы: 1. Уничтожение тлей на посевах. 2. Изоляция от посевов других культур семейства зонтичных. [149, 150]

ВИРУСЫ С НЕПРЕРЫВНЫМ ГЕНОМОМ

Группа вируса хлоротической карликовости кукурузы (*Maize chlorotic dwarf virus group*)

Изометрические частицы диам. 30 нм (рис. 4.13); мол. масса $8,8 \cdot 10^6$; $S_{20,w}$ 183; плавучая плотность в CsCl 1,51 г/см³. Нуклеиновая кислота представлена одной молекулой (+) онРНК с мол. массой $3,2 \cdot 10^6$. Липиды и углеводы не обнаружены.

Сильные иммуногены. Круг растений-хозяев узок и ограничен видами семейства злаковых. Передача только цикадками полуперсистентным способом.

Представители группы: *Maize chlorotic dwarf virus* — вирус хлоротической карликовости кукурузы (типичный член). [87]

Maize chlorotic dwarf virus — Вирус хлоротической карликовости кукурузы

Вирус вызывает болезнь остановки роста на кукурузе. Кроме карликовости типичным симптомом вируса на кукурузе является мелкая хлоротичная полосчатость вдоль самых мелких жилок листьев («хлоротичная полосчатость третичных жилок»). Этот симптом имеет диагностическое значение.

Образует плотные гранулярные включения с изометрическими вирусными частицами и полосчатые пластинчатые включения во флоэме.

Переносится цикадкой *Graminella nigrifrons* полуперсистентным способом. Другие естественные переносчики вируса неизвестны, хотя в экспериментах он передается цикадками *Deltacephalus sonorus* и *Exitiana exitiosa*. Не передается механической инокуляцией сока.

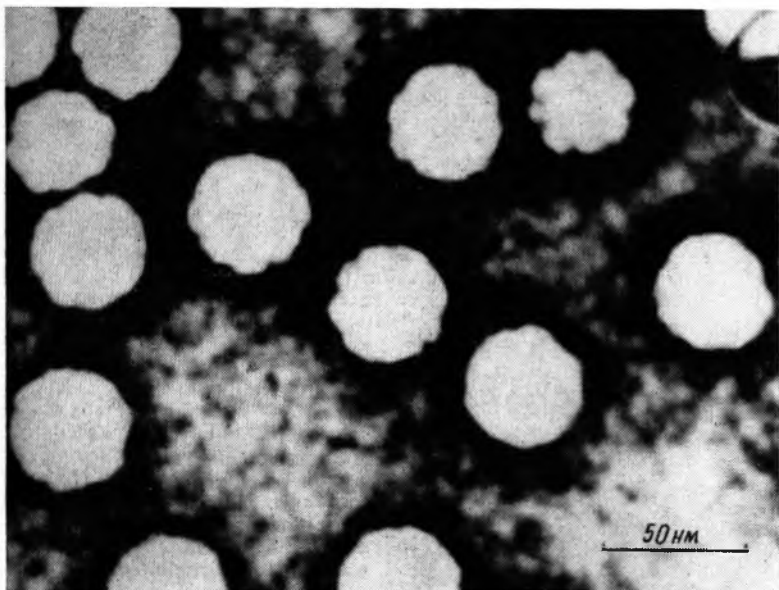


Рис. 4.13. Частицы вируса хлоротической карликовости кукурузы

К вирусу восприимчивы сорго, просо, африканское просо, пшеница, щетинник и еще ряд видов из семейства злаковых. Маис многолетних и 4 вида рода *Tripsacum* устойчивы к вирусу.

Распространение: США.

Методы диагностики: 1. Биотестирование (кукуруза). 2. Серологический.

Меры борьбы: 1. Борьба с переносчиками путем уничтожения его резерваторов, применение инсектицидов (карбофуран). 2. Использование устойчивых гибридов и сортов. 3. Ранние посевы, снижающие потери. [102, 142, 151]

Группа вируса желтой мозаики турнепса

Международное название: **Тимовирусы (Tymovirus)**. Название группы образовано начальными буквами названия типичного представителя группы — turnip yellow mosaic virus.

Частицы икосаэдрической структуры диам. 29 нм (рис 4.14) стабилизированы белок-белок взаимодействиями между 180 субъединицами, которые образуют 12 пентамеров и 20 гексамеров. Геном пред-

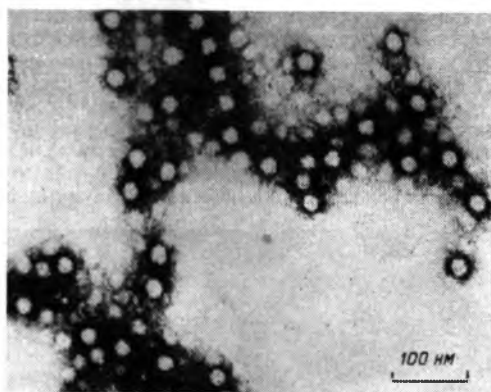


Рис. 4.14. Частицы вируса желтой мозаики турнепса

ставлен одной молекулой линейной онРНК мол. массой $2 \cdot 10^6$, которая составляет 35 % массы. В компонента вируса. Белок представлен одним полипептидом оболочки мол. массой $20 \cdot 10^3$. Липиды и углеводы не обнаружены.

Популяция вируса содержит два главных класса стабильных частиц (В и Т) с мол. массой $5,6$ и $3,6 \cdot 10^6$, плавучей плотностью в CsCl $1,42$ и $1,39$ г/см³, 115 и 54 соответственно. Только частицы В-компонента, содержащие геномную РНК, являются инфекционными. Вирус стабилен при нейтральном pH.

Тимовирусы вызывают на периферии хлоропластов мелкие колбовидные везикулы (образованные двойной мембраной), которые содержат мембраносвязанную вирусную полимеразу. Большинство членов группы вызывают слипание хлоропластов в инфицированных клетках. Круг растений-хозяев, по-видимому, ограничен двудольными растениями. Большинство вирусов группы имеют узкий круг растений-хозяев. Передаются механически и посредством жуков.

Представители группы: Turnip yellow mosaic virus — вирус желтой мозаики турнепса (типичный член); Andean potato latent virus —

латентный вирус андийского картофеля; *Belladonna mottle virus* — вирус крапчатости белладонны; *Cacao yellow mosaic virus* — вирус желтой мозаики какао; *Clitoria yellow vein virus* — вирус желтухи жилок клитории; *Desmodium yellow mottle virus* — вирус желтой крапчатости десмодиума; *Dulcamara mottle virus* — вирус крапчатости паслена горького; *Eggplant mosaic virus* — вирус мозаики баклажана; *Erysimum latent virus* — латентный вирус желтушника; *Kennedya yellow mosaic virus* — вирус желтой мозаики кеннедии; *Okra mosaic virus* — вирус мозаики баклажана; *Ononis yellow mosaic virus* — вирус желтой мозаики стальника; *Peanut yellow mottle virus* — вирус желтой

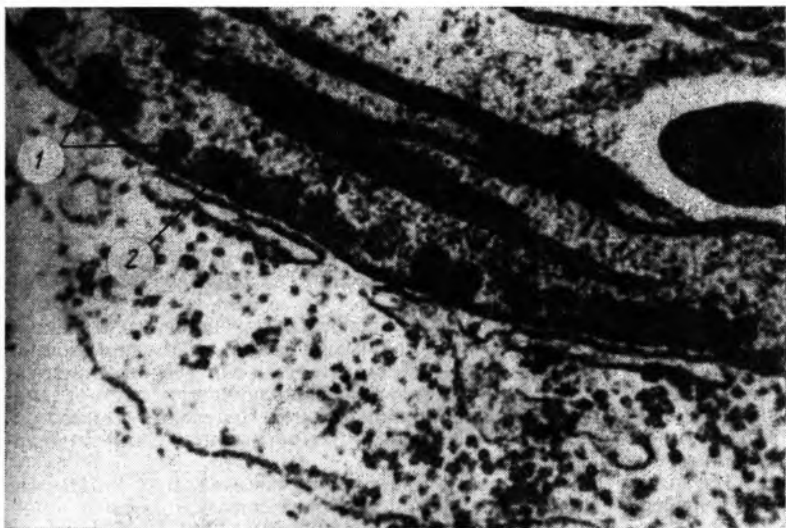


Рис. 4.16. Периферические везикулы (1) на внешней мембране хлоропласта (2) китайской капусты, инфицированной вирусом желтой мозаики турнепса (УТ-срез)

крапчатости арахиса; *Physalis mosaic virus* — вирус мозаики физалиса; *Plantago mottle virus* — вирус крапчатости подорожника; *Scrophularia mottle virus* — вирус крапчатости норичника; *Wild cucumber mosaic virus* — вирус мозаики дикого огурца. Группа включает 1 возможный член. [87, 103, 132, 142]

Turnip yellow mosaic virus — Вирус желтой мозаики турнепса

Поражает растения семейств резедовых и крестоцветных.

На растениях китайской капусты вызывает симптомы яркой желтой системной мозаики (рис. 4.15). В клетках пораженных растений вызывает образование характерных периферических везикул на внешней мембране хлоропластов (рис. 4.16), а также их вакуолизацию, слипание, фрагментацию стромы, дезинтеграцию и разбухание митохондрий. Включения в виде трубочек, образованные белковыми субъединицами вируса.

В растениях вирус накапливается в высокой концентрации (50—500 мг/л сока растения).

Передается при механическом контакте растений и жуками *Phyllotreta* и *Psylliodes* sp. Легко передается механической инокуляцией сока.

ТТИ составляет 70—75 °С, ПРС — 10^{-5} — 10^{-6} , ПСИ — несколько недель при к. т.

Сильный иммуноген.

Распространение: в странах с умеренным климатом.

Методы диагностики: 1. Биотестирование (*Brassica chinensis*).

2. Серологический. 3. Электронная микроскопия.

Меры борьбы: 1. Выбраковка больных растений и отбор здоровых семян. 2. Борьба с переносчиками вируса. [141, 151]

Andean potato latent virus — Латентный вирус андийского картофеля

Частицы диам. 30 нм. В препаратах вируса встречаются «пустые» белковые капсиды, которые аккумулируются в ядрах инфицированных клеток, как и у других тимовирусов.

Вызывает в эксперименте системную инфекцию на махорковой, дурмане, отдельных видах табака (*Nicotiana glauca*, *N. glutinosa*), петунии и латентную местную инфекцию на огурцах, томате и табаке. Не поражает китайскую капусту, фасоль, горох и тыкву, восприимчивые к другим членам группы. По этим свойствам очень сходен с вирусом мозаики баклажана. Дифференциация вирусов может быть достигнута лишь в тестах иммуноферментного анализа, при которых проявляется специфичность антисывороток. Вирус серологически родственен также другим тимовирусам, которые заражают пасленовые растения.

Некоторые изоляты вируса вызывают разрушение (фрагментацию) митохондрий. Кроме образования периферических везикул на двойной внешней мембране хлоропластов, характерных для членов этой группы, отдельные изоляты вируса вызывают появление везикул и вдавливание мембраны хлоропластов внутрь стромы. Некоторые штаммы вируса размножаются и вызывают симптомы на растениях при температуре ниже 20 °С.

Из естественных переносчиков вируса известен жук *Epitrix* sp. Легко передается механической инокуляцией сока.

Распространение: в зоне южно-американских Анд на растениях семейств пасленовых и маревых. Карантинный вирус для СССР.

Методы диагностики: 1. Серологический. 2. Электронная микроскопия. 3. Использование растений-хозяев, переносчика.

Меры борьбы: не разработаны. [131]

Группа вируса желтой карликовости ячменя

Международное название: **Лютеовирусы (Luteovirus)**. Название группы происходит от латинского слова *luteus* — желтый, что связано с симптомами пожелтения, характерными для заболеваний, вызываемых вирусами этой группы.

Изометрические частицы диам. 25—30 нм.

Геном представлен одной молекулой онРНК с мол. массой $2,0 \cdot 10^6$. Имеется один полипептид оболочки с мол. массой $24 \cdot 10^6$. Липиды и углеводы не обнаружены.

Физико-химические свойства: $S_{20,w}$ 115—127. Вирусы группы обычно устойчивы к хлороформу.

Сильные иммуногены. Большинство членов группы серологически родственны.

Лютеовирусы реплицируются во флоэмной ткани пораженных растений. Детали ультраструктурных изменений клетки существенно от-

личаются друг от друга при инфицировании разными вирусами группы. Круг растений-хозяев разных членов группы существенно отличается — одни инфицируют широкий круг однодольных растений, другие — двудольных, а третьи приурочены к более мелким группам растений.

Передача осуществляется тлями персистентным способом; но вирус, по-видимому, не реплицируется в переносчике. Не передаются механической инокуляцией сока.

Представители группы: Barley yellow dwarf virus — вирус желтой карликовости ячменя (типичный член); Beet mild yellow virus — вирус слабого пожелтения свеклы; Beet western yellow virus — вирус западной желтухи свеклы; Carrot red leaf virus — вирус краснолистности моркови; Indonesian soybean dwarf virus — вирус индонезийской карликовости сои; Legume yellows virus — вирус желтухи бобовых; Malva yellows virus — вирус желтухи просвирника; Pea leaf roll-Bean leaf roll virus — вирус скручивания листьев гороха (фасоли); Potato leaf roll virus — вирус скручивания листьев картофеля; Solanum yellows virus — вирус желтухи паслена; Soybean dwarf virus — вирус карликовости сои; Subterranean clover red leaf virus — вирус краснолистности подземного клевера; Tobacco necrotic dwarf virus — вирус некротической карликовости табака; Turnip yellows virus — вирус желтухи турнепса. Группа включает 19 возможных членов. [87, 103, 142]

Barley yellow dwarf virus — Вирус желтой карликовости ячменя

Вирус выделяется с трудом при очистке; частицы изометрические диам. 22—24 нм (рис. 4.17).

Имеет широкий круг растений-хозяев семейства злаковых (около 100 видов) во всех районах мира. Причиняет снижение урожая ячменя, овса, пшеницы, риса, кукурузы и ржи. Растения из других семейств, по-видимому, невосприимчивы к вирусу.

Все изоляты вызывают задержку роста растений-хозяев. Часто имеет место редукция кушения либо, наоборот, ее усиление (в зависимости от изолята вируса). Симптомы болезни на листьях обычно появляются через 14 сут после инфицирования на верхушках листьев и затем прогрессируют вниз по пластинке листа. До появления неправильных пятен и полос листья (ячмень, овес) часто становятся ярко-желтыми или светло-желтыми, иногда появляется ярко-красная пигментация (рис. 4.18). На листьях пшеницы наблюдаются различные оттенки желтой, красной или пурпурной окраски. Кроме того, вирус может вызывать повышенную жесткость листьев, гибель цветков (овес, ячмень, пшеница) и в результате — потерю урожая.

Передается тлями *Rhopalosiphum padi* (изолят PA), *R. maidis* (изолят PM), *Macrosiphum avenae* (изолят MA), *Schizaphis graminis* (изолят SGV) и др. Изоляты вируса специфичны по отношению к переносчику.

ТТИ составляет 65—70 °С, выдерживает замораживание и оттаивание в соке, устойчив к органическим растворителям (бутанол, хлороформ).

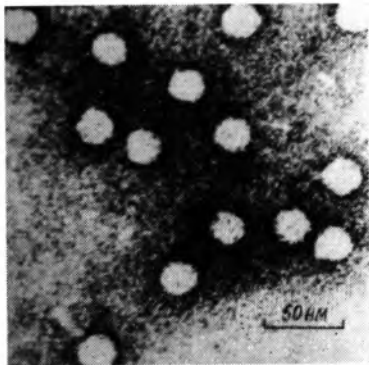


Рис. 4.17. Частицы вируса желтой карликовости ячменя

Сильный иммуноген.

Распространение: широкое.

Методы диагностики: 1. Передача тлями на растения семейства
влаговых. 2. Серологический. Электронная микроскопия.

Меры борьбы: уничтожение переносчиков и резервуаров вируса.
[10, 34, 43, 151, 157]

Beet mild yellowing virus — Вирус слабого пожелтения свеклы

Икосаэдрические частицы диам.
28 нм (рис. 4.19).

На листьях свеклы вызывает появление слабо-желтой окраски, верхушки листьев становятся оранжево-желтыми, листовая пластинка становится хрупкой. Пораженные растения более подвержены инфицированию патогенными грибами типа *Alternaria*. В естественных условиях выделяется из свеклы, пастушьей сумки, подорожника, крестовника, шпината, звездчатки, вероники. Инфекционен для ряда растений из различных семейств, главным образом маревых и сложноцветных. Не зара-

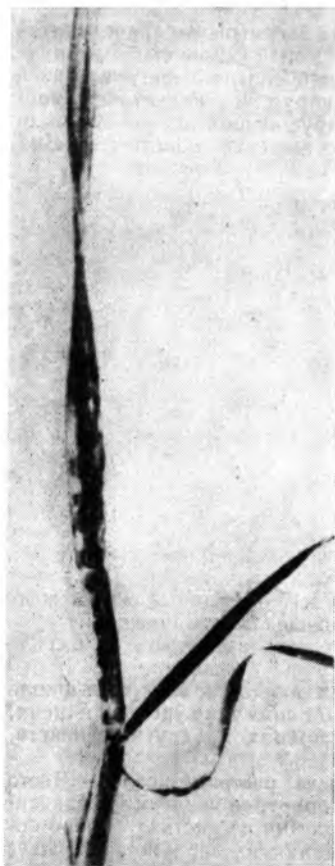


Рис. 4.18. Симптомы вируса желтой карликовости ячменя на листьях ячменя

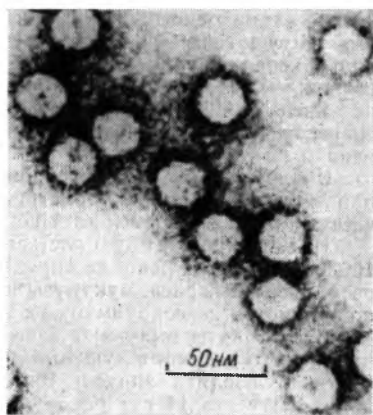


Рис. 4.19. Частицы вируса слабого пожелтения свеклы

жает капусту, редьку, есалат-латук (растения, восприимчивые к вирусам западной желтухи свеклы и к вирусу желтой мозаики турнепса).

В качестве индикаторных растений используются пастушья сумка (инфицированные растения становятся хлоротичными, отстают в росте, листья утолщаются), клеитония пронзеннолистная (покраснение краев листьев) и горчица белая (пожелтение или покраснение листьев).

Вирius переносится тлями *Myzus persicae*, *Rhopalosiphoninus tulipae* и *Aulacorthum circumflexum* персистентным способом. Не передается механической инокуляцией сока.

Распространен: на посевах сахарной свеклы в Европе, в том числе в СССР.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Серологический. 3. Электронная микроскопия.

Меры борьбы: 1. Борьба с тлями — переносчиками и резерваторами вируса. 2. Использование устойчивых сортов. [81, 82, 151]

Potato leaf roll virus — Вирius скручивания листьев картофеля

Частицы диам. 25 нм, $S_{20,w}$ 127, РНК составляет 28 % массы вириона.

Вирius заражает многие виды из семейства пасленовых, некоторые из них используются в качестве индикаторных — дурман, физалисы (*Physalis floridana*, *P. angulata*).

На картофеле вызывает пожелтение и скручивание верхушечных листьев, которые затем часто краснеют по краям и становятся жесткими. Растения отстают в росте, на листьях и стеблях иногда развивается некротизация, начинающаяся с нижних ярусов.

Передается тлями *Myzus persicae*, *M. pelargonii*, *M. circumflexus*, *M. ornatus*.

Распространение: во всех районах возделывания картофеля, в том числе в СССР.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Серологический. 3. Электронная микроскопия.

Меры борьбы: 1. Выбраковка больных растений. 2. Посадка безвирусных клубней. 3. Борьба с переносчиками и их резерваторами. 4. Применение устойчивых сортов. [10, 35, 40, 48, 106, 151]

Группа вируса кустистой карликовости томатов

Международное название: **Томбусвирусы (Tombusvirus)**. Название группы происходит от начальных букв английского названия типичного представителя группы **Tomato bushy stunt virus**.

Частицы вируса изометрические с округлыми контурами диам. 30 нм. 180 белковых субъединиц упакованы в икосаэдрическую пространственную решетку. Геном представлен одной молекулой линейной он (+) РНК мол. массой $1,5 \cdot 10^6$, что составляет 17 % массы вирусной частицы. Вирионы содержат один главный полипептид оболочки с мол. массой $41 \cdot 10^3$. Липиды и углеводы не обнаружены.

Физико-химические свойства: мол. масса $8,9 \cdot 10^6$, $S_{20,w}$ 140, плавающая плотность в CsCl $1,35 \text{ г/см}^3$.

Сильные иммуногены. Все вирусы этой группы на ранних стадиях инфекции вызывают образование в клетках пораженных растений цитоплазматических мембранных включений (мультивезикулярные тела). Вирусные частицы локализуются как в цитоплазме, так и в ядрах и часто в связи с ядрышком. Иногда образуют кристаллоподобные структуры. Цитоплазматические скопления вирионов часто образуют выпячивания (выросты) в полость вакуоли.

Вирусы поражают многие покрытосеменные растения. Легко передается механической инокуляцией сока и, возможно, проникают в растение из почвы.

Представители группы: **Tomato bushy stunt virus** — вирус кустистой карликовости томатов (типичный член); **Artichoke mottled crinkle virus** — вирус крапчатой морщинистости артишока; **Carnation italian ringspot virus** — вирус итальянской кольцевой пятнистости гвоздики; **Cymbidium ringspot virus** — вирус кольцевой пятнистости цимбиди-

ума; Eggplant mottled crinkle virus — вирус морщинистой крапчатости баклажана; Pelargonium leaf curl virus — вирус курчавости листьев пеларгонии; Petunia asteroid mosaic virus — вирус звездчатой мозаики петунии. Группа включает 2 возможных члена. [87, 103, 142]

Tomato bushy stunt virus — Вирус кустистой карликовости томатов

Встречается на различных растениях в виде разных более или менее специализированных штаммов. Типичный штамм распространен на томатах. Выделены также черешневый штамм, поражающий черешню, сливу, виноград, а также яблочный, перцовый, шпинатовый, тюльпанный штаммы, инфицирующие соответствующие растения. Штаммы различаются по способам распространения. Томатный штамм передается через почву, яблоневый — через семена и размножаемый материал. Способы распространения других штаммов не выяснены.

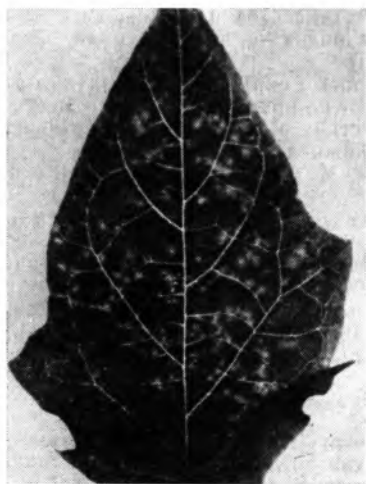


Рис. 4.20. Некрозы на листе дурмана

На томатах типовой штамм вируса вызывает задержку роста и кустистость, сопровождаемые деформацией молодых листьев, пожелтением и пурпурной окраской нижних листьев. На плодах появляются хлоротическая пятнистость, кольца и линии, снижающие товарный вид томатов.

Экспериментально вирус легко передается механически. На инокулированных листьях гомфрены вирус вызывает образование флюоресцирующих местных пятен, выделяемых в УФ-свете, которые появляются через 30 ч после инокуляции. Еще через 10—15 ч местные поражения можно увидеть невооруженным глазом, а в течение последующих 30—40 ч они приобретают просвечивающий ореол. На пятые-шестые сутки они достигают максимального разме-

ра и иногда приобретают красный ободок.

Местными некрозами на инокуляцию вируса реагирует дурман (рис. 4.20)

Сильный иммуноген.

Распространение: Европа, средиземноморские страны Африки, Северная и Южная Америка.

ТТИ составляет 85—90 °С, ПРС — 10⁻⁶. ПСИ — несколько мес. при к. т.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Электронная микроскопия. 3. Серологический.

Меры борьбы: не разработаны. [140, 152]

Группа вируса южной мозаики фасоли

Международное название: Собемовирусы (Sobemovirus). Название группы происходит от начальных букв английского названия типичного вируса southern bean mosaic virus.

Частицы диам. 30 нм, содержащие 180 субъединиц в виде икосаэдрической структуры, которая стабилизируется дивалентными ка-

тионами. Геном представлен одной молекулой онРНК мол. массой $1,4 \cdot 10^6$; низкомолекулярный белок, необходимый для проявления инфекционности РНК, связан с 5'-концом; 3'-конец не содержит поли (А) или тРНК-подобной структуры. Один полипептид оболочки мол. массой $30 \cdot 10^3$. Липиды и углеводы не обнаружены.

Физико-химические свойства: мол. масса $6,6 \cdot 10^6$, плавучая плотность в CsCl $1,36 \text{ г/см}^3$.

Сильные иммуногены. Вирионы локализуются в ядре и в цитоплазме, где они иногда формируют кристаллические образования.

Для вирусов группы характерен относительно узкий круг растений-хозяев. Для нескольких растений-хозяев отмечена семенная передача. Передаются посредством жуков и механической инокуляцией сока.

Представители группы: Southern bean mosaic virus — вирус южной мозаики фасоли (типичный член); Turnip rosette virus — вирус розеточности турнепса; Blueberry shoestring virus — вирус шнуровидности черники; Cockfoot mottle virus — вирус крапчатости ежи сборной; Rice yellow mottle virus — вирус желтой крапчатости риса; Sowbane mosaic virus — вирус мозаики хеноподиевых. [142]

Southern bean mosaic virus — Вирус южной мозаики фасоли

Вирусные частицы содержат 20 % РНК с мол. массой $1,4 \cdot 10^6$ и 80 % белка. Весьма стабильны in vitro, что обусловлено присутствием дивалентных катионов в составе вируса.

Имеет ограниченный круг растений-хозяев в пределах семейства бобовых. Различают два штамма вируса — ВЮМФ-В (фасолевый) и ВЮМФ-Ср (из вигны), отличающиеся по некоторым свойствам.

Мексиканский изолят вируса может инфицировать фасоль, вигну, бобы и душистый горошек. Все изоляты инфицируют также сою. Симптомы на системно реагирующих растениях проявляются в виде пятнистости и мозаики листьев.

В клетках вигны через 7—14 сут после заражения ВЮМФ-Ср образует в цитоплазме, ядре и вакуоли кристаллоподобные включения, состоящие из плотно упакованных вирионов. Через 20 сут, однако, эти кристаллы исчезают, но клеточные органеллы имеют признаки аномалии. Хлоропласты содержат укрупненные осмиефильные глобулы, а в митохондриях происходит набухание крист.

ВЮМФ-В в клетках вигны не образует кристаллических упаковок и выявляется в цитоплазме и ядрах клеток в виде рассеянных частиц.

Вирус чрезвычайно инфекционен и может передаваться механически при контакте больных и здоровых растений и семенами. Переносчиками вируса являются жуки *Ceratoma trifurcate* и *Epilachna varivestis*, причем вирус накапливается в организме переносчика и сохраняется в нем в течение нескольких сут.

ТТИ в соке составляет 90—95 °С, ПРС — 10^{-5} и 10^{-6} , ПСИ — 20—165 сут.

Распространение: широкое во многих странах мира, включая СССР.

Методы диагностики: 1. Биотестирование при помощи индикаторных сортов фасоли, определение способов передачи. 2. Серологический. 3. Электронная микроскопия.

Меры борьбы: 1. Использование устойчивых сортов. 2. Контроль зараженности семян. 3. Борьба с переносчиками вируса. [151, 164]

Sowbane mosaic virus — Вирус мозаики маревых

Изометрические частицы диам. около 30 нм. Поражают различные виды рода *Chenopodium* и других представителей семейства маревых (свеклу, шпинат), а также виноград. У большинства системно-инфицируемых растений вирус вызывает пятнистость или мозаичность листьев.

Передается механически, семенами больных растений (около 20 %), различными видами насекомых (*Lygiomysa langei*, *Circulifer tenellus*, *Nalticus citri*), по-видимому, неперсистентным способом.

Виноградный изолят передается экспериментально на широкий круг растений из семейств ширяцевых, тыквенных, бобовых и пасленовых.

ТТИ составляет 84—86 °С, ПРС — 10^{-8} , ПСИ — 30—60 сут.

Сильный иммуноген.

Распространение: широкое. Обнаружен в СССР.

Методы диагностики: 1. Серологический. 2. Электронная микроскопия. 3. Определение свойств в соке, способов передачи и круга растений-хозяев.

Меры борьбы: борьба с переносчиками. [9, 39, 124]

Группа вируса некроза табака

Международное название: Некровирусы (*Necrovirus*).

Название группы происходит от английского слова *necrosis* и подчеркивает основной симптом заболевания.

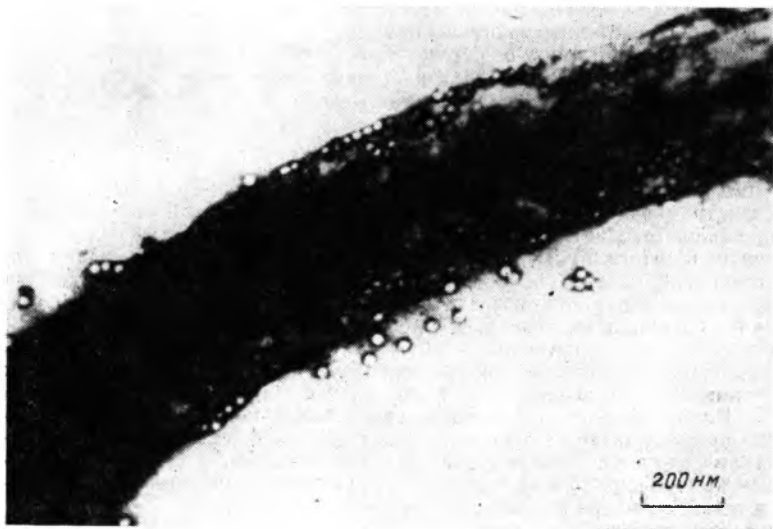


Рис. 4.21. Частицы вируса некроза табака на поверхности зооспоры гриба *Olpidium brassicae*

Полиэдрические частицы диам. 28 нм. Геном представлен одной молекулой линейной овРНК с мол. массой $(1,3—1,6) \cdot 10^6$. 5'-конец имеет последовательность ффАфГфУф... Белковый компонент вириона представлен единственным полипептидом с мол. массой $22,6 \cdot 10^3$. 180 белковых субъединиц вириона собраны в Т-3 икосаэдрическую решетку. Липиды и углеводы не обнаружены.

Физико-химические свойства: мол. масса $7,6 \cdot 10^6$, $S_{20,w}$ 118; плавающая плотность в CsCl $1,40 \text{ г/см}^3$. Умеренные иммуногены, образуют линию преципитации в реакции диффузии в геле. В цитоплазме пора-

женных клеток часто обнаруживаются кристаллоподобные агрегаты вирусных частиц.

Вирусы поражают широкий круг растений-хозяев среди покрытосеменных. Передается естественным путем хитридиевым грибом рода *Olpidium* и экспериментально — механической инокуляцией сока.

Представители группы: *Tobacco necrosis virus* — вирус некроза табака (типичный член). Группа включает 1 возможный член. [87, 103, 142]

***Tobacco necrosis virus* — Вирус некроза табака**

Своеобразные свойства вируса (ВНТ) проявляет во взаимоотношениях с вирусом сателлитом (ВС) и грибом *Olpidium brassicae*, являющимся переносчиком этих вирусов. Препараты ВНТ содержат частицы 28 и 17 нм в диам. Последние представляют собой вирионы (ВС), которые в отсутствие ВНТ не инфекционны и могут реплицироваться только в присутствии вируса-помощника (ВНТ).

ВНТ и его сателлит переносятся зооспорами *O. brassicae*. Эффективность передачи вирусов зависит от способности вирионов прикрепляться к поверхности внешней мембраны зооспор (рис. 4.21).

На листьях растений, механически инокулируемых вирусом некроза табака (вигна, фасоль), образуются местные некрозы, цвет которых варьирует в зависимости от изолята вируса от белого (вигна) до красновато-коричневого (вигна, фасоль). Присутствие ВС в испытываемых препаратах ВНТ приводит к уменьшению размеров некрозов на инокулируемых листьях этих растений. Характерна также некротизация ткани корней.

Вирус накапливается в растениях в умеренной концентрации, будучи устойчив к физическим и химическим воздействиям. ТТИ составляет 85—95 °С, ПРС — 10⁻⁶.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Серологический. 3. Электронная микроскопия.

Меры борьбы: 1. Уничтожение переносчика вируса (*O. brassicae*) в условиях закрытого грунта. 2. Использование устойчивых сортов. [20, 32, 43, 126, 151]

Группа вируса тонкой штриховатости кукурузы (*Maize rayado fino virus* group)

Нуклеиновая кислота представлена онРНК с мол. массой $2 \cdot 10^6$. Содержание РНК в вирусной частице 33—36 %. Вирус содержит 2 компонента: пустые оболочки и полные вирусные частицы ($S_{20,w}$ 54 и 120 соответственно). Плавучая плотность в CsCl соответственно 1,28 и 1,46 г/см³.

Передаются цикадками персистентно.

Круг растений-хозяев ограничен злаковыми.

Представители группы: *Maize rayado fino virus* — вирус тонкой штриховатости кукурузы (типичный член); *Oat blue dwarf virus* — вирус голубой карликовости овса; *Bermuda grass etches line virus* — вирус гравированных линий свинороя. [96, 101, 136]

***Maize rayado fino virus* — Вирус тонкой штриховатости кукурузы**
Изометрические частицы диам. 31,5 нм.

Круг растений-хозяев ограничен. Среди злаковых поражает только виды кукурузы *Zea mays* и *Z. texicana*. Вызывает мелкую хлоротическую точечную крапчатость молодых листьев, которая переходит в штриховатость.

Переносится цикадкой *Dalbulus maidis* персистентным способом. ТТИ в соке составляет 90—100 °С, ПРС — 10⁻⁴ — 10⁻⁵, ПСИ — 72—96 ч.

Сильный иммуноген.

Распространение: США, тропики Латинской Америки (Венесуэла, Коста-Рика, Колумбия).

Методы диагностики: 1. Электронная микроскопия. 2. Серологический.

Меры борьбы: не разработаны [96, 101, 136]

Группа вируса желтухи свеклы

Международное название: Клостеровирусы (Closterovirus). Название группы происходит от греческого слова closter — веретено или нить.

Геном представлен одной молекулой линейной онРНК с мол. массой $(2,2-4,7) \cdot 10^6$, составляющей около 5 % массы вирусной частицы.

Один полипептид оболочки, мол. массой $(23-27) \cdot 10^3$. Липиды и углеводы не обнаружены.

Физико-химические свойства: $S_{20,W}$ 96—130, плавучая плотность в CsCl 1,30—1,34 г/см³.

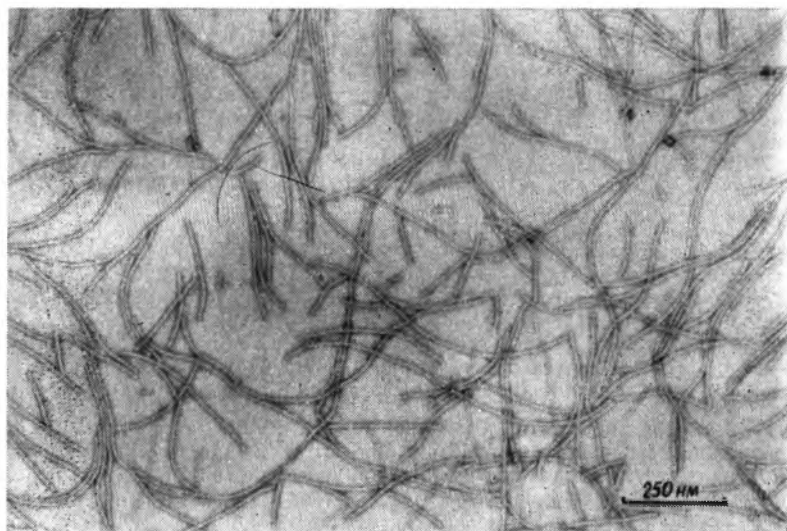


Рис. 4.22. Частицы вируса желтухи свеклы (фото Колесник Л. В.)

Очень гибкие палочки дл. 600—2000 нм и 12 нм в диам., со спиральной симметрией и шагом спирали 3,4—3,7 нм. Умеренный иммуноген. Частицы агрегируют в виде поперечно-связанных масс в клетках флоэмы.

Круг растений-хозяев умеренно широкий. С трудом передаются экспериментально механической инокуляцией сока. Некоторые вирусы передаются тлями полуперсистентным способом.

Представители группы: Beet yellows virus — вирус желтухи сахарной свеклы (типичный член); Beet yellow stunt virus — вирус желтой карликовости свеклы; Burdock yellow virus — вирус желтухи лопуха; Carnation necrotic fleck virus — вирус некротической пятнистости гвоздики; Carrot yellow leaf virus — вирус желтухи листьев

моркови; *Citrus tristeza virus* — вирус tristeza цитрусовых; *Clover yellows virus* — вирус желтухи клевера; *Festuca necrosis virus* — вирус некроза овсяницы; *Grapevine stem-pitting associated virus* — вирус бороздчатости древесины винограда; *Lilac chlorotic leafspot virus* — вирус хлоротической пятнистости листьев сирени; *Wheat yellow leaf virus* — вирус желтухи листьев пшеницы. Группа включает 4 возможных члена. [54, 87, 142]

Sugar beet yellows virus — Вирус желтухи свеклы

Размер частиц вируса 1250×12 нм (рис. 4.22). $S_{20,W}$ 110—130, плавучая плотность в CsCl $1,34 \text{ г/см}^3$. Поражает в основном растения из семейства маревых, однако к нему восприимчивы также более 100 видов растений из 15 семейств. Поражает столовые сорта свеклы, шпинат и мангольд. Имеет экономическое значение.

Первичные симптомы на листьях свеклы проявляются в пожелтении и последующем пожелтении и некротизации жилок молодых листьев. Более старые листья желтеют, утолщаются, становятся хрупкими и покрываются многочисленными мелкими красными и коричневыми некротическими крапинками, придающими листьям характерную бронзовую окраску (рис. 4.23). Более слабые штаммы вируса вызывают пожелтение жилок молодых листьев и общее пожелтение растений.

В клетках флоэмы свеклы вирус вызывает образование включений в виде четко очерченных овальных или веретеновидных тел, либо агрегатов фиброзного материала. Электронная микроскопия показывает, что фиброзный материал представляет собой неупорядоченное скопление вирусных частиц (рис. 4.24), тогда как плотные включения состоят из упорядоченно упакованных вирионов.

Вирус эффективно переносится многими видами тлей, особенно *Aphis fabae* и *Myzus persicae* (полуперсистентным способом). С трудом передается механической инокуляцией сока.

ТТИ составляет $50\text{--}55^\circ\text{C}$, ПРС — 10^{-4} , ПСИ — 12—48 ч.

Умеренный иммуноген.

Распространение: во всех районах возделывания сахарной свеклы.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Серологический. 3. Электронная микроскопия.

Меры борьбы: система мер, имеющих целью предупреждение распространения вирофорных тлей на посевах свеклы, она включает пространственную изоляцию полей от семенников свеклы, соблюдение оптимальных сроков и густоты посевов, уничтожение сорняков — резервуаров вируса, и тли с помощью химических средств. [10, 151, 158]

Apple stem grooving virus — Вирус бороздчатости древесины яблони

Размер частиц вируса 1250×12 нм, $S_{20,W}$ 110—130, плавучая плот-



Рис. 4.23. Симптомы вируса желтухи свеклы на листе свеклы

ность в CsCl $1,34 \text{ г/см}^3$, в Cs_2O_4 — $1,27 \text{ г/см}^3$. Мол. масса белка оболочки $(22,5 - 23,5) \cdot 10^3$, РНК с мол. массой $(4,0 - 4,7) \cdot 10^6$ составляет 5 % массы вируса.

В качестве индикаторных растений используют яблоню сорта Вирджиния Крэб клон USDA, на котором на первом году проявляются желтые пятна на листьях индикаторного привоя. На следующий год после инокуляции почкой образуется удлиненная борозда на древесине, видимая после удаления коры, а также плоские или вдавленные участки на стволе индикаторного привоя, бугорчатость, покоричнение и хрупкость на месте соединения привоя с подвоем (рис. 4.25).

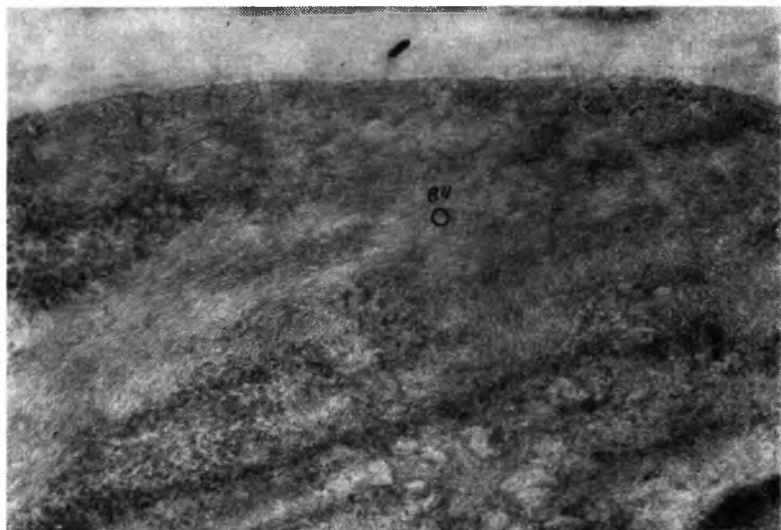


Рис. 4.24. Скопления вирусных частиц в клетке листа сахарной свеклы (фото Колесник Л. В.)

На травянистых индикаторных растениях развиваются такие симптомы: марь рисовая — через 5—8 сут гравированные локальные некрозы 0,5—2 мм в диам. на инокулированных листьях, затем системная хлоротическая пятнистость и кольца, деформация верхушек побегов, задержка роста и эпинастии. Табак клейкий — системная желтая мозаика и полосчатости молодых листьев, иногда некрозы. Фасоль — пурпурно-коричневые пятна или кольца 0,5—3 мм в диам. или хлоротичные пятна. Многие сорта реагируют системным некрозом жилок.

ТТИ составляет $60-63^\circ\text{C}$, ПРС — 10^{-4} , ПСИ — 48 ч.

Распространение: широкое.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Электронная микроскопия. 3. Серологический.

Меры борьбы: оздоровление размножаемого материала методами термотерапии. [9, 138, 152]

Citrus tristeza virus — Вирус tristeza цитрусовых

Вирусные частицы представляют собой весьма гибкие и длинные нити дл. 2000 нм и 10—12 нм в диам.

Поражает растения из семейства Rutaceae, включая все виды рода *Citrus* и некоторые виды из близких родов *Aeglopsis*, *Afraegle* и *Pamburus*.

Особенно распространен на сладком апельсине или других сортах, привитых на кислом апельсине, а также на грейпфрутах и лайме.

На многих сортах симптомы малозаметны, но на ряде из них вирус вызывает посветление жилок, крапчатость листьев, их скручивание краями вверх, задержку роста, отмирание верхушек побегов и ямчатость древесины под корой. Для диагностики вируса используют разные линии лайма (Западно-индийский, Мексиканский, Египетский, Кенийский). Сеянцы этих линий являются наилучшими индикаторами на вирус. Через 1—4 мес. после прививки или инокуляции тлей вирус вызывает посветление жилок, желтую пятнистость на листьях и ямчатость стеблей. Молодые листья мельчают, приобретая вид «лодочки». Привои сладкого апельсина на кислый апельсин внезапно увядают, отмирают; образуется характерное разрастание на месте соединения в виде ячеистых сот.

В клетках инфицированных растений (флоэмной паренхиме) вирус образует аморфные включения, состоящие, главным образом, из мембранных везикул, в которых видна сеть фибрилл. Везикулы часто образуют группы, окруженные общей мембраной. Вирусные частицы в клетках могут быть плотно упакованными так, что на поперечных срезах агрегаты частиц образуют гексагональные структуры.

Переносится некоторыми видами тлей — *Toxoptera citridis*, *T. aurantii*, *Aphis gossypii*, *A. spicaecola*. Передается посадочным материалом и прививками. Семенами не передается.

Сильный иммуноген.

Болезнь причиняет экономический ущерб.

Распространение: широкое в районах возделывания цитрусовых культур. Карантинный вирус для СССР.

Методы диагностики: 1. Серологический. 2. Биотестирование.

Меры борьбы: 1. Карантинные мероприятия. 2. Использование здорового посадочного и прививочного материала. 3. Борьба с переносчиками вируса. [154]

Apple chlorotic leafspot virus — Вирус хлоротической пятнистости листьев яблони

Вирусные частицы размерами $720 - 740 \times 12$ нм, $S_{20,w}$ 96. Белок оболочки имеет мол. массу $23,5 \cdot 10^3$, РНК с мол. массой $(2,2 - 2,4) \cdot 10^6$ составляет 5 % массы вируса.

Симптомы хлоротической пятнистости, давшие название этому вирусу, и асимметричное искривление пластинки развиваются на листьях клона декоративной яблони R12740-7A. Вирус поражает также



Рис. 4.25. Симптомы вируса борозчатости ствола яблони на яблоне Вирджиния Крэб

культурные сорта груши, айвы, персика, черешни, сливы, абрикоса и дикорастущие виды родов *Pyrus*, *Prunus* и *Malus*, вызывая на них различные симптомы мозаики, некроза, пятнистости листьев и растрескивания коры.

Кроме растений из семейства розоцветных, вирус экспериментально передается на некоторые травянистые растения из других семейств. В связи с этим вирус связывают с такими экономически важными болезнями плодовых деревьев, как растрескивание коры и псевдооспа сливы, кольцевая мозаика груши, некроз плодов черешни, розеточность, псевдооспа и несоответствие привой/подвой абрикоса, зеленая кольцевая пятнистость персика, кольцевая пятнистая мозаика айвы. Возможно, что эти болезни вызываются комплексной инфекцией этого вируса с другими вирусами.

На растениях, используемых в качестве индикаторных, вирус вызывает соответствующие симптомы: яблоня R12740-7A — хлоротические пятна, обычно располагающиеся асимметрично на молодых листьях, неравномерное искривление пластинки листа, задержка роста побегов. Фасоль (сорта Пинто, Баунтифул, Кингхорн) — образование пурпурно-коричневых некротических пятен или колец 1—3 мм в диам. без системной инфекции.

Переносчики вируса неизвестны. Вирус распространяется интенсивно по всему миру при обмене клонами и прививочным материалом. Экспериментально передается соком и прививками; передача семенами не установлена. Как правило, вирус находится в растениях промышленных сортов яблони в латентном состоянии и (хотя не вызывает видимых симптомов) приносит существенный ущерб урожаю.

ТТИ составляет 52—60 °C, ПРС — 10⁻⁴, ПСИ — 4 сут.

Умеренный иммуноген.

Распространение: во всех районах мира, где выращиваются яблони и другие плодовые породы.

Методы диагностики: 1. Гистологические тесты на растениях-индикаторах. 2. Серологический. 3. Электронная микроскопия.

Меры борьбы: 1. Отбор и использование здорового посадочного материала, подвоев и привоев. 2. Термотерапия зараженного посадочного материала (термообработка при 37—38 °C в течение 3—8 нед) [9, 137, 152]

Potato virus T — T-вирус картофеля

Размер вирионов — 640 · 12 нм, S_{20,w} 97,5—100. Мол. масса белка 27 · 10³, мол. масса РНК 2,2 · 10⁶.

Вирус выделен из Перуанских исходных рас картофеля. На обследованных в естественных условиях растениях он выявляется в 14 % случаев. Поражает в основном растения из семейства пасленовых. Вредоносен также для 9 клубненосных видов рода *Solanum*.

Переносчики неизвестны; по-видимому, передается семенами. На индикаторных растениях вирус вызывает такие симптомы: табак Дебни — появление системной мозаики и некротических пятен через 10—12 сут после инокуляции, но иногда симптомы не развиваются.

Фасоль сорта Пинто — образование некротической кольцевой пятнистости на инокулированных листьях.

Дурман — образование системной мозаики через 8—10 сут после заражения.

ТТИ составляет 55—60 °C, ПВС — 10⁴ — 10⁵, ПСИ — 2—4 сут.

Распространение: узкое. Его вредоносность для культуры картофеля не выяснена.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Электронная микроскопия. 3. Серологические тесты.

Меры борьбы: не разработаны. [34, 87, 142]

Группа латентного вируса гвоздики

Международное название: Карлавирусы (*Carlavirus*). Название происходит от начальных букв английского названия типового представителя группы — *carnation latent virus*.

Гибкие нитевидные палочки 600—700 нм дл. и 13 нм в диам. со спиральной симметрией и шагом спирали 3,4 нм.

Нуклеиновая кислота представлена одной молекулой линейной онРНК мол. массой $2,7 \cdot 10^6$, составляющей около 6 % массы вируса. Один полипептид оболочки мол. массой $32 \cdot 10^3$. Липиды и углеводы не обнаружены.

Физико-химические свойства:

$S_{20,w}$ 160. Плавающая плотность в CsCl $1,3 \text{ г/см}^3$. У некоторых членов группы обнаружены агрегаты частиц в виде паракристаллических образований (иногда в виде лент) и включения, содержащие массы эндоплазматического ретикулума, перемещающиеся с рибосомами и неагрегированными вирусными частицами в цитоплазме.

Представители группы: *Carnation latent virus* — латентный вирус гвоздики (типичный член); *Cactus virus 2* — вирус кактуса 2; *Chrysanthemum virus B* — вирус В хризантемы; *Cowpea mild mottle virus* — вирус слабой крапчатости коровьего гороха; *Elderberry carla virus* — карлавирус бузины; *Helianthemum virus S* — вирус гелениума S; *Hop latent virus* — латентный вирус хмеля; *Hop mosaic virus* — вирус мозаики хмеля; *Lilac mottle virus* — вирус крапчатости сирени; *Lily symptomless virus* — бессимптомный вирус лилии; *Lonicera latent virus* — латентный вирус жимолости; *Mulberry latent virus* — латентный вирус шелковицы; *Musk, melon vein necrosis virus* — вирус некроза жилок сетчатой дыни; *Narcissus latent virus* — латентный вирус нарцисса; *Nerine latent virus* — латентный вирус нерины; *Passiflora latent virus* — латентный вирус пассифлоры; *Pea streak virus* — вирус штриховатости гороха; *Pepino latent virus* — латентный вирус пегино; *Poplar mosaic virus* — вирус мозаики тополя; *Potato virus M* — M вирус картофеля; *Potato virus S* — S вирус картофеля; *Red clover vein mosaic virus* — вирус прижильковой мозаики красного клевера. Группа включает 14 возможных членов. [34, 87, 142]

Carnation latent virus — Латентный вирус гвоздики

Вирусные частицы имеют нормальную дл. 652 нм (рис. 4.26), $S_{20,w}$ 163. Вирусный белок оболочки имеет мол. массу $(32 - 34) \cdot 10^3$.

Поражает виды гвоздик *Dianthus cariophyllus*, *D. barbatus*, свеклу, табак клейкий. На листьях мариантантовидной и рисовой образуются локальные желтоватые пятна.

Передается тлями *Myzus persicae* непersistентным способом. Легко переносится механически.

Сильный иммуноген.

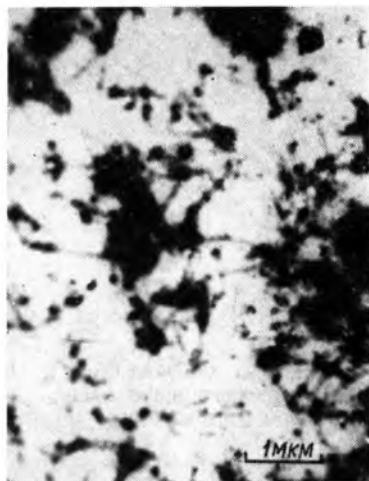


Рис. 4.26. Частицы латентного вируса гвоздики

ТТИ составляет 60—65 °С, ПРС — 10^{-3} и выше, ПСИ — 2—3 сут при к. т.

Распространение: во всех странах Европы, в том числе в СССР.

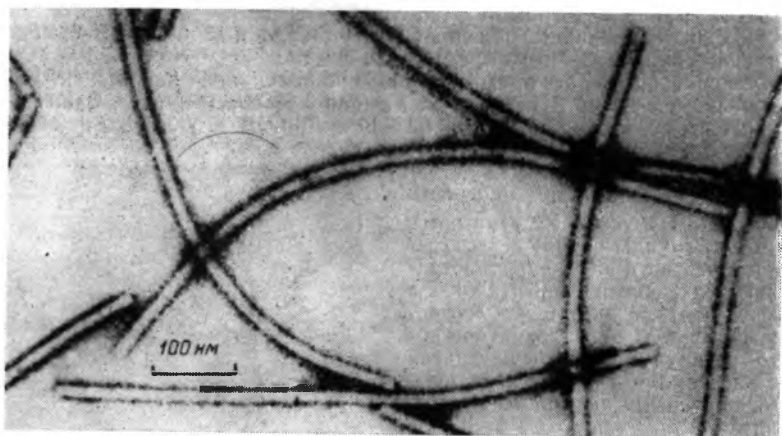


Рис. 4.27. Частицы вируса мозаики тополя

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Серологический. 3. Электронная микроскопия.

Меры борьбы: борьба с переносчиками вируса. [21, 175]

Poplar mosaic virus — Вирус мозаики тополя

Частицы дл. 760—685 нм (рис. 4.27), $S_{20,W}$ 165. Мол. масса белка оболочки 36 700, геномной РНК — $2,3 \cdot 10^6$.

Единственным естественным хозяином вируса является тополь. Экспериментальный круг восприимчивых растений довольно широк.

На тополе вирус вызывает мозаику, пятнистость и кодыцевые пятна на листьях (рис. 4.28), особенно весной, однако эти симптомы могут ослабляться и исчезать летом. Заболевание может причинять существенный ущерб насаждениям.

Естественные переносчики неизвестны. Экспериментально передается механической инокуляцией сока и прививками. Для накопления вируса в качестве индикатора используют вид табака *Nicotiana megalosiphon*, на листьях которого при инокуляции появляются

местные поражения, а затем пятнистость.

ТТИ составляет 70—75 °С, ПРС — 10^{-4} , ПСИ — 2—3 сут.



Рис. 4.28. Симптомы вируса мозаики тополя

Вирус не проявляет серологического сродства с другими карлавирусами, кроме латентного вируса жимолости (*Lonicera latent virus*).

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Серологический.

3. Электронная микроскопия.

Меры борьбы: не разработаны. [18, 60, 153]

Red clover vein mosaic virus—Вирус прижильковой мозаики красного клевера

Частицы дл. 654 нм. Белок оболочки вириона имеет мол. массу 33,500, РНК — $2,59 \cdot 10^6$.

Поражает многие растения семейства бобовых. Вызывает жилковый хлороз на клевере. На горохе вызывает хлороз и задержку роста верхушки, крапчатый некроз плодов, а при раннем заражении — карликовость, увядание и гибель растений. Часто поражает растения бобовых культур совместно с другим карлавирусом — вирусом стрика гороха (*pea streak virus*), причиняя значительный экономический ущерб.

Вирус заражает кроме многих бобовых растений некоторые виды пасленовых, маревых и других семейств. В качестве индикаторных растений используют марь амарантовидную и марь квиноа, которые на некоторые штаммы вируса реагируют местными хлоротичными пятнами на инокулированных листьях. У гофрины через 6—8 сут после инокуляции появляются на листьях красноватые некротические крапинки.

Вирус передается тлями *Acyrtosiphon pisum*, *Cavariella aegopodium*, *Myzus persicae*, *Therioaphis maculata*, *T. onopidis* и др. Передается механической инокуляцией сока.

ТТИ в соке составляет 56—75 °C, ПРС — 10^{-3} — 10^{-5} , ПСИ — 2—5 сут.

Распространение: Европа и Северная Америка.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Серологический.

3. Электронная микроскопия.

Меры борьбы: 1. Борьба с тлями — переносчиками вируса. 2. Культивирование устойчивых сортов. [34, 48, 151, 174]

Potato virus M — М-вирус картофеля

Частицы дл. 651 нм. Мол. масса РНК $2,3 \cdot 10^6$.

Симптомы вирусной инфекции на картофеле варьируют в зависимости от сорта, штамма вируса и внешних условий. Они могут проявляться в виде хлоротичной пятнистости листьев, междужилковой мозаики, деформации и морщинистости листьев, задержки роста отдельных побегов и всего растения. На некоторых сортах инфекция имеет латентный характер. Круг растений-хозяев в основном ограничен немногими видами семейства пасленовых.

Экспериментально вирус можно перенести механической инокуляцией сока на некоторые растения. Дурман (*Datura metel*) — через 7—14 сут после инокуляции реагирует местными некротизирующими хлоротичными пятнами. Позднее пятнистость листьев становится системной, листья деформируются. Табак Дебни — образование коричневых кольцевых местных некрозов, гофрина — местные некротизирующиеся желтые пятна с красновато-фиолетовыми краями.

Вирус передается тлями *Myzus persicae* и механически соком.

ТТИ в соке составляет 65—75 °C, ПРС — 10^{-3} , ПСИ — 2—4 сут при к. т.

Распространение: европейские страны (включая СССР), Северная Америка.

Умеренный иммуноген.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Серологический.

3. Электронная микроскопия.

Меры борьбы: 1. Борьба с переносчиками (тлями). 2. Посадка устойчивых сортов. [10, 34, 35, 48, 151, 176]

Potato virus S — S-вирус картофеля

Частицы дл. 657 нм.

По кругу растений-хозяев подобен М-вирусу картофеля. Инфицирует в основном растения из семейства пасленовых и некоторые виды семейств маревых и бобовых.

На картофеле симптомы слабо выражены, и часто вирус находится в латентном состоянии. На некоторых сортах вирус вызывает бронзовость листьев либо их слабую пятнистость и морщинистость (сорта Мажестик, Идеал, Остботе, Фортуна) (рис. 4.29). На инокулированных

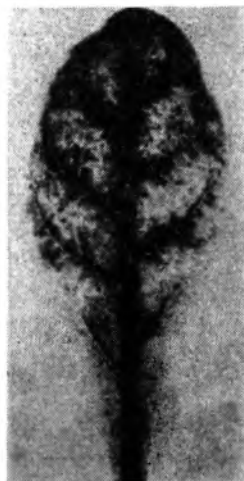


Рис. 4.29. Симптомы S-вируса картофеля на картофеле (справа контроль)

Рис. 4.30. Симптомы S-вируса картофеля на табаке

листьях мари белой образуются желтоватые мелкие местные поражения. На инокулированных листьях паслена (*Solanum rostratum*) через 20 сут образуются неправильные темные некротические пятна, которые системно распространяются по растению. В отличие от М-вируса картофеля, на табаке (*Nicotiana debneyi*) вызывает системное посветление жилок, общий хлороз листьев и межжилковую некротизацию (рис. 4.30).

Вирус передается механически и распространяется с посадочным материалом.

ТТИ в соке составляет 55—60 °С, ПРС — 10^{-8} , ПСИ — свыше 2—3 сут.

Сильный иммуноген.

Распространение: во всех зонах возделывания картофеля, в том числе в СССР.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Серологический. 3. Электронная микроскопия.

Меры борьбы: не разработаны. [10, 34, 35, 48, 151, 177]

Группа Y-вируса картофеля

Международное название: **Потивирусы (Potyvirus)**. Название группы происходит от начальных букв английского названия типового представителя группы — **Potato Y-virus**.

Гибкие нити 650—900 нм дл. и 11 нм шир. со спиральной симметрией и шагом спирали 3,4 нм. Одна молекула линейной онРНК, мол. массой (3,0 — 3,5) 10^6 , составляющей 5 % массы частицы. Молекулы РНК некоторых вирусов имеют поли (А) последовательность на 3' — конце. Один полипептид оболочки, мол. массой (32 — 36) 10^3 . Липиды и углеводы не обнаружены.

Физико-химические свойства: $S_{20,w}$ 150—160; плавучая плотность CsCl 1,31 г/см³.

Умеренные иммуногены; между членами группы установлено серологическое сродство. Характерные цилиндрические или конические включения, имеющие вид спиц колеса «pinwheel» в поперечных срезах, индуцированные в цитоплазме; белок включений (мол. массой 70 · 10³) серологически не родственен с вирусным белком оболочки, но кодируется вирусным геномом.

Круг растений-хозяев узкий для индивидуальных членов. Передаются экспериментально механической инокуляцией сока, а также тлями непersistентным способом.

Представители группы: **Potato virus Y** — Y-вирус картофеля (типичный член); **Amaranthus leaf mottle virus** — вирус крапчатости листьев щирицы; **Bean common mosaic virus** — вирус обыкновенной мозаики фасоли; **Bean yellow mosaic virus (pea mosaic)** — вирус желтой мозаики фасоли; **Bearded iris mosaic virus** — вирус мозаики бородатого ириса; **Beet mosaic virus** — вирус мозаики свеклы; **Bidens mottle virus** — вирус крапчатости череды; **Blackeye cowpea mosaic virus** — вирус мозаики коровьего гороха; **Carnation vein mottle virus** — вирус крапчатости жилок гвоздики; **Carrot thin leaf virus** — вирус тонколистности моркови; **Celery mosaic virus** — вирус мозаики сельдерея; **Clover yellow vein virus (pea necrosis virus)** — вирус желтухи жилок клевера; **Cocksfoot streak virus** — вирус штриховатости ежи сборной; **Colombian datura virus** — вирус колумбийского дурмана; **Commelina mosaic virus** — вирус мозаики коммелины; **Cowpea aphidborne mosaic (Azuki bean mosaic) virus** — вирус мозаики коровьего гороха, передающийся тлями; **Dasheen mosaic virus** — вирус мозаики маниока; **Datura shoe-string virus** — вирус шнурковости дурмана; **Guinea grass mosaic virus** — вирус мозаики крупного проса; **Henbane mosaic virus** — вирус мозаики белены; **Hippeastrum mosaic virus** — вирус мозаики гиппеаструма; **Iris mild mosaic virus** — вирус слабой мозаики ириса; **Iris severe mosaic virus** — вирус резкой мозаики ириса; **Leek yellow stripe virus** — вирус желтой полосатости порея; **Lettuce mosaic virus** — вирус мозаики латука; **Narcissus degeneration virus** — вирус дегенерации нарцисса; **Nothoscordum mosaic virus** — вирус мозаики нотоскорпума; **Onion yellow dwarf virus** — вирус желтой карликовости лука; **Papaya ringspot virus** — вирус кольцевой пятнистости дынного дерева; **Parsnip mosaic virus** — вирус мозаики пастернака; **Passionfruit woodiness virus** — вирус деревянистости пассифлоры; **Pea seed-borne mosaic virus** — вирус мозаики гороха, передаваемый семенами; **Peanut mottle virus** — вирус крапчатости арахиса; **Pepper mottle virus** — вирус крапчатости перца; **Pepper severe mosaic virus** — вирус резкой мозаики перца; **Pepper vein mottle virus** — вирус жилковой крапчатости перца; **Plum pox virus** — вирус шарки сливы; **Pokeweed mosaic virus** — вирус мозаики лаконоса; **Potato virus A** — A вирус картофеля; **Soybean mosaic virus** — вирус

мозаики сои; Sugarcane mosaic (maize dwarf mosaic) viruses — вирус мозаики сахарного тростника, (вирус карликовой мозаики кукурузы); Tamarillo mosaic virus — вирус мозаики тамарильо; Tobacco etch virus — вирус гравировки табака; Tulip breaking virus — вирус пестролепестности тюльпана; Turnip mosaic virus — вирус мозаики турнепса; Watermelon mosaic virus 1 — вирус мозаики арбуза 1; Watermelon mosaic virus 2 — вирус мозаики арбуза 2; Wisteria vein mosaic virus — вирус мозаики жилок вистерии. Группа включает 66 возможных членов. [87, 103, 142]



Рис. 4.31. Симптомы Y-вируса картофеля на листе картофеля

Potato virus Y — Y-вирус картофеля

Частицы дл. 750 нм, $S_{20,w}$ 145, плавучая плотность в CsCl 1,326 г/см³. РНК вируса с мол. массой (3,1—3,2) 10^6 составляет 6 % массы вируса.

Круг растений-хозяев очень широк. Кроме десятков видов из семейства пасленовых он заражает многих представителей других семейств двудомных растений.

Первичным признаком поражения восприимчивых сортов картофеля является интенсивный полосчатый коричнево-черный некроз листьев вдоль жилок (рис. 4.31), постепенно распространяющийся на черешки листьев и стебли. Листья увядают, отмирают, но не опадают (рис. 4.32). При вторичном заражении, через клубни, некротизация листьев менее выражена, но листья становятся крапчатыми и скрученными, растения сильно отстают в росте, становятся розеточными из-за укорочения междоузлий.

В клетках инфицированных растений вирус вызывает образование характерных для потивирусов цитоплазматических «цилиндрических включений», которые на поперечных УТ-срезах имеют вид мелких колесиков со спицами, а на продольных — пучков электронноплотных тяжей (рис. 4.33).

Вирус переносится непersistентным способом многими видами тлей, в том числе *Myzus persicae*, *M. ornatus*, *Aphis rhamni*, *A. fabae*, *Macrosiphum euphorbiae* и др. Передача вируса тлями происходит при участии специфического белка-помощника, образующегося в инфицированных клетках при заражении вирусами. Белок-помощник (мол. масса (100 — 200) 10^3) кодируется (по крайней мере частично) вирусным геномом и обеспечивает прикрепление вирионов к ротовым органам тли.

ТТИ в соке составляет 50—70 °С, ПРС — 10^{-3} — 10^{-4} , ПСИ — 48—72 ч.

Распространение: во всех районах возделывания картофеля. В зависимости от штамма вируса, сорта картофеля и погодных условий потери урожая могут колебаться от незначительных до весьма серьезных.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Электронная микроскопия. 3. Серологический.

Меры борьбы: 1. Выбраковка больных растений, борьба с тлями — переносчиками вируса. 2. Применение устойчивых сортов картофеля. [10, 34, 35, 48, 76, 156]



Рис. 4.32. Увядание листьев картофеля, пораженного Y-вирусом картофеля (фото Жеребчука Л. К.)

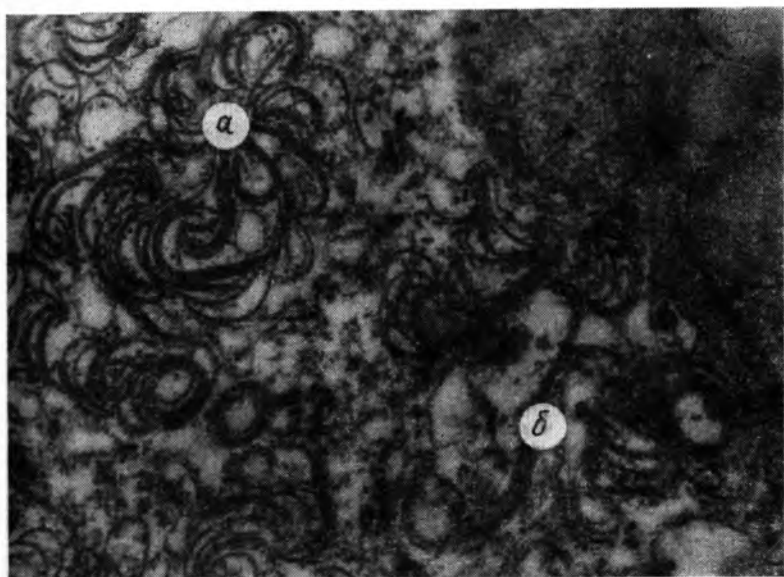


Рис. 4.33. Цилиндрические включения Y-вируса картофеля, индуцируемые вирусом в клетках пораженных растений: розетки (а), лентовидные включения (б) (фото Кушниренко О. А.)

Onion yellow dwarf virus — Вирус желтой карликовости лука

Частицы дл. 770 нм.

Круг растений-хозяев ограничен несколькими видами однодольных растений (роды *Allium*, *Muscari*, *Narcissus*).

На растениях лука репчатого, выросших из пораженных вирусом луковиц, развивается желтая полосчатость листьев, приводящая затем к полному их пожелтению, скручиванию, уплощению и пониканию. Цветonoсы также желтеют, скручиваются и придают растениям карликовый вид. Цветочные головки и семена мельче, чем у здоровых растений. В клетках инфицированных растений выявляются X-тела, в которых при электронной микроскопии УТ срезов наблюдаются структуры, характерные для цилиндрических включений. Вирус вызывает сходную картину заболевания на нарциссе (*Narcissus jonquilla*), который может использоваться для индикации вируса.

Переносится многими видами тлей, питающимися на луке и других родственных видах растений. Передача семенами лука не установлена. Передается механической инокуляцией сока.

ТТС составляет 58—60 °С, ПРС — 10^{-4} , ПСИ — 54—72 ч.

Сильный иммуноген.

Распространение: во всех районах возделывания лука, в том числе в СССР.

Методы диагностики: 1. Биотестирование на луке и *Narcissus jonquilla*. 2. Электронная микроскопия. 3. Серологический.

Меры борьбы: 1. Отбор маточных луковиц от здоровых растений. 2. Удаление больных растений лука-самосева. 3. Выведение устойчивых сортов. [10, 152]

Bean yellow mosaic virus — Вирус желтой мозаики фасоли

Частицы дл. до 750 нм, плавучая плотность в CsCl 1,318—1,325 г/см³. Структурный белок вируса имеет мол. массу (33—35) 10^5 .

Вирус-полифаг. Имеет весьма широкий круг растений-хозяев, причем разные штаммы могут существенно отличаться по кругу хозяев. Кроме бобовых поражает растения из других семейств как двудольных, так и однодольных растений.

На фасоли симптомы имеют вид типичной мозаики из темно-зеленых пятен на хлоротичном фоне. Скручивание молодых листьев часто сопровождается характерным опусканием листа к черешку.

Контрастная мозаика четко различима на листьях до конца вегетации. Растения отстают в росте, кустятся в связи с укорочением междоузлий, плодоношение снижается. Симптомы на листьях других растений (горох, бобы, донник, гладиолус), как правило, также имеют характер четкой мозаики из темно-зеленых пятен на хлоротичном фоне. В клетках пораженных растений вирус индуцирует образование внутриклеточных включений типа X-тел.

Переносится непersistентным способом многими видами тлей. В незначительном количестве случаев (3—6 %) передается семенами люпина и других растений. Сравнительно легко передается механически соком.

ТТИ в соке составляет 56—64 °С, ПРС — выше 10^{-3} , ПСИ — 24—32 ч.

Умеренный иммуноген. Растение-индикатор — марь рисовая.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Серологический. 3. Электронная микроскопия.

Меры борьбы: 1. Использование устойчивых сортов. 2. Мероприятия, ограничивающие заселение посевов тлями, пространственная изоляция от посевов многолетних бобовых. 3. Выбровка больных растений (если поражение не носит массового характера). [10, 34, 36, 50, 156]

Carnation vein mottle virus — Вирус крапчатости жилок гвоздики
Частицы дл. 790 нм. $S_{20,w}$ 144.

Обнаружен на гвоздике садовой и турецкой. Первыми симптомами поражения этих видов являются пожелтение жилок молодых листьев, после чего появляются хлоротичные пятна, четко различимые в летнее время. Зимой, а также по мере старения растений, симптомы маскируются. Цветы пестролепестные с пятнистыми чашелистиками.

Поражает растения из разных семейств, в том числе отдельные виды родов *Amaranthus*, *Atriplex*, *Beta*, *Gomphrena*, *Nicotiana*, *Plantago*, *Silene*, *Spinacea*, *Tetragonia*.

На листьях мари амарантовидной через 6—12 сут после инокуляции образуются хлоротические некротизирующие местные поражения с красноватым центром. Для мари рисовой характерны хлоротичные местные пятна, а затем системная желтая пятнистость листьев. В клетках инфицированных листьев выявляются включения типа цилиндрических, характерные для потивирусов.

Переносится тлями *Myzus persicae* непersistентным способом и соком больных растений.

ТТИ составляет 60—65 °С, ПРС — 10^{-3} — 10^{-5} , ПСИ — 10—12 сут при к. т.

Сильный иммуноген.

Распространение: Европа.

Меры борьбы: 1. Оздоровление методом термотерапии при 38 °С. 2. Культивирование верхушечных меристем. 3. Борьба с тлями — переносчиками вируса. [115]

Watermelon mosaic virus 1 — Вирус мозаики арбуза 1

Частицы дл. 750 нм.

Вызывает мозаичные болезни арбуза, дыни, тыквы, огурцов, а также ряда культурных и дикорастущих растений из других семейств. На листьях арбуза симптомы вируса проявляются в виде слабого хлороза, мозаики из зеленых полос вдоль жилок, пузыревидных зеленых пятен, чередующихся с хлоротичными междужилковыми участками. Растения отстают в росте, хуже завязывают плоды. На плодах арбуза и дыни вирус вызывает пятнистость, они могут изменять форму и уменьшаться в размерах. В цитоплазме клеток инфицированных растений выявляются Х-тела (аморфные включения), в ядрах — кристаллические включения. В составе Х-тел электронномикроскопически выявляются цилиндрические включения.

Вирус переносится непersistентным способом разными видами тлей, питающихся на растениях-хозяевах, в том числе *Acyrtosiphon pisum*, *Aphis craccivora*, *A. fabae*, *A. nasturcii*, *Aulacorthum circumflexus* и др. Передачи семенами, по-видимому, не происходит, за исключением эхиноцистиса в 2 % случаев.

ТТИ в соке составляет 58—62 °С, ПРС — 10^3 — $3 \cdot 10^{-4}$, ПСИ — 20 сут.

Сильный иммуноген.

Распространение: во всех районах выращивания бахчевых, тыквенных культур.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Серологический. 3. Электронная микроскопия.

Меры борьбы: 1. Мероприятия, ограничивающие заселение посевов тлями. 2. Использование устойчивых сортов. [34, 103, 157, 172]

Hippeastrum mosaic virus — Вирус мозаики гиппеаструма

Частицы дл. 750 нм (550—600 нм), $S_{20,w}$ 155.

Выявлен на гиппеаструме и некоторых других растениях. На гиппеаструме вызывает мозаичную пятнистость листьев. Цветоносы при-

обретают хлоротичную окраску. На цветках симптомы, как правило, не различимы, но иногда на них появляются темные пятна. В клетках эпидермиса образуются цитоплазматические X-тела.

Переносится, по-видимому, тлями *Aphis frangulae gossypii* и *Myzus persicae* непersistентным способом. Передача семенами не установлена. Легко передается механической инокуляцией сока.

Растения-индикаторы: марь рисовая, реагирующая хлоротичными или некротическими локальными поражениями; гомфрена — концентрическими некрозами через 7—10 сут после инокуляции.

ТТИ в соке составляет 55—70 °С, ПРС — 10^{-2} — 10^{-3} , ПСИ — 1—4 сут.

Сильный иммуноген.

Распространение: Европа. Выявлен в СССР.

Методы диагностики: Биотестирование. 2. Серологический. 3. Электронная микроскопия.

Меры борьбы: 1. Выбраковка больных растений. 2. Санитарные мероприятия при работе в теплицах. [19, 71, 153]

Wild potato mosaic virus — Вирус мозаики дикого картофеля

Частицы дл. 735 нм.

Выделен из дикого картофеля *Solanum chancayense* Ochoa в районах пустынного побережья Перу. На этом растении вызывает сильную мозаичность и деформацию молодых листьев. Поражает также 19 видов из 5 родов семейства пасленовых. Все испытанные сорта культурного картофеля невосприимчивы к вирусу, так же как и культивируемые в высокогорных районах Перу виды *Solanum curtilobum* и *S. steptotum*.

Легко переносится тлей *Myzus persicae* непersistентным способом.

Индикаторными растениями на вирус являются виды табака *Nicotiana glauca* (на инокулированных листьях которого развиваются отчетливые местные хлоротические пятна, позже окаймляющиеся коричневыми некротическими кольцами), *N. bigelovii* (системная мозаика) и *N. clevelandii* (посветление жилок, мозаика и скручивание листьев).

ТТИ составляет — 65 °С, ПРС — 10^{-4} , ПВС — 6 сут.

Сильный иммуноген.

Распространение: Перу. Карантинный вирус для СССР.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Серологический. 3. Электронная микроскопия.

Меры борьбы: 1. Карантинные мероприятия. 2. Меры ограничения распространения тлей-переносчиков. [123]

Beet mosaic virus — Вирус мозаики свеклы

Частицы дл. 733 нм (рис. 4.34).

Инфекционен для растений из разных семейств. Кроме свеклы среди культурных растений естественными хозяевами вируса являются шпинат, донник желтый, горох, бобы. Инфекция вызывает ощутимую потерю урожая корнеплодов свеклы. На листьях свеклы вирус вызывает желтую пятнистость, морщинистость и яценость. Края листьев часто скручиваются внутрь. Растения отстают в росте, становятся карликовыми. В клетках больных растений выявляются цилиндрические включения и кристаллоидные включения в ядре (рис. 4.35).

Вирус переносится непersistентным способом многими видами тлей. Передача семенами не обнаружена. Экспериментально передается соком.

Индикаторное растение — щирца хвостатая реагирует немногочисленными локальными пятнами на инокулированных листьях.

ТТИ составляет 55—60 °С, ПРС — 10^{-4} , ПСИ — 2—3 сут.

Слабый иммуноген.

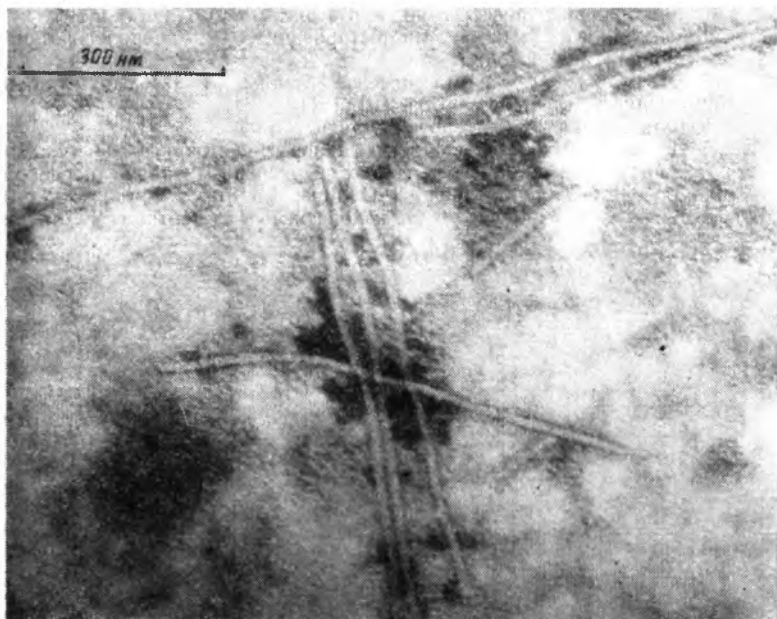


Рис. 4.34. Частицы вируса мозаики свеклы (фото Колесник Л. В.)

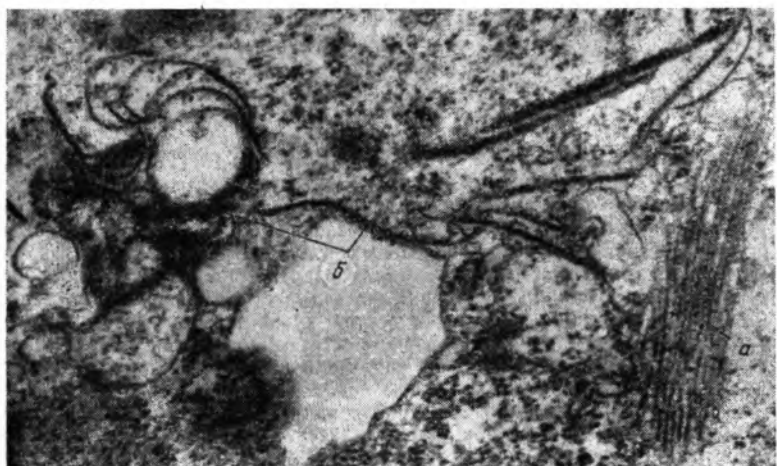


Рис. 4.35. Частицы (а) и внутриклеточные цилиндрические включения (б) в клетке свеклы вируса мозаики свеклы, УТ-срез (фото Колесник Л. В.)

Распространение: повсеместно, в том числе в СССР.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Серологический.

3. Электронная микроскопия.

Меры борьбы: 1. Защита посевов свеклы от заселения тлями.

2. Применение устойчивых сортов. [10, 151]

Soybean mosaic virus — Вирус мозаики сои

Круг растений-хозяев ограничен, и вирус постоянно обнаруживается, главным образом, на сое, однако он экспериментально перенесен на ряд бобовых растений (роды *Phaseolus*, *Lupinus*, *Dolichos* и др.). В некоторых из них вирус может находиться в латентном состоянии.

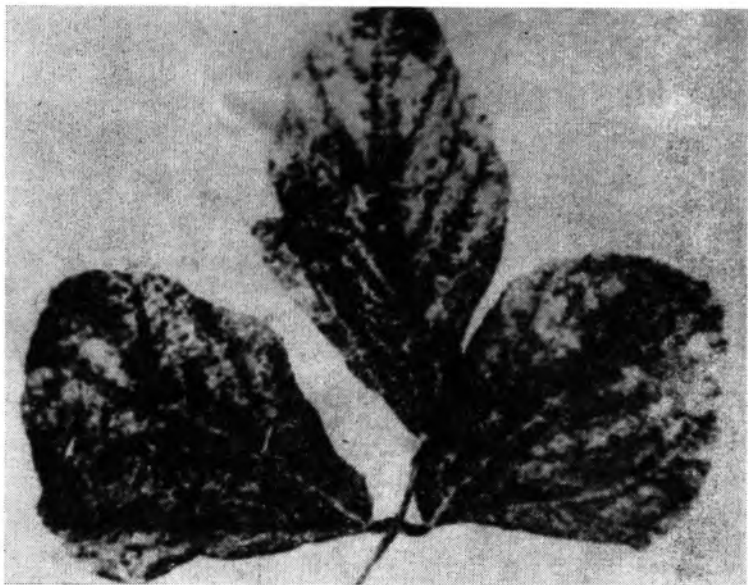


Рис. 4.36. Симптомы вируса мозаики сои на листе сои

На сое вирус вызывает посветление жилок листьев, вслед за которым на вновь отрастающих листьях развиваются симптомы морщинистости и мозаичности (из темно-зеленых вздутых участков между крупными жилками). Участки листа между вздутиями и по краям приобретают желтоватую окраску, края листьев часто заворачиваются вниз (рис. 4.36). Растения отстают в росте, хуже плодоносят. Симптомы, однако, могут варьировать в зависимости от сорта сои. Пораженные семена больных растений теряют характерную для данного сорта окраску (обесцвечиваются).

Индикаторным растением на вирус является соя, а также мари белая и рисовая, на инокулированных листьях которых вирус вызывает образование местных некрозов (некоторые штаммы могут не вызывать такой реакции).

В цитоплазме клеток восприимчивых растений вирус вызывает образование Х-тел, в которых при электронной микроскопии ультратонких срезов выявляются типичные цилиндрические включения.

Вирус переносится непersistентным способом разными видами тлей, питающихся на сое. Важное место в распространении вируса занимает семенная инфекция, поражающая разные сорта сои до 68 % растений.

ТТИ составляет 55—62 °С, ПРС 10^3 — 10^5 , ПСИ — 3—4 сут.

Сильный иммуноген.

Распространение: во всех районах возделывания сои, в том числе в СССР.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Серологический. 3. Световая и электронная микроскопия включений и вирионов.

Меры борьбы: 1. Пространственная изоляция посевов сои от многолетних бобовых трав, уничтожение тлей, агротехнические приемы (ранние сроки сева, загущенные посевы раннеспелых сортов). 2. Посев семенами, собранными со здоровых растений. 3. Выведение устойчивых сортов. [10, 34, 36, 48, 65, 151]

Turnip mosaic virus — Вирус мозаики турнепса

Частицы дл. 750 нм. Плавающая плотность в CsCl 1,335 г/см³. РНК составляет 5 % массы вируса, ее мол. масса $3,5 \cdot 10^6$.

Вирус-полифаг, повсеместно распространен на дикорастущих растениях из различных семейств. Из культурных растений чаще поражает капусту различных селекционных форм, турнепс, хрен, горчицу и др. На капусте кочанной вирус вызывает болезнь, которая называется черной кольцевой пятнистостью. Симптомы проявляются в виде мелких черных некротических колец или пятен, обильно покрывающих лист между жилками. Кольцевая пятнистость приобретает системный характер. Она видна на наружных листьях, а в кочанах при хранении вирус вызывает внутренний некроз.

На турнепсе первым симптомом заражения вирусом является пожелтение жилок и желтая крапчатость молодых листьев. Листья скручиваются и уменьшаются в размерах, растение отстает в росте. Позднее на листьях развивается мозаичная расцветка и курчавость. В цитоплазме клеток образуются Х-тела со структурами, характерными для цилиндрических включений потивирусов.

В качестве индикаторных растений могут использоваться марь амарантовидная (хлоротичные местные пятна), табак (коричневые некрозы через 7—10 сут), томфрена — (темно-зеленые округлые местные поражения, позже краснеющие).

Вирус переносится непersistентным путем многочисленными видами тлей. Довольно легко передается механически соком; не передается через семена.

ТТИ в соке составляет 56—60 °С, ПРС — 10^3 — 10^4 , ПСИ — 2—4 сут.

Умеренный иммуноген.

Распространение: повсеместно на культурных посевах крестоцветных культур.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Серологический. 3. Электронная микроскопия.

Меры борьбы: 1. Защита посевов от тли. 2. Выведение и использование устойчивых сортов. [151]

Bean common mosaic virus — Вирус обыкновенной мозаики фасоли

Частицы дл. 750 нм. Мол. масса белка оболочки (33—35) 10^5 .

Поражает в основном растения семейства бобовых (роды *Phaseolus*, *Pisum*, *Trifolium*, *Vicia*, *Vigna* и др.).

Симптомы на фасоли варьируют в зависимости от штамма вируса, сорта растения и времени заражения. Чаще они имеют вид темно-зеленой мозаичной пятнистости вдоль крупных жилок на общем хлоротичном фоне листа. В центре листовой пластинки темно-зеленые уча-

стки обычно пузыревидно вздуваются и лист становится морщинистым, от края скручиваясь вниз. Часто молодые верхушечные листья скручиваются трубкой или деформируются асимметрично. Такие симптомы обычно наблюдаются на растениях, инфицированных через семена. Растения заметно отстают в росте, хуже цветут и плодоносят. На первично зараженных растениях фасоли вирус вызывает скручивание верхушечных листьев краями вниз, хлоротичность и слабую мозаику (рис. 4.37). При повышенных температурах летом симптомы часто маскируются.

Индикаторным растением для вируса служит фасоль американского сорта Топ Кроп, на инокулированных примордиальных листьях ко-

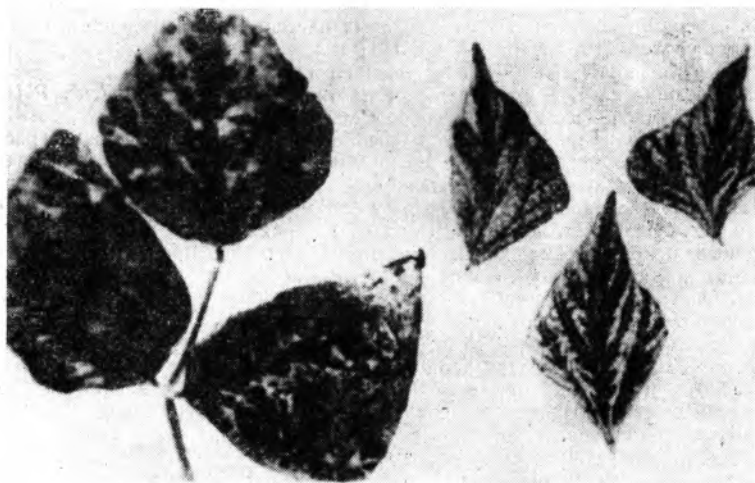


Рис. 4.37. Симптомы вируса обыкновенной мозаики фасоли на фасоли

торой появляются местные некрозы. Аналогичным образом на вирус реагируют сорта фасоли Пинто, Грейт Нозерн, Ред Мексикен.

Вирус переносится непersistентным способом многими видами тлей, питающихся на восприимчивых к нему растениях. В отличие от вируса желтой мозаики фасоли, передается семенами и пылью больных растений в значительных количествах. Передача семенами фасоли, например, может достигать 50 %; обнаружено также, что он передается семенами вигны (*Vigna sesquipedalis*) на 37 %. Передается механической инокуляцией сока.

ТТИ составляет 55—58 °С, ПРС — 10⁻³, ПСИ — 24—48 ч.

Умеренный иммуноген.

Распространение: повсеместно, в том числе в СССР.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Серологический.

3. Электронная микроскопия.

Меры борьбы: 1. Использование устойчивых сортов. 2. Посев семенами, отобранными со здоровых растений. 3. Борьба с тлями. [10, 34, 36, 48, 66, 151]

Tulip breaking virus — Вирус пестролепестности тюльпана
Частицы дл. 750 нм.

Вирус вызывает пестролистность тюльпана и болезни некоторых сортов лилии. Круг хозяев ограничен в основном растениями из семейства лилейных (роды *Tulipa*, *Lilium*, *Allium* и некоторыми другими).

На садовых сортах тюльпана наиболее ярко симптомы вируса проявляются на цветках. Они приобретают тонкий перистый рисунок по краям лепестков и полосатость по центральной части лепестков (рис. 4.38). На некоторых сортах тюльпанов кроме пестролистности появляется крапчатость или полосатость листьев, наблюдается отставание в росте, в сроках цветения. В клетках эпидермиса вирус вызывает образование Х-тел в цитоплазме.

В качестве индикаторного растения используют вид лилии *Lilium formosanum*, которая реагирует на заражение пестролистностью или штриховатостью листьев через 2 нед. после инокуляции.

Вирус переносится непersistентным способом несколькими видами тлей — *Aphis fabae*, *Aulacorthum circumflexus*, *A. solani*, *Dysaphis tulipae*, *Macrosiphum euphorbiae*, *Myzus persicae*.

ТТИ в соке составляет 65—70 °С, ПРС — 10⁻⁵, ПСИ — 4—6 сут.

Сильный иммуноген.

Распространение: во всех странах выращивания тюльпанов.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Электронная микроскопия. 3. Серологический.

Меры борьбы: санитарные мероприятия. [19, 21, 173]

Plum pox virus — Вирус шарки (оспы) сливы

Частицы дл. 76 нм.

Вирус-полифаг. Кроме сливы поражает абрикос, персик, миндаль, алычу и некоторые другие виды рода *Prunus*, а также ряд травянистых растений из различных семейств.

На листьях сливы образуются ярко-желтые узоры из пятен и полос различной формы. На плодах появляются постепенно некротизирующиеся темно-зеленые пятна, и они преждевременно опадают.

В качестве индикаторных растений можно использовать марь пахучую (на инокулированных листьях которой образуются мелкие темные или охристые поражения) и другие растения. В клетках инфицированных растений выявляются Х-тела в цитоплазме и паракристаллические включения в ядрах.

Вирус переносится в естественных условиях тлями *Aphis craccivora*, *A. spiraeicola*, *Brachycaudas helichrysi*, *B. caudus* *Myzus persicae*, *M. varians*, *Phorodon humuli* и, возможно, другими видами непersistентным способом. Семенами не передается. Инфекция культурных



Рис. 4.38. Симптомы вируса пестролепестности тюльпана на цветке тюльпана (фото Зирки Т. И.)

косточковых распространяется при прививках. Передается механической инокуляцией сока.

ТТИ составляет 51—54 °С, ПРС — 10^{-4} , ПСИ — 1—2 сут.

Распространение: повсеместно.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Серологический.

3. Электронная микроскопия.

Меры борьбы: борьба с тлями — переносчиками вируса. [9, 128, 152]

Potato virus A — А-вирус картофеля

Вирус-полифаг. Способен заражать свыше 50 видов семейства пасленовых.

На картофеле симптомы сильно отличаются в зависимости от штамма и сорта растения. На многих сортах инфекция не вызывает видимых симптомов. Некоторые сорта реагируют на А-вирус некрозом верхушки, который затем распространяется вниз по растению и может вызвать его гибель (сорта Эпикур, Кинг Эдвард, Сако и др.). Клубни таких растений часто некротизируются. Снижает урожай клубней (потери до 40 %), а при совместном заражении с Х-вирусом и другими вирусами ущерб достигает 60—80 %.

Индикаторными растениями являются: паслен *Solanum demissum* (на листьях образуются синева-черные локальные небольшие пятна округлой формы); томаты (появление на листьях темных местных некрозов, которые затем становятся системными).

Вирус переносится тлями *Myzus persicae* и *M. circumflexus*. Механической инокуляцией сока передается с трудом.

Умеренный иммуноген.

ТТИ составляет 44—52 °С, ПРС — 5— 10^3 , ПСИ — 12—24 ч.

Умеренный иммуноген.

Распространение: во всех районах возделывания картофеля.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Серологический.

Меры борьбы: борьба с тлями — переносчиками вируса. [34, 35, 48, 55, 151]

Группа Х-вируса картофеля

Международное название: **Потексвирусы (Potexvirus)**

Название группы происходит от начальных букв английского названия типового представителя группы — **potato X-virus**.

Нитевидные частицы дл. 470—580 нм и диам. 13 нм со спиральной симметрией и шагом спирали 3,4 нм. Нуклеиновая кислота представлена одной молекулой линейной онРНК с мол. массой $2,1 \cdot 10^6$, составляющей 5 % массы частицы. Один полипептид оболочки мол. массой $(18-23) \cdot 10^3$. Липиды и углеводы не обнаружены.

Физико-химические свойства: мол. масса $35 \cdot 10^6$; $S_{20, w}$ 115—130; плавающая плотность в CsCl 1,31 г/см³; частицы стабильны.

Волокнистые цитоплазматические включения, состоящие из вирусных частиц, часто в виде полос; некоторые члены индуцируют ядерные включения различного строения.

Круг растений-хозяев узкий для отдельных вирусов. Легко передается механически при контакте между растениями. Переносчики неизвестны.

Представители группы: **Potato virus X — Х-вирус картофеля** (типичный член); **Cactus virus X — Х-вирус кактуса**; **Cassava common mosaic virus — вирус обыкновенной мозаики маниока**; **Clover yellow mosaic virus — вирус желтой мозаики клевера**; **Commelina virus X — Х-вирус коммелины**; **Cymbidium mosaic virus — вирус мозаики цимбидиума**; **Foxtail mosaic virus — вирус мозаики лихихвоста**; **Hydrangea ringspot virus — вирус кольцевой пятнистости гортензии**; **Lily virus-**

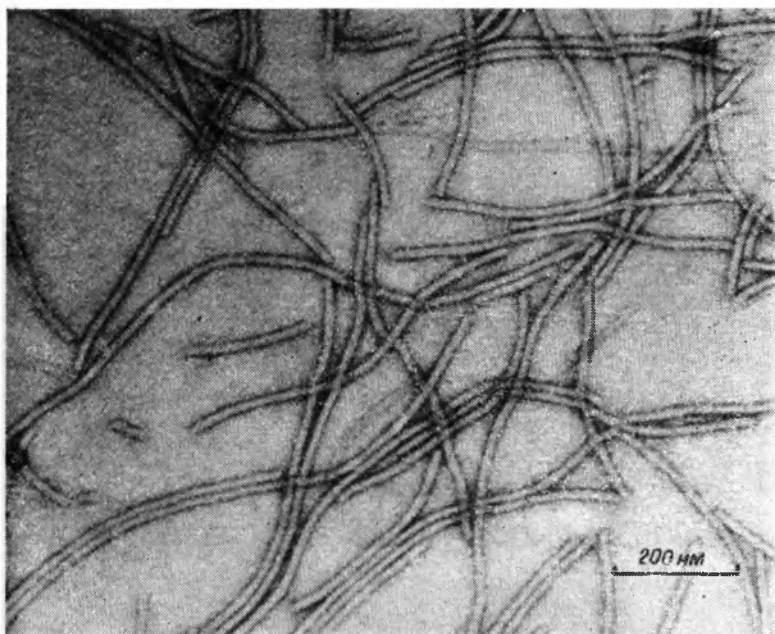


Рис. 4.39. Частицы X-вируса картофеля

Рис. 4.40. Симптомы X-вируса картофеля на листе картофеля

X — X-вирус лилии; *Narcissus mosaic virus* — вирус мозаики нарцисса; *Nerine virus X* — X-вирус нерины; *Papaya mosaic virus* — вирус мозаики дынного дерева; *Perino mosaic virus* — вирус мозаики дынной груши; *Plantago severe mottle virus* — вирус резкой крапчатости подорожника; *Plantago virus X* — X-вирус подорожника; *Viola mottle virus* — вирус крапчатости фиалки; *White clover mosaic virus* — вирус мозаики белого клевера. Группа включает 18 возможных членов. [2, 32, 33, 87, 103, 142]

Potato virus X — X-вирус картофеля

Гибкие палочки дл. 517 нм и шир. 17 нм (рис. 4.39).

На картофеле в зависимости от штамма, сорта и условий выращивания вызывает симптомы некроза верхушки, крапчатой мозаики



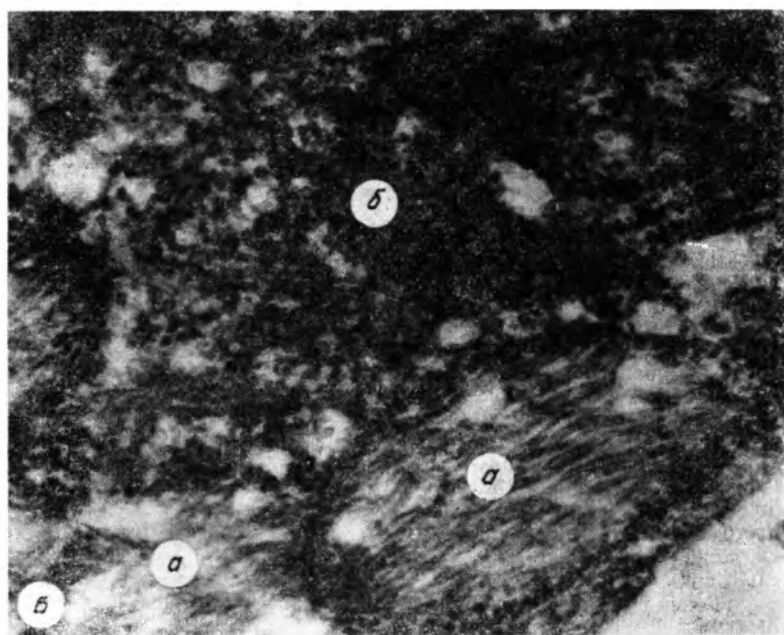
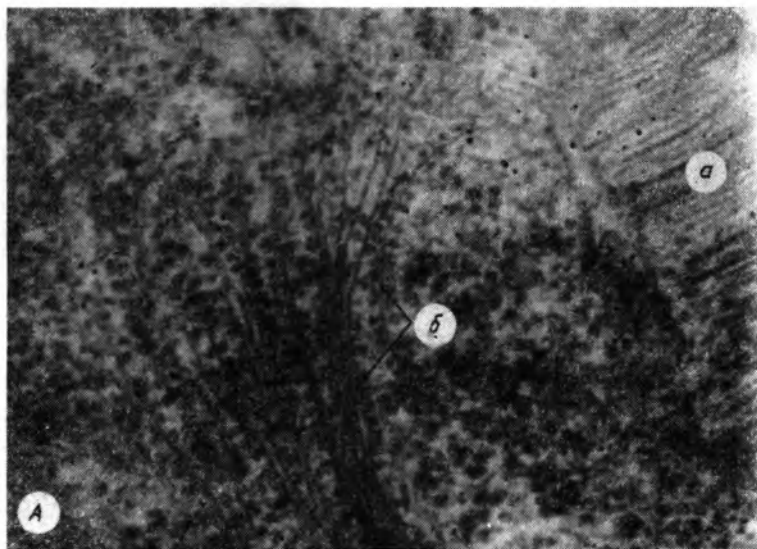


Рис. 4.41. Изогнутые (А) и спирально закрученные (Б) мембранные включения Х-вируса картофеля в клетке дурмана:
 а — скопление вирусных частиц; б — мембранные структуры с рибосомальными частицами

(рис. 4.40) либо не вызывает внешних симптомов, хотя накапливается в значительном количестве. В клетках инфицированного растения приводит к образованию внутриклеточных включений, наиболее характерными из которых являются мембранные включения своеобразной морфологии (рис. 4.41). Кроме картофеля заражает по крайней мере 240 видов растений из 16 семейств, главным образом пасленовые.

Переносчики неизвестны. Легко передается при механическом контакте растений и обработке посевов, инокуляцией сока. Распространяется посадочным материалом.

Растения-индикаторы: гомфрена и марь амарантовидная реагируют на вирус местными некрозами на инокулированных листьях.

ТТИ составляет 68—76 °С; ПРС — 10^{-5} — 10^{-6} , ПСИ — 1 мес. — 1 год.

Сильный иммуноген.

Распространение: во всех районах возделывания картофеля. Причиняет существенный ущерб урожаю.

Методы диагностики: 1. Серологический. 2. Биотестирование. 3. Электронная микроскопия.

Меры борьбы: не разработаны. [10, 32, 33, 34, 35, 48, 56, 151]

Potato aucuba mosaic virus — Вирус аукуба мозаики картофеля
Вирионы дл. 580 нм и шир. 11 нм.



Рис. 4.42. Симптомы вируса аукуба-мозаики картофеля на листьях картофеля

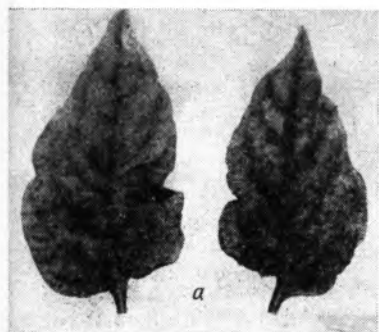


Рис. 4.43. Симптомы вируса аукуба-мозаики картофеля на листьях перца (а) и дурмана индийского (б)

Штаммовый состав разнообразен. В зависимости от штамма, сорта картофеля и внешних условий вызывает разные симптомы на растениях — некроз верхушек, желтую пятнистость и мозаику листьев

(рис. 4.42), некротизацию клубней. Круг растений-хозяев в основном ограничен видами из семейства пасленовых, однако к вирусу восприимчивы и отдельные виды из семейств ширичевых, бобовых, маревых и некоторых других.

Индикаторные растения: дурман *Datura metel* (рис. 4.43) — симптомы в виде серых концентрических некрозов на инокулированных листьях); паслен *Solanum demissum* — кольцевые темно-коричневые некрозы.

Передается механической инокуляцией сока, прививкой. Переносчиками вируса в природе являются тли *Myzus persicae*, *Aphis nasturtii*, *Aulacorthum circumplexus*, *A. solani*, передающие вирус непersistентным способом.

ТТИ в соке составляет 65—70 °С, ПРС — 10^{-5} — 10^{-6} , ПСИ — 1—3 мес.

Распространение: повсеместно. Снижает урожай картофеля приблизительно на 10 %.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Серологический. 3. Электронная микроскопия.

Рис. 4.44. Симптомы вируса кольцевой пятнистости гортензии на листьях гортензии (фото Зирки Т. И.)

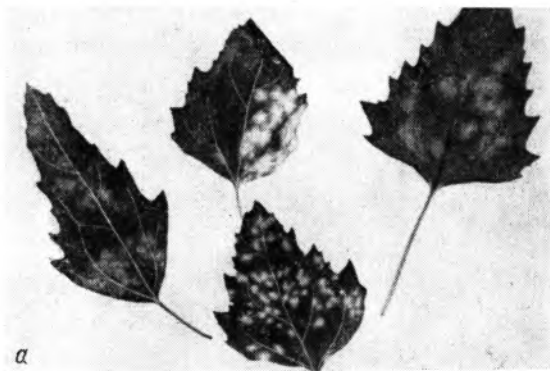
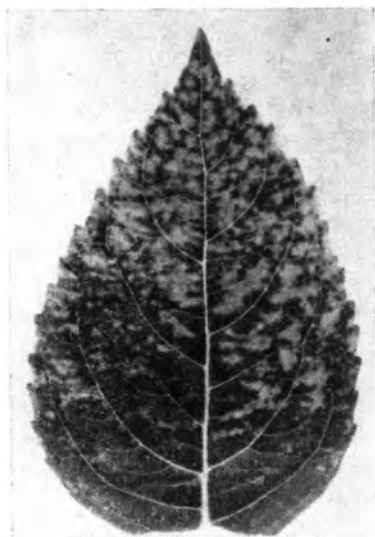


Рис. 4.45. Симптомы вируса кольцевой пятнистости гортензии на листе мари амарантовидной (а) и гомфрены го ловчатой (б) (фото Зирки Т. И.)

Меры борьбы: борьба с тлями — переносчиками вируса. [1, 34, 35, 50, 51, 127, 151]

Hydrangea ringspot virus — Вирус кольцевой пятнистости гортензии
Частицы нитевидной формы дл. 493×13 нм.

Естественным растением-хозяином является только гортензия крупнолистная. Характерным симптомом является слабая кольцевая пятнистость, иногда приобретающая красноватый оттенок (рис. 4.44) на старых листьях. Круг экспериментальных растений-хозяев относительно узок. Эффективными растениями-индикаторами являются гомфрена и марь амарантовидная (рис. 4.45).

Передается механической инокуляцией сока инструментами. Семенами не передается, переносчики неизвестны.

ТТИ составляет 72°C , ПРС — 10^{-5} , ПСИ — 2 сут.

Распространение: США, Англия, Франция, Италия, ГДР, ФРГ, Швеция, Дания, Бельгия, Новая Зеландия, СССР.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Электронная микроскопия. 3. Серологический.

Меры борьбы: 1. Выбраковка больных растений. 2. Создание здоровых маточных насаждений (термотерапия). 3. Выведение и использование устойчивых сортов. [129, 153]

Cymbidium mosaic virus — Вирус мозаики цимбидиума

Нитевидные частицы дл. $452\text{--}500$ нм, шир. $17\text{--}18$ нм.

Вирус-полифаг. На цимбидиуме вызывает светло-зеленую мозаичность листьев, часто сопровождающуюся некрозами (рис. 4.46).

Эффективным растением-индикатором с локальной реакцией является дурман обыкновенный (рис. 4.47).

Распространяется посадочным материалом, переносчики неизвестны.

ТТИ в соке составляет $70\text{--}75^\circ\text{C}$, ПРС — $10^{-3} \text{--} 5 \cdot 10^{-6}$, ПСИ — 7 сут при к. т.

Распространение: Австралия, США, Бразилия, Англия, Бельгия, Нидерланды, СССР и другие страны.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Электронная микроскопия. 3. Серологический.

Меры борьбы: 1. Выбраковка больных растений. 2. Микроклональное размножение здоровых протестированных растений. 3. Дезинфекция инструмента при уходе за растениями и срезке цветочной продукции. [19, 84, 153]

Cactus virus X — X-вирус кактуса

Частицы размером 520×13 нм.

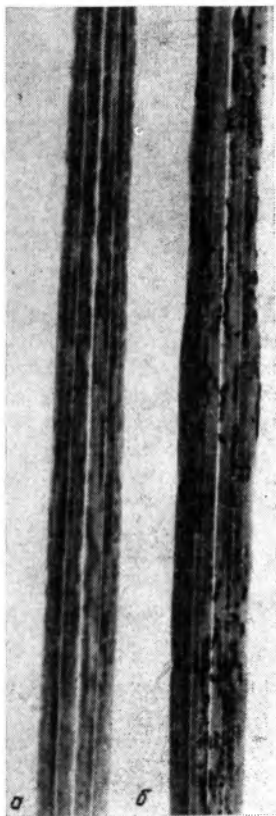


Рис. 4.46. Симптомы вируса мозаики цимбидиума на листе цимбидиума гибридного:

а — мозаичность; б — некротические штрихи (фото Зирки Т. И.)

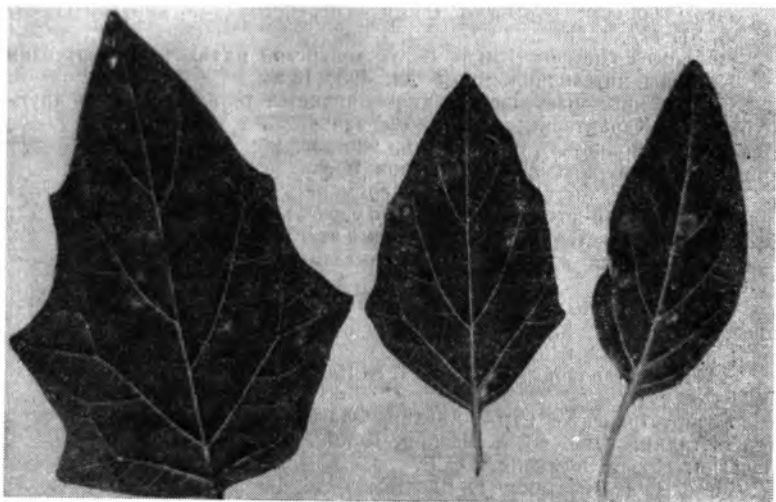
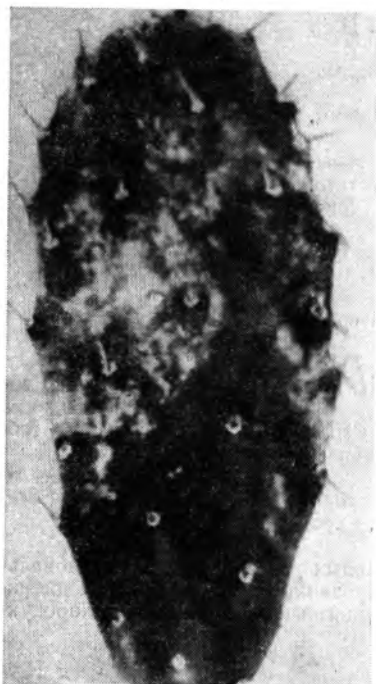


Рис. 4.47. Симптомы вируса мозаики цимбидиума на листьях дурмана обыкновенного (фото Зирки Т. И.)



В связи с особенностями морфологического строения кактусов внешние признаки поражения не всегда дают четкую картину. Чаще всего симптомы проявляются в виде мелкоточечной хлоротической пятнистости по всей поверхности растения и некротизации тканей на отдельных участках (рис. 4.48). В условиях культуры передается от больных опунций на здоровые отростками. В эксперименте передается инокуляцией сока механически.

ТТИ составляет 80—82 °С, ПРС — 10^{-5} — 10^{-6} .

Распространение: повсеместно на различных видах кактусов. Зарегистрирован в СССР.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Электронная микроскопия.

Меры борьбы: дезинфекция инструмента. [5, 58]

Рис. 4.48. Симптомы X-вируса кактуса на листе опунции

Группа вируса мозаики табака

Международное название: **Тобамовирусы (Tobamovirus).**

Название группы происходит от начальных букв английского названия типичного представителя — **Tobacco mosaic virus.**

Удлиненные жесткие частицы диам. около 18 нм и дл. 300 нм, со спиральной симметрией с шагом спирали 2,3 нм (рис. 4.49). Одна молекула линейной онРНК, мол. массой $2 \cdot 10^6$. Один полипептид оболочки, мол. массой $(17-18) \cdot 10^3$. Липиды и углеводы не обнаружены.

Физико-химические свойства: мол. масса $40 \cdot 10^5$; $S_{20, w}$ 194, плотность в CsCl 1,325 г/см, частицы очень стабильны.

Вирус реплицируется в цитоплазме, индуцируя характерные вироплазмы. Вирусные частицы часто формируют крупные кристаллические образования, видимые в световом микроскопе.

Большинство членов группы имеют умеренный круг растений-хозяев. Легко передаются механической инокуляцией сока. Некоторые члены передаются семенами.

Представители группы: Tobacco mosaic virus — вирус табачной мозаики (типичный член); Cucumber green mottle mosaic virus — вирус зеленой крапчатой мозаики огурца; Cucumber virus 4 — вирус огурца 4; Frangipani mosaic virus — вирус мозаики красного жасмина; Oenothera lutea ringspot virus — вирус кольцевой пятнистости одонтоглоссума; Ribgrass mosaic virus — вирус мозаики подорожника; Sammon's opuntia virus — вирус опунции Сэммонса; Sunhemp mosaic virus — вирус мозаики конопли; Tomato mosaic virus — вирус мозаики томата; U-2 tobacco mosaic virus — вирус мозаики У-2 табака. Группа включает 6 возможных членов. [87, 97, 103, 111, 142, 166]

Tobacco mosaic virus — Вирус табачной мозаики

Выделен из растений многих видов разнообразных семейств в виде многочисленных штаммов, которые могут отличаться от типичного некоторыми свойствами. На табаке обычный штамм вызывает пожелтение жилок, а затем различную степень нарушений нормального вида листьев — мозаичную пятнистость, деформированность, темно-зеленую пузырчатость и др. Этот штамм имеет чрезвычайно широкий круг растений-хозяев.

Для диагностики обычного штамма ВТМ используют табак (сорт Самсун), табак клейкий, фасоль (сорт Пинто), марь амарантовидную и некоторые другие растения, которые образуют локальные некрозы на инокулированных листьях (рис. 4.50).

Передается чрезвычайно легко механически. Естественные переносчики неизвестны.

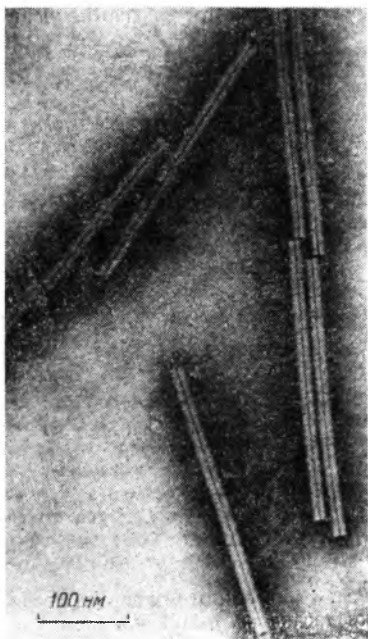


Рис. 4. 49. Частицы вируса табачной мозаики

В клетках табака и других растений вирус образует характерные аморфные включения (Х-тела) и кристаллические образования.

ТТИ сока составляет 93 °С, ПРС — 10⁻⁹, ПСИ — несколько мес. В сигаретном табаке сохраняет инфекционность в течение нескольких лет.

Распространение: повсеместно.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Световая и электронная микроскопия. 3. Серологический.

Меры борьбы: 1. Выведение и использование устойчивых сортов. 2. Санитарные мероприятия. [10, 34, 48, 111, 151, 178]

Cucumber green mottle virus — Вирус зеленой крапчатой мозаики огурца

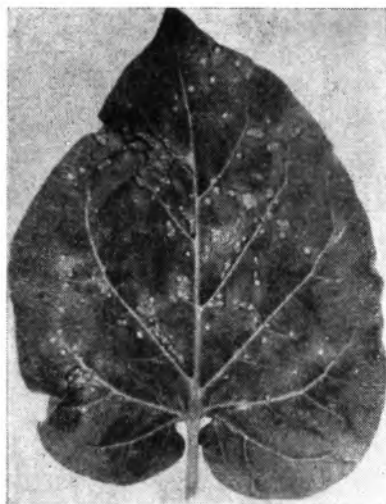


Рис. 4.50. Симптомы вируса мозаики табака на табаке клейком

Частицы дл. 275—300 нм и диам. 17 нм.

Имеет довольно ограниченный круг растений-хозяев, главным образом из семейства тыквенных. На листьях огурца вирус вызывает сначала потемнение жилок, а затем хлоротичную пятнистость, пузыревидность между жилками. Растения отстают в росте, стареют и отмирают раньше здоровых. На плодах четких симптомов, как правило, нет.

При механической инокуляции на листьях мари сизой и степной образуются первичные локальные хлоротичные кольца. Передается при механическом контакте при попадании сока больных растений в здоровые. Естественные переносчики вируса неизвестны.

ТТИ составляет 85 — 90 °С, ПРС — 10⁻¹⁰, ПСИ — более года.

Распространение: широкое в условиях закрытого грунта, в том числе в СССР.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Электронная микроскопия.

Меры борьбы: 1. Выбраковка больных растений. 2. Меры предосторожности при обработке растений в теплице. 3. Использование устойчивых сортов. [10, 34, 48, 103, 152]

Beet necrotic yellow vein mosaic virus — Вирус некротического пожелтения жилок свеклы

Частицы дл. около 930 нм, 270 нм и 65—105 нм (рис. 4.51).

Круг растений-хозяев узкий, ограничен в основном видами семейства маревых (15 видов).

На свекле вызывает «ризоманию». Больные растения характеризуются пожелтением листьев, некротическим хлорозом жилок, скручиванием, увяданием и остановкой роста, связанными с повреждением корней.

На листьях свеклы крупносемянной механическая инокуляция сока вызывает образование локальных хлоротичных пятен, которые затем приобретают системный характер. На видах мари амарантовидной и рисовой через 5—7 сут после инокуляции образуются местные хлоротичные, некротизирующиеся пестрые пятна; кольца или

концентрические кольца характерны для листьев шпината новозеландского.

Вirus, по-видимому, передается спорами гриба *Polymixa betae*, паразитирующего на корнях свеклы. Инфекция в сухой почве сохраняется свыше 4 лет. Легко передается механической инокуляцией сока.

Умеренный иммуноген.

ТТИ составляет 65—70 °С, ПРС — 10^{-4} и ПСИ — 6 сут.

Распространение: ряд свеклосеющих районов мира (Франция, Италия, Япония, СССР).

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Электронная микроскопия. 3. Серологический.

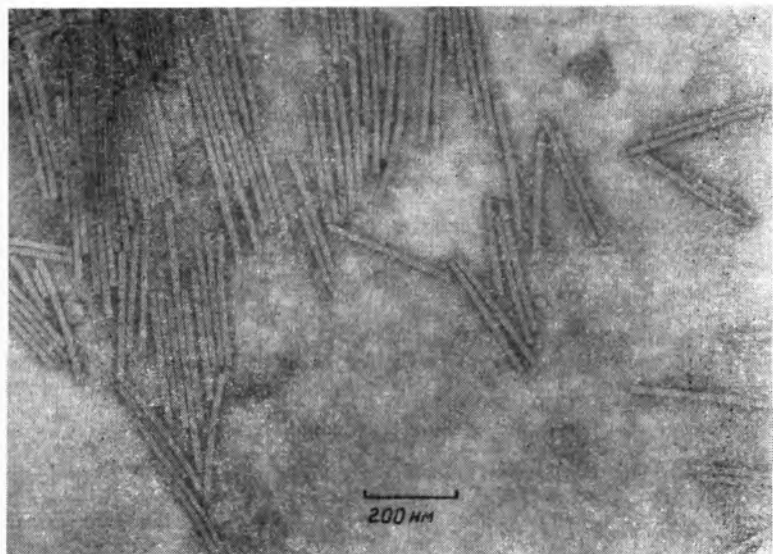


Рис. 4. 51. Частицы вируса некротического пожелтения листьев свеклы (фото Колесник Л. В.)

Меры борьбы: 1. Мероприятия по ограничению распространения в почве гриба — переносчика вируса. 2. Селекция устойчивых сортов. [11, 29, 67, 166]

Potato mop top virus — Вирус щетковидности верхушки картофеля
Палочковидные частицы дл. 250 — 300 × 17 нм и 100 — 160 × 17 нм. Инфекционны только частицы большей дл.

Круг растений-хозяев сравнительно узкий. Заражает в основном пасленовые и некоторые маревые растения.

На картофеле при естественном заражении вызывает характерные симптомы сильного укорачивания междоузлий побегов, измельчения листьев и их скручивания, в результате чего верхушка растения становится кустистой. Рост сильно замедляется. На нижних и средних листьях появляются желтая нерегулярная пятнистость, кольца или линии. Иногда хлоротичность листьев переходит в мозаичность на верхних листьях. Клубни инфицированных растений имеют на поверхности некротические пятна или концентрические кольца и дуги, трещины. На

срезе клубней видны темные некротизирующие пятна, кольца или дуги. Симптомы могут варьировать в зависимости от сорта картофеля.

При искусственном заражении мари амарантовидной на седьмые—десятые сутки после механической инокуляции сока образуются мелкие хлоротические местные пятна, которые постепенно приобретают вид кольцевых пятен. На листьях мари рисовой также образуются хлоротичные местные пятна.

Вирус передается спорами почвенного гриба *Spongospora subterranea*. Зараженные клубни являются источником вторичного заражения картофеля. Механической инокуляцией сока передается с трудом.

ТТИ составляет 75—80 °С, ПРС — 10⁻⁸, ПСИ — 10 нед. при к. т.

Распространение: страны Европы.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Серологический. 3. Электронная микроскопия.

Меры борьбы: 1. Выбраковка больных растений и пораженных клубней. 2. Возделывание устойчивых сортов на зараженных грибом-переносчиком почвах. [105, 151]

***Narcissus mosaic virus* — Вирус мозаики нарцисса**

Палочковидные частицы дл. 548—568 нм.

Поражает нарцисс восточный. Группу тацентных, поэтических и жонкилий не заражает. У основания листьев нарцисса развивается слабая мозаичность, более заметная во время цветения и после него. На цветках и луковицах симптомы отсутствуют. Экспериментально удалось заразить 28 видов культурных и диких видов из различных семейств.

Легко передается инокуляцией сока и переносится от больного растения на здоровые при срезке цветков. Семенами не передается.

ТТИ сока составляет 75 °С, ПРС — 10⁻⁸, ПСИ — 3 мес при к. т.

Распространение: широкое в США, Японии, Великобритании, Нидерландах, Дании, Болгарии, ГДР, ФРГ, Ирландии, Норвегии, Португалии, Швеции и СССР.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Электронная микроскопия.

Меры борьбы: 1. Выбраковка больных растений. 2. Дезинфекция инструментов. 3. Оздоровление полностью зараженных сортов методом культуры верхушечных меристем. 4. Тестирование маточных насаждений. [19, 21, 147, 153]

ВИРУСЫ С РАЗДЕЛЕННЫМ ДВУХКОМПОНЕНТНЫМ ГЕНОМОМ

Группа вируса кольцевой пятнистости гвоздики

Международное название: **Диантовirus (Dianthovirus)**. Название группы происходит от латинского родового названия гвоздики *Dianthus*.

Частицы полиэдрические диам. 31 — 34 нм. Две молекулы положительно-геномной онРНК с мол. массой 1,5 и 0,5 · 10⁶. Более крупная РНК содержит цистрон белка оболочки. Два полипептида оболочки с мол. массой 40 · 10³. Липиды и углеводы не обнаружены.

Физико-химические свойства: мол. масса 7,1 · 10⁶, плавучая плотность в CsCl — 1,37 г/см³, S_{20, w} 135.

Сильные иммуногены. Вирусные частицы локализованы в цитоплазме; рассеяны или сгруппированы. Представители группы имеют широкий круг растений-хозяев. Легко передаются экспериментально механической инокуляцией сока и естественным путем через почву.

Представители группы: *Carnation ringspot virus* — вирус кольцевой пятнистости гвоздики (типичный член); *Red clover necrotic mosaic*

virus — вирус некротической мозаики красного клевера, Sweet clover necrotic mosaic virus — вирус некротической мозаики донника. [142]

Carnation ringspot virus — Вирус кольцевой пятнистости гвоздики
Полиэдрические частицы диам. 29 нм.

Вирус-монофаг; поражает только гвоздику ремонтантную (*Dianthus caryophyllus*). Может поражать практически все сорта гвоздики группы Сим, однако ощутимый вред приносит только в запущенных хозяйствах.

На молодых листьях промышленных сортов появляются хлоротические и полунекротические, часто концентрические кольца, круглые серые и желтые пятна, линейный узор или крапчатость, иногда боковые изгибы, искривление и светлокоричневые некрозы на концах листьев. Растения плохо растут, листья мелкие, основания старых листьев красноватые; красновато-коричневая окраска появляется иногда и на стеблях. Цветки более мелкие, лепестки искривляются и пестреют. Сильно снижается качество и урожай цветков (на 15—20 %).

Переносится нематодами *Longidorus macrosoma* и *Xiphinema diversicaudatum*. Очень легко распространяется от растения к растению при срезке черенков и цветков ножом; при ручной выломке — значительно слабее. Семенами не передается. В экспериментальных условиях передается инокуляцией сока и прививкой.

ТТИ составляет — 90 °С; ПРС — $2 \cdot 10^{-2}$. ПСИ — 16 сут.

Распространение: США, Канада, Англия, Нидерланды, Дания, Франция, Италия, Испания, Чехословакия, Польша, Франция, СССР.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Электронная микроскопия. 3. Серологический.

Меры борьбы: 1. Выбраковка больных растений. 2. Меры предосторожности при уходе за растениями при срезе цветочной продукции. 3. Борьба с нематодами. 4. Создание безвирусных маточников из меристемных растений. [21, 114, 153]

Группа вируса мозаики коровьего гороха

Международное название: **Комовирусы (Comovirus)**. Название группы происходит от начальных букв английского названия типичного представителя группы *Cowpea mosaic virus*.

Два вида линейной положительно-геномной онРНК с мол. массой $2,4 \cdot 10^6$ (РНК-1) и $1,4 \cdot 10^6$ (РНК-2).

Два оболочечных полипептида мол. массой 22 и $42 \cdot 10^3$. Более мелкий, а у некоторых представителей группы оба полипептида могут частично деградировать в результате протеолитического расщепления *in vivo* и *in vitro*. Липиды не обнаружены. Белки оболочки могут быть гликозилированы.

Физико-химические свойства: частицы обычно очень стабильны и седиментируют как 3 компонента — Т, М и В, содержащие соответственно 0, 25 и 37 % по массе РНК с $S_{20,w}$ 58,98 и 118, и мол. массой — $(3,8, 5,2 \text{ и } 6,2) \cdot 10^6$. Коэффициенты диффузии всех трех компонентов около $1,30 \times 10^{-7} \text{ см}^2/\text{с}$. Плавающие плотности в CsCl 1,29 (Т), 1,41 (М) и 1,44—1,46 (В) г/см³.

Представители группы: *Cowpea mosaic virus* — вирус мозаики коровьего гороха (типичный член); *Andean potato mottle virus* — вирус крапчатости андийского картофеля; *Bean pod mottle virus* — вирус крапчатости бобов фасоли; *Bean rugose mosaic virus* — вирус морщинистой мозаики фасоли; *Broad bean stain virus* — вирус окрашивания конских бобов; *Cowpea severe mosaic virus* — вирус суровой мозаики коровьего гороха; *Glycine mosaic virus* — вирус мозаики глицинии; *Quail pea mosaic virus* — вирус мозаики перепелиного гороха; *Ra-*

dish mosaic virus — вирус мозаики редиса; Red clover mosaic virus — вирус крапчатости красного клевера; Squash mosaic virus — вирус мозаики кабачка; вирус настоящей мозаики конских бобов. Группа включает 1 возможный член. [25, 69, 87, 103, 142]

Cowpea mosaic virus — Вирус мозаики коровьего гороха

Сферические частицы диам. 30 нм (рис. 4.52).

Вирус-полифаг. На первичных листьях инокулированного коровьего гороха проявляется яркая диффузная крапчатость через 3 сут после заражения. На первых тройчатых листьях наблюдается только посветление жилок, на вторых — хлоротическая мозаика; последующие листья деформируются и опадают. Пораженные растения растут медленно, становятся карликовыми, с укороченными междоузлиями.

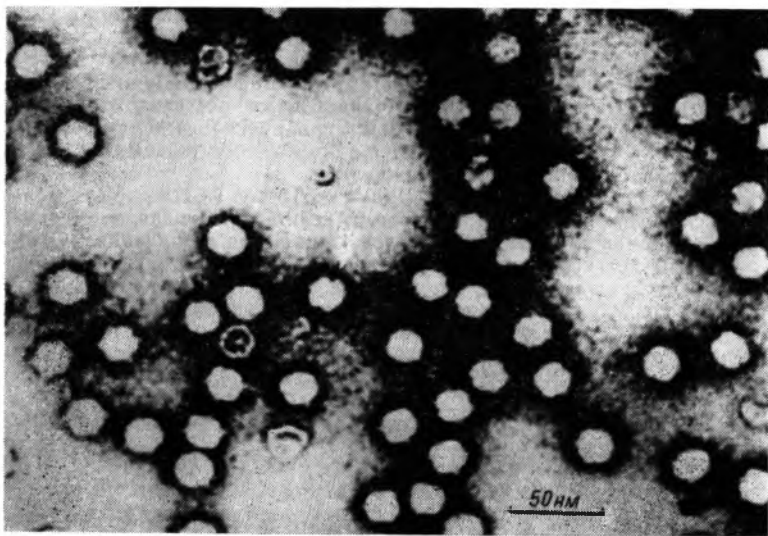


Рис. 4. 52. Частицы вируса мозаики коровьего гороха

В природе распространяется персиковой и другими видами тлей. На 20 % передаются семенами коровьего гороха.

ТТИ составляет 56—64 °С, ПРС — 10^{-3} , ПСИ — 2—3 сут.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Электронная микроскопия.

Меры борьбы: 1. Отбор здорового семенного материала. 2. Борьба с переносчиками. 3. Выведение устойчивых сортов. [36, 103, 151, 171]

Andean potato mottle virus — Вирус крапчатости андийского картофеля
Изометрические частицы диам. 28 нм.

Растение-хозяин — картофель. При поражении наблюдается крапчатость (от сильной до слабой), деформация листьев, системные хлоротические пятна, карликовость, угнетение роста растений, иногда жесткая морщинистость, мозаика листьев.

Распространяется посадочным материалом, при контакте растений в поле.

Распространение: андийская зона Южной Америки. Карантинный вирус для СССР.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Серологический.
Меры борьбы: 1. Карантинные ограничения. 2. Выбраковка больных растений. 3. Выведение устойчивых сортов. [89]

Red clover mottle virus — Вирус крапчатости красного клевера
Сферические частицы диам. 30 нм (рис. 4.53).

Специализация: красный клевер и горох. На сеянцах красного клевера развивается хлороз жилок через 12—15 сут после инокуляции. Затем следуют общий хлороз, крапчатость, хлоротические кольца и пятна, морщинистость листьев (рис. 4.54, 4.55).

В природе распространяется клеверными побеговыми долгоносиками (*Arion arvensis*, *A. varipes*). Растениями-резервуарами являются многолетние бобовые.

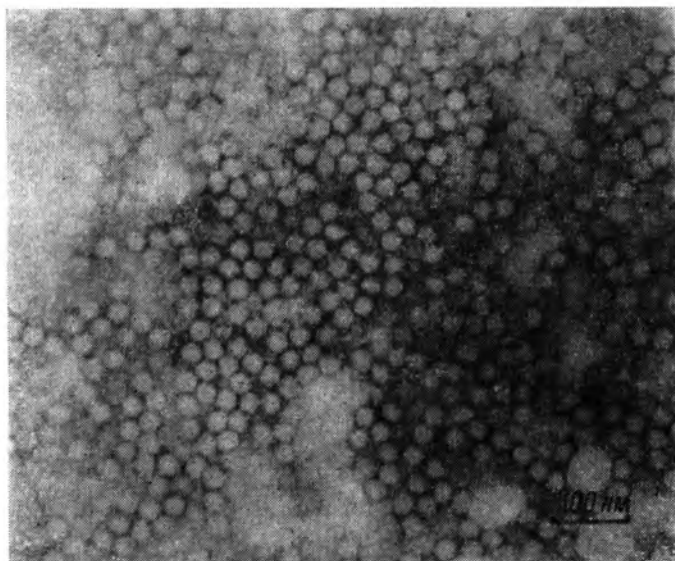


Рис. 4.53. Частицы вируса крапчатости красного клевера

ТТИ составляет 63—75 °С, ПРС — 10^{-3} — 10^{-6} , ПСИ — 29 сут при к. т.

Распространение: Северная, Западная и Средняя Европа. В СССР детально изучен на Украине.

Методы диагностики: 1. Биотестирование (растениями-индикаторами являются несколько видов семейства бобовых) (рис. 4.54—4.56) и других семейств. 2. Электронная микроскопия. 3. Серологический.

Меры борьбы: разработаны слабо. [151, 170]

Broad bean true mosaic virus — Вирус настоящей мозаики бобов
Изометрические частицы диам. 25 нм.

Естественными хозяевами являются бобы и горох. На зараженных бобах и горохе резко выражена хлоротичная мозаичность.

В природе распространяется семенами (на 4—26 %) и жуками-долгоносиками (*Arion viciae*, *Sitona lineatus*).

ТТИ в соке составляет — 67—75 °С; ПРС — 10^{-4} ; ПСИ — 6-7 сут при к. т.

Распространение: спорадическое в Европе и Северо-Западной Африке. В СССР описан в Литовской ССР.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. В качестве растений-индикаторов используются некоторые виды семейства бобовых, а так-

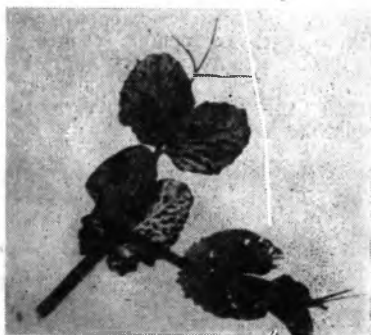
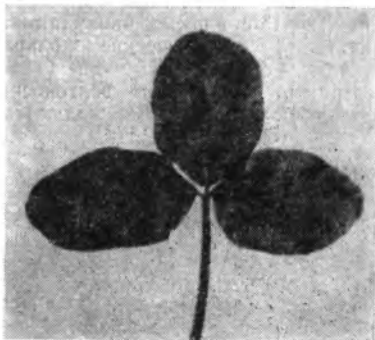


Рис. 4.54. Симптомы вируса крапчатости красного клевера на листе клевера (фото Лапчик Л. Г.)

Рис. 4.55. Симптомы вируса крапчатости красного клевера на горохе

же несколько видов из других семейств. 2. Электронная микроскопия. 3. Серологический.

Меры борьбы: не разработаны. [99, 103, 151]

Radisch mosaic virus — Вирус мозаики редиса

Сферические частицы диам. 39 нм.

Поражает некоторых представителей семейства крестоцветных: редис, турнепс, цветную капусту, лобу или китайскую редьку, горчицу полевую, желтушник. Экспериментальными хозяевами являются большинство видов крестоцветных, а также несколько видов из других семейств. Известен в виде двух штаммов: японо-американского и европейского.

Симптомы варьируют в зависимости от вида растения. У редиса и лобы наблюдается угнетение в росте, мозаичность и сильная деформация листьев, слабый некроз жилок; у редьки — системная крапчатость. Турнепс реагирует на заражение карликовостью, на листьях развиваются хлороз, некротические пятна, линии и кольцевые узоры, некроз черешков и курчавость молодых листьев.

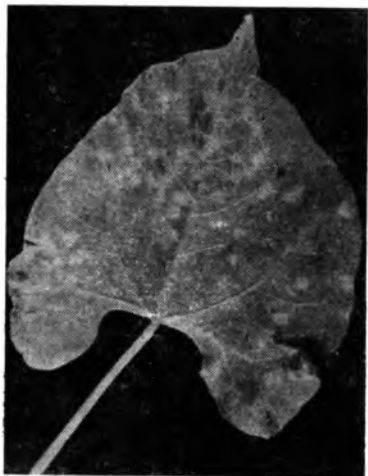


Рис. 4.56. Симптомы вируса крапчатости красного клевера на листе фасоли (фото Лапчик Л. Г.)

В качестве переносчиков известны тля (*Lipaphis erysimi*) и долгоносик (*Eritrix hertipennis*).

ТТИ составляет 75—80 °С, ПРС — 10^{-3} — 10^{-4} , ПСИ — 16 сут.

Сильный иммуноген.

Распространение: США, Япония, Европа (Югославия, Австрия, Венгрия, Англия, ГДР, Италия, СССР), Индия.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Электронная микроскопия. 3. Серологический.

Меры борьбы: разработаны слабо. [8, 16, 26, 72, 152]

Группа вируса кольцевой пятнистости табака

Международное название: **Неповирусы (Nepovirus)**. Название группы происходит от начальных букв английских слов «переносимые нематодами» (*Nematode transmitted*) и «полиэдрический» (*Poli-hedrical*), подчеркивающих характерные особенности представителей группы. Все 3 компонента седиментации имеют изометрические частицы (часто с гексагональными очертаниями) диам. 28 нм. М-частицы содержат единственную молекулу РНК-2, В-частицы — единственную молекулу РНК-1; некоторые представители имеют тип частиц В, с двумя молекулами РНК-2.

Нуклеиновая кислота представлена двумя видами линейной положительного-геномной онРНК с мол. массой $8 \cdot 10^6$ (РНК-1) и $(1,3-2,4) \cdot 10^6$ (РНК-2). Две молекулы РНК имеют небольшую гомологию в последовательности оснований. Каждая молекула РНК имеет поли (А) последовательность на 3'-конце и мелкий полипептид (мол. масса $(3-6) \cdot 10^3$), ковалентно связанный, по-видимому, с его 5'-концом; ферментативное расщепление этого полипептида уменьшает или устраняет инфекционность РНК. Полипептид оболочки мол. массой $(55-60) \cdot 10^3$. Липиды и углеводы не обнаружены.

Физико-химические свойства: частицы обычно очень стабильны, у большинства представителей седиментируют тремя компонентами — Т, М и В, содержащими соответственно 0,27—40 и 42—46 % РНК по массе $S_{20, w}$ между 49—56, 86—128 и 115—134, и мол. массой 3,2—3,4; 4,6—5,8 и $(6,0-6,2) \cdot 10^6$. Коэффициент диффузии всех типов частиц — около $1,5 \cdot 10^{-7}$ см²/с. Плавающие плотности в CsCl 1,28 (Т), 1,43 — 1,48 (М) и 1,51 — 1,53 (В) г/см³.

Сильные иммуногены. Нефракционированная РНК вызывает множественные локальные пятна на опытных растениях, очищенная — единичные.

В цитоплазме присутствуют в виде характерных везикулярных включений, обычно примыкающих к ядру. Представители группы имеют широкий круг растений-хозяев. Для них характерны кольцевые симптомы, но пятнистость и крапчатость встречается чаще. Инфицированные листья, выросшие позже, могут не нести симптомов. Легко передаются экспериментально механической инокуляцией сока. Передача семенами весьма обычна. Большинство представителей передается почвообитающими нематодами — лонгидоридами (*Longidoridae*), но для некоторых штаммов переносчики неизвестны. Нематоды сохраняют способность передавать вирус спустя недели и месяцы, не теряют ее после линьки. В переносчике вирусы не размножаются.

Представители группы: Tobacco ringspot virus — вирус кольцевой пятнистости табака (типичный член); Arabis mosaic virus — вирус мозаики резухи; Arracacha A virus — вирус А арракации; Artichoke Italian latent virus — итальянский латентный вирус артишока; Artichoke yellow ringspot virus — вирус желтой кольцевой пятнистости артишока; Blueberry leaf mottle virus — вирус крапчатости листьев черники;

Cherry leaf roll virus — вирус скручивания листьев черешни; Chicory yellow mottle virus — вирус желтой крапчатости цикория; Cacao necrosis virus — вирус некроза кофейного дерева; Crimson clover latent virus — латентный вирус клевера инкарнатного; Grapevine Bulgarian latent virus — болгарский латентный вирус винограда; Grapevine fan-leaf virus — вирус короткоузлие винограда; Grapevine chrome mosaic — вирус хромовой мозаики винограда; Hibiscus latent ringspot virus — вирус латентной кольцевой пятнистости китайской розы; Hibiscus latent virus — латентный вирус китайской розы; Lucerne Australian latent virus — австралийский латентный вирус люцерны; Mulberry ring-

spot virus — вирус кольцевой пятнистости шелковицы; Myrobalan latent ringspot virus — латентный вирус кольцевой пятнистости миробели; Peach rosette mosaic virus — вирус розеточной мозаики персика; Potato black ringspot virus — вирус черной кольцевой пятнистости картофеля; Raspberry ringspot virus — вирус кольцевой пятнистости малины; Tomato ring virus — вирус кольцевой пятнистости томатов; Tomato black ring virus — вирус черных колец томатов. [87, 102, 142]

Tobacco ringspot virus — Вирус кольцевой пятнистости табака
Изометрические частицы диам. 29 нм.

Вирус-полифаг. Из возделываемых культур поражает табак, баклажаны, огурцы, арбуз, сою, люпин, коровий горох, фасоль, многие декоративные растения, голубику, плодовые, виноград. Экспериментально заражены 246 видов растений из 54 семейств. Первые симптомы заболевания на табаке проявляются в виде нескольких одинарных некротических колец, которые через несколько сут. становятся белыми или коричневыми. В дальнейшем кольцевая пятнистость приобретает концентрическую форму. Далее развиваются системные симптомы, больше приуроченные к средней и крупным жилкам листа. На листьях, отросших позже, симптомы могут отсутствовать либо наблюдаться только на верхушке листа. Листья растений с замаскированными симптомами несколько утолщены и более кожисты, чем у нормальных растений (рис. 4.57). В природе распространяется нематодой *Xiphinema americanum*. От остальных непомвирусов отличается тем, что может передаваться жуками, клещами, трипсами и прямокрылыми (*Epithrix hirtipennis*, *Thrips tabaci*, *Melanopus differentialis*, *Tettigiria viridis-sima*).

Рис. 4. 57. Симптомы вируса кольцевой пятнистости табака на листьях табака

ТТИ в соке составляет 60 °С, ПРС — 10^{-4} — 10^{-5} , ПСИ — 3 сут при к. т.

Распространение: Северная Америка (районы табаководства США), Западная Европа, возможно Средняя и Южная Европа. В СССР зарегистрирован в Прибалтике.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. В качестве растений-индикаторов используют марь амарантовую, огурец, табак турецкий, петунию гибридную, фасоль обыкновенную, коровий горох, дурман обыкновенный. 2. Электронная микроскопия.

Меры борьбы: 1. Получение здорового посадочного материала плодовых и ягодных культур методами меристемы и термотерапии. 2. Использование устойчивых к вирусам сортов. 3. Предотвращение вспышек заболевания на малине и землянике обработкой почвы нематоцидами (виноградники и хмельники обрабатывать труднее, так как нематоды находятся на большей глубине). 4. Введение севооборотов, уменьшающих популяцию нематод. [10, 151, 162]

Raspberry ringspot virus — Вирус кольцевой пятнистости малины
Сферические частицы диам. 28 нм.

Установлено естественное заражение многих видов более 14 семейств диких и культурных двудольных растений. Вызывает кольцевые пятнистости на малине и землянике, поражает красную смородину, вишню и черешню, виноград, обнаружен на многих других сельскохозяйственных растениях. На черешне вызывает рапшилевидность листьев.

Распространяется вегетативно с посадочным материалом, переносится пылью, семенами и нематодами. Шотландский штамм вируса переносится нематодой *Longidorus elongatus*, английский штамм — *L. macrosoma*.

ТТИ составляет 65—70 °С, ПРС — 10^{-3} — 10^{-4} , ПСИ — 2—3 нед.
Распространение: Европа, Турция, СССР.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Серологический.

Меры борьбы: 1. Производство свободного от вирусов посадочного материала. 2. Удаление зараженных деревьев, дезинфекция почвы и содержание посадок под чистым паром в течение 2—3 лет. [145, 152]

Tomato ringspot virus — Вирус кольцевой пятнистости томатов
Изометрические частицы диам. 30 нм.

Описан на растениях более 35 семейств. В природе поражает декоративные, древесные и кустарниковые растения. Вызывает мозаичность и кольцевые пятнистости на малине, ежевике, пожелтение жилок на винограде, мозаичное пожелтение почек персика, рапшилевидность листьев черешни. Определенные штаммы вируса — возбудители ямчатости древесины персика и других косточковых. Наносит большой экономический ущерб в США и Канаде, где ареал его распространения тесно связан с наличием переносчика.

Распространяется с посадочным материалом, в природе переносится нематодами *Xiphinema americanum* и *X. rivesi*.

ТТИ составляет 58 °С, ПРС — 10^{-3} , ПСИ — 2 сут.

Распространение: США, Канада, Италия, Австралия, Новая Зеландия. В СССР зарегистрирован в Молдавской ССР, на Дальнем Востоке.

Методы диагностики: биотестирование.

Меры борьбы: размножение здорового посадочного материала. [152, 161]

Grapevine fanleaf virus — Вирус короткоузлие винограда

Изометрические частицы диам. около 30 нм.

Симптомы заболевания очень варьируют и зависят от восприимчивости сорта и вирулентности патогена. Как правило, не все симптомы короткоузлие встречаются одновременно на одном и том же пораженном кусте. На листьях при первоначальном заражении появляются светло-зеленые извилистые линии, кольца и пятна. Позже мозаичность исчезает и проявляются системные симптомы в виде асимметрии, редукции листьев, ненормального жилкования, широко открытых череш-

ковых выемок, глубоких (или отсутствующих) боковых вырезок, заостренных и удлинненных зубчиков.

На побегах наблюдаются двойные узлы, короткие междоузлия, ненормальная вильчатость, фасциации, зигзагообразный рост. Часто обильное развитие пасынков придает пораженным растениям кустистый вид. Грозди немногочисленные, мелкие, с горошением ягод. У больных растений корни менее развиты, чем у здоровых. Кусты постепенно вырождаются и погибают. К поражаемым растениям относятся все виды *Vitis* и их гибриды.

Распространяется с посадочным материалом. Естественный переносчик — нематода *Xiphinema index*. Имеется сообщение о его переносе нематодой *X. italiae*. Передача семенами винограда не установлена, хотя вирус обнаружен в оболочке эндосперма семян.

Наносит значительный экономический ущерб виноградарству. Урожайность кустов снижается на 90—95 %, пораженный виноград вырождается. Уменьшает окоренение черенков и приживаемость саженцев. Особенно велика вредоносность короткоузлие в регионах, заселенных популяциями нематоды *X. index*. Экспериментально вирус может передаваться семенами некоторых травянистых тест-растений.

ТТИ в соке составляет 60—65 °C, ПРС — 10^{-3} — 10^{-4} , ПСИ — 15—30 сут.

Умеренный антиген.

Представлен тремя штаммами: короткоузлие, желтой мозаики и окаймления жилок.

Распространение: подавляющее большинство виноградарских стран мира. В СССР выявлен в Украинской и Молдавской ССР.

Методы диагностики: 1. Серологический. 2. Биотестирование.

Меры борьбы: получение и размножение безвирусного посадочного материала на свободных от нематод — переносчиков вируса почвах. [110, 152]

Arabis mosaic virus — Вирус мозаики резухи

Полиэдрические частицы диам. 30 нм.

Вирус-полифаг. Поражает дикорастущие и культурные виды растений, включая овощные, декоративные, ягодные культуры и виноград. Известны несколько штаммов: типичный, хмелевой, штамм вееролистности винограда.

На резухе шершавой вызывает появление темно-зеленых колец и линейного узора, хорошо заметных на светлом фоне листа, а также слабой крапчатости, на малине — желтую карликовость, на землянике — желтую морщинистость, на форзиции — желтую сетчатость, на черешне — рашпилевидность листьев, на бузине — пожелтение жилок (рис. 4.58). В качестве растений-индикаторов используют марь амарантовидную, дурман обыкновенный, табак турецкий, марь квиноа, огурец. В питомнике тест на индикаторе Бинг.

ТТИ в соке составляет 55—61 °C, ПРС — 10^{-3} — 10^{-5} , ПСИ — 7—14 сут.

Распространяется вегетативно с посадочным материалом, пылью и семенами. В природе переносчиком является нематода *Xiphinema diversicaudatum* и *X. coxi*.

Распространение: большинство стран Европы, зарегистрирован в Новой Зеландии. В СССР описан в Молдавии и нечерноземной полосе РСФСР.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Электронная микроскопия. 3. Серологический.

Меры борьбы: 1. Производство здорового посадочного материала. 2. В очагах поражения — дезинфекция почв и содержание под черным паром в течение 2—3 лет. [146, 151—153]

Cherry leaf roll virus — Вирус скручивания листьев черешни

Изометрические частицы диам. 30 нм.

Вирус-полифаг. Описано естественное и экспериментальное заражение 105 видов растений. Наиболее часто хозяевами вируса являются вишня, черешня, грецкий орех, береза, бузина, бирючина, вяз, ежевика, ревень.

У вишни вызывает бледно-зеленую межжилковую мозаичность и быстрое отмирание зараженных деревьев. На молодых деревьях черешни он может несколько лет оставаться латентным, затем развивается быстро прогрессирующая розеточность листьев с задержкой весеннего распускания почек и отмиранием взрослых деревьев в течение 2—3 лет. Наиболее обычный симптом на черешне — образование розеток листьев, узких и жестких, иногда с загнутыми вверх краями. На сорте Бинг заражение сопровождается образованием очень мелких энциций вдоль главной жилки, на черешне Маззард 12/1 появляются некрозы с выделением камеди на побегах.

На орехе поражение вирусом проявляется в виде узкой черной некротической полосы ткани камбия и флоэмы в зоне соединения подвоя с привоем, что приводит к отмиранию привитых побегов.

ТТИ в соке составляет $52-55^{\circ}\text{C}$, ПРС — $10^{-3}-10^{-4}$, ПСИ — 5—10 сут.

Распространение: Европа, Америка, Новая Зеландия. В СССР детально изучен в Молдавии, зарегистрирован в других зонах плодводства.

Методы диагностики: 1. Серологический. 2. Биотестирование.

Меры борьбы: 1. Производство здорового посадочного материала. 2. Раскорчевка пораженных деревьев, дезинфекция почвы и содержание под черным паром в течение 2—3 лет. [73, 152]

Potato black ringspot virus — Вирус черной кольцевой пятнистости картофеля

Изометрические частицы диам. 28 нм.

Карантинный объект для СССР. Растение-хозяин — картофель. Системно реагирует некротическими кольцевыми пятнами черного цвета. На свекле развиваются некротические кольца (растение-индикатор). Распространяется клубнями, семенами. Переносчики неизвестны. Передается механической инокуляцией сока.

Распространение: на американском континенте.

Методы диагностики: биотестирование.

Меры борьбы: 1. Карантинные ограничения. 2. Выбраковка больных растений. 3. Выведение устойчивых сортов. [159]

Tomato black ring virus — Вирус черной кольцевой пятнистости томатов

Сферические частицы диам. 30 нм.

Поражает очень широкий круг растений, среди которых преобла-

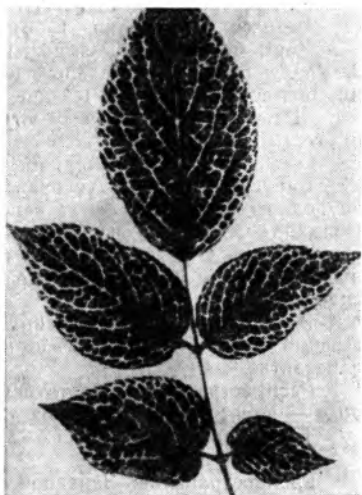


Рис. 4. 58. Симптомы вируса мозаики резухи на листе бузины черной

дают дикорастущие. В эксперименте было заражено 76 видов двудольных растений. На плодовых вызывает задержку роста персика. Больные деревья выделяются слабой облиственностью. Листья мелкие, заостренные, собранные в розетки на концах ветвей. Ветви с симптомами розеточности постепенно отмирают, а розеточность продвигается дальше, охватывая всю крону. Продуктивность деревьев падает, они постепенно гибнут.

Переносится вегетативно с посадочным материалом, пылью и семенами, в природе распространяется нематодами *Longidorus attenuatus*, *L. elongatus*.

ТТИ в соке составляет 60—65 °С, ПРС — 10^{-3} — 10^{-4} , ПСИ — 2—3 нед.

Распространение: ГДР, Англия. В СССР не идентифицирован.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Серодиагностика.

Меры борьбы: 1. Размножение здорового посадочного материала. 2. Удаление из садов больных деревьев, дезинфекция почвы и содержание под черным паром в течение двух лет. [9]

Strawberry latent ringspot virus — Латентный вирус кольцевой пятнистости земляники

Сферические частицы диам. 30 нм.

Вирус-полифаг. В условиях эксперимента поражает 126 видов двудольных растений из 27 семейств. Описан на ягодных культурах (землянике, малине, ежевике, черной и красной смородине), декоративных растениях (розе, нарциссе), плодовых культурах, винограде, овощных культурах (ревене, сельдерее, спарже), древесных (робинии, бересклете).

В плодовых культурах вирус в большинстве случаев присутствует бессимптомно и оказывает незначительное воздействие на их рост и развитие.

Распространяется вегетативно с посадочным материалом; в природе — нематодами *Xiphinema diversicaudatum*, *X. coxi*, семенами.

ТТИ в соке составляет 52—58 °С, ПРС — 2×10^{-2} , ПСИ — 50 сут.

Сильный иммуноген.

Распространение: Западная Европа (Венгрия, Болгария), Новая Зеландия, Канада. В СССР практически не изучен.

Методы диагностики: 1. Серологический. 2. Биотестирование.

Меры борьбы: 1. Размножение здорового посадочного материала. 2. Дезинфекция почв в садах, где обнаружены очаги вируса. [48]

Группа вируса деформирующей мозаики гороха (Pea enation mosaic virus group)

Полиэдрические частицы диам. 28 нм.

Представлена двумя молекулами линейной положительно-геномной онРНКс мол. массой 1,7 и $13 \cdot 10^6$. Некоторые штаммы содержат также третий РНК-компонент с мол. массой $0,3 \cdot 10^6$. Мол. масса главного полипептида оболочки $22 \cdot 10^3$, минорного — $28 \cdot 10^3$. Липиды и углеводы не обнаружены.

Физико-химические свойства: частицы двух типов (В и М) с мол. массой $5,7 \cdot 10^6$ (В) и $4,6 \cdot 10^6$ (М). Плавучая плотность в CsCl $1,42 \text{ г/см}^3$ для компонента В; компонент М разрушается. Плотность обоих компонентов в Cs_2SO_4 $1,380 \text{ г/см}^3$. $S_{20, w}$ 112 (В) и 99 (М). Частицы легко разрушаются в присутствии нейтральных солей хлоридов.

Слабые иммуногены.

Реплицируются в ядре. В инфицированных клетках развиваются везикулярные цитопатологические структуры, образующиеся из ядерных мембран. Имеют узкий круг растений-хозяев. Передаются тлями

персистентным образом. Легко передаются экспериментально механической инокуляцией сока.

Представитель группы: *Pea enation mosaic virus* — вирус деформирующей мозаики гороха (монотипная группа). [87, 142]

***Pea enation mosaic virus* — Вирус деформирующей мозаики гороха**

Сферические частицы диам. около 30 нм. Характерная особенность вируса — внутриклеточный синтез в ядре.

Круг растений-хозяев узкий, ограничен представителями семейства бобовых. Поражает продовольственные (горох, соя), кормовые (бобы, люпин, клевер, люцерна) и другие (душистый горошек, донник) бобовые культуры. Экономический ущерб наносит выращиванию бобов кормовых, гороху посевному. Семена больных бобов мелкие и имеют более интенсивную желтую окраску, чем семена здоровых растений. Симптомы на горохе проявляются в виде четкой крупной зональной мозаики, морщинистости и курчавости листьев и прилистников. С развитием болезни хлоротичные пятна на листьях становятся белыми, почти прозрачными (рис. 4.59). Острая форма заболевания сопровождается резкой деформацией и уродливостью растений.

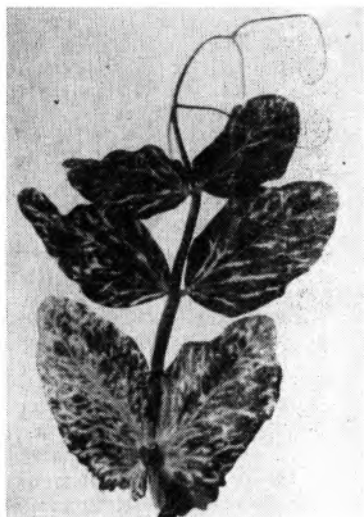


Рис. 4.59. Симптомы вируса деформирующей мозаики гороха на горохе

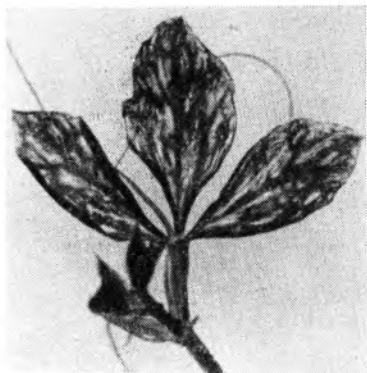


Рис. 4.60. Симптомы вируса деформирующей мозаики гороха на горошке душистом

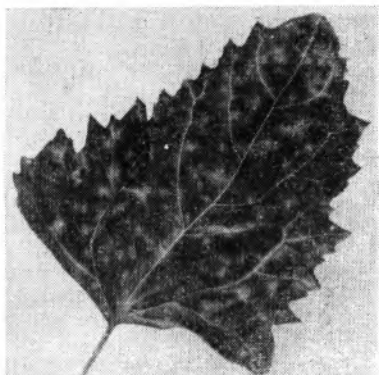


Рис. 4.61. Симптомы вируса деформирующей мозаики гороха на листе мари амарантовидной

Растениями-индикаторами являются горох (деформирующая мозаика) и душистый горошек (четкая мозаика и пестролепестность) (рис. 4.60). Из видов, не принадлежащих к семейству бобовых, эффективными индикаторами являются виды мари (рис. 4.61). Наиболее характерен перенос тлями (*Acyrtosiphon pisum*, *Myzodes persicae*). Инкубационный период в переносчике — 9—48 ч. Вирус сохраняется в переносчике 29 сут. Семенами не передается. Механической инокуляцией сока без абразивных материалов передается с трудом.

ТТИ в соке составляет 65 °С, ПРС — 10^{-4} , ПСИ — 4 сут при к. т.

Распространение: повсеместно в местах выращивания гороха и других растений. В СССР зарегистрирован в Украинской ССР, Литовской ССР, на Дальнем Востоке.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Электронная микроскопия. 3. Метод внутриклеточных включений.

Меры борьбы: 1. Уничтожение тлей инсектицидами и другими методами. [10, 34, 36, 48, 151, 164]

Группа вируса крапчатости вельветового табака (Velvet tobacco mottle virus group)

Полиэдрические частицы диам. 30 нм.

Нуклеиновая кислота представлена линейной онРНК мол. массой $1 : 5 \cdot 10^6$ и кольцевой онРНК мол. массой $1,2 \cdot 10^5$. Мелкие линейные молекулы с такой же последовательностью оснований, как и у кольцевой РНК, также инкапсидированы, основной полипептид мол. массой $(30 - 33) \cdot 10^3$. Липиды и углеводы не обнаружены.

Физико-химические свойства: плавучая плотность в CsCl $1,37 \text{ г/см}^3$, $S_{20,w} 115$.

Очень сильные иммуногены. Отмечено серологическое сродство между отдельными представителями. Частицы локализованы в ядре, цитоплазме и вакуолях. Наблюдаются везикулы различных размеров.

Каждый представитель группы имеет узкий круг растений-хозяев. Передаются жуками кокциnellид и слепняков. Легко передаются механической инокуляцией сока.

Представители группы: Velvet tobacco mottle virus — вирус крапчатости вельветового табака (типичный член). Группа включает 3 возможных члена. [142]

Velvet tobacco mottle virus — Вирус крапчатости вельветового табака

Полиэдрические частицы диам. 30 нм. Выделен из растений табака бархатистого (*Nicotiana velutina*). Вызывает на этом виде желтую мозаику с четкой пузырчатостью.

Переносится личинками и имаро *Cyrtopeltis nicotianae* (Hemiptera, Miridae) на *N. velutina* и *N. clevelandii*. Круг экспериментальных растений-хозяев ограничен. Не заражает в эксперименте представителей семейств пасленовых, бобовых, тыквенных, маревых, крестоцветных, сложноцветных. Не заражает механической инокуляцией сока *N. glauca* и *Phyllanthus lacunarius*, произрастающих в ассоциации с *N. velutina*.

Распространение: юг Австралии. [156]

Группа вируса погрэмковости табака

Международное название **Тобравирусы (Tobravirus)**. Название группы происходит от английского названия типичного представителя группы **Tobacco rattle virus**.

Трубчатые частицы со спиральным типом симметрии и шагом спирали 2,5 нм; диам. — 20,5—23,1 нм. РНК-1 и РНК-2 находятся в трубчатых

Представители группы: Tobacco rattle virus — вирус погремкости табака (типичный представитель); Pea early-browning virus — вирус раннего побурения гороха. Группа включает 2 возможных члена. [78, 95, 103, 142, 146]

Tobacco rattle virus — Вирус погремкости табака

Палочковидные частицы размерами 190 и 45 — 115 × 25 нм (рис. 4.62).



Рис. 4. 64. Симптомы вируса погремкости табака на гладиолусе



Рис. 4. 65. Симптомы вируса погремкости табака на лепестках (а) и листьях (б) тюльпана сорта Фрильоф Нансен

Вирус-полифаг. Растения-резерваторы: лопушник, клевер белый, желтушник, выюнок, подорожник. Главную роль в распространении вируса играют пораженные семена. В естественных условиях передается 9 видами нематод рода триходорус (*Trichodorus* sp.).

Среди поражаемых растений экономически важными являются табак, картофель, томаты.

На инокулированных листьях табака развиваются коричневые местные некрозы, затем резкие системные некрозы. На стеблях и жилках листа появляются удлиненные, иногда прерывистые коричневые или аспидно-серые штрихи вдавленной некротической ткани. Жилки отмирают или дегенерируют, рост их приостанавливается, а рост ткани

между жилками продолжается. Листья становятся волнистыми или сморщенными, с сильно изогнутыми краями.

Симптомы на картофеле варьируют. Часто на листьях развивается более или менее резкая крапчатость. Возможно появление светло-желтых штриховатых, дугообразных или кольцевых пятен (рис. 4.63). У некоторых сортов картофеля симптомы, похожие на мозаичность, сопровождают некротические пятна на листьях, черешках, стеблях и клубнях. На гладиолусе вызывает зарубки на листьях (рис. 4.64), на тюльпане — темную штриховатость лепестков (рис. 4.65).

Механически инокуляция соком осуществляется с трудом.

ТТИ в соке составляет 53 °C, ПРС — 1 : 20 — 1 : 30, ПСИ — 25—36 ч при к. т.

Распространение: США, Канада, Европа. В СССР зарегистрирован в РСФСР, Белорусской, Молдавской, Латвийской ССР.

Методы диагностики: биотестирование. Растением-индикатором с системной реакцией является табак турецкий.

Меры борьбы: не разработаны. [10, 104, 139, 181]

ВИРУСЫ С РАЗДЕЛЕННЫМ ТРЕХКОМПОНЕНТНЫМ ГЕНОМ

Группа вируса мозаики огурца

Международное название Кукумовирусы (*Cucumovirus*). Название группы происходит от начальных букв английского названия типичного представителя группы *Cucumber mosaic virus*.

Полиэдрические частицы диам. 29 нм.

Нуклеиновая кислота представлена тремя молекулами линейной положительно-геномной онРНК мол. массой 1,27 (РНК-1), 1,13 (РНК-2), $0,82 \cdot 10^6$ (РНК-3), РНК (РНК-4) белка оболочки мол. массой $0,35 \cdot 10^6$ также инкапсидирована. Один полипептид оболочки мол. массой $24 \cdot 10^3$. Липиды и углеводы не обнаружены.

Физико-химические свойства: мол. масса $6 \cdot 10^6$, $S_{20,w}$ 99; плавучая плотность в CsCl 1,37 г/см³, частицы легко разрушаются в присутствии нейтральных солей хлоридов и додецилсульфата натрия.

Слабые иммуногены.

Каждая РНК может транслироваться *in vitro* в 4 крупных белка, мол. масса 105, 120, $34 \cdot 10^3$ и оболочечный белок соответственно. Вирусные частицы собираются и рассеянно накапливаются в цитоплазме; иногда они присутствуют также в ядре и вакуолях, образуя кристаллы. Круг растений-хозяев узкий. Легко передаются экспериментально механической инокуляцией сока. Отмечена передача семенами нескольких растений-хозяев. Переносятся также тлями непersistентным способом.

Представители группы: *Cucumber mosaic virus* — вирус огуречной мозаики (типичный представитель); *Peanut stunt virus* — вирус карликовости арахиса; *Tomato aspermy virus* — вирус аспермии томатов. Группа включает 1 возможный член. [25, 87, 142, 165]

***Cucumber mosaic virus* — Вирус мозаики огурца**

Частицы изометрические диам. 30 нм (рис. 4.66).

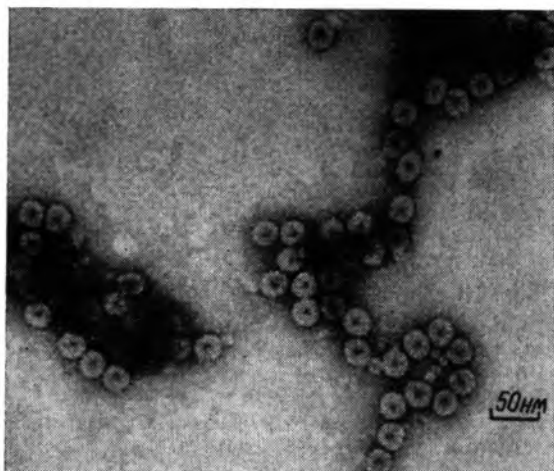
Вирус-полифаг. Поражает овощные культуры (томаты, перец, сельдерей, морковь, укроп, петрушку, салат, шпинат, лук, капусту, каргофель), некоторых представителей бобовых (горох, фасоль, люпин, коровий горох), а также кукурузу, табак, махорку, сахарную свеклу, плодовые и ягодные культуры, виноград, гранат, цитрусовые, множество сорных растений.

Наносит ущерб экономически важным тыквенным, овощным и бахчевым культурам, табаку, цветочным культурам (гладиолусу, лилии).

Симптомы на огурце весьма разнообразны. На молодых листьях появляются небольшие кольца, затем развивается типичная мозаика. У больных растений укорачиваются междоузлия, рост замедляется. В некоторых случаях вирус вызывает увядание растений. Плоды мозаичные, темно-зеленые, с выпуклыми участками, что создает впечатление бородавчатости.

На посадках, пораженных вирусом, получают не более 25% возможного урожая огурцов. Плоды, как правило, мелкие, уродливые, с симптомами мозаики.

На томатах на десятые сутки после заражения наблюдается удлинение молодых листьев, которые винтообразно скручиваются и загибаются вниз. На старых листьях наблюдается хлороз, особенно вдоль жилок, через 21 сут после инокуляции появляются нитевидные листья.



Фиг. 4. 66. Частицы вируса мозаики огурца

Для пораженных растений характерно образование множества боковых листиков.

Переносится более 60 видами тлей, наиболее интенсивно *Aphis gossypii* и *Myzus persicae*. Семенами тыквенных не передается.

ТТИ в соке составляет 60—73 °С, ПРС — 10^{-4} , ПСИ — 3 сут при к. т.

Распространение: космополит. В СССР описан во всех зонах возделывания тыквенных культур в открытом грунте.

Методы диагностики: 1. Биотестирование (рис. 4.67). 2. Электронная микроскопия. 3. Серологический.

Меры борьбы: 1. Прополка сорняков. 2. Пространственная изоляция тыквенных от посевов люцерны. 3. Использование устойчивых сортов. На Украине относительно устойчивы сорта огурцов: Донской 175, Молдавский 12, Тираспольский ранний 234. [27, 34, 38, 88, 152]

Tomato aspermy virus — Вирус аспермии томатов

Палочковидные частицы размерами 190 и 45 — 115 × 25 нм.

Вирус-полифаг. Круг его растений-хозяев почти так же широк, как и у вируса аспермии томатов. Менее способен инфицировать огурцы и другие представители семейства тыквенных. Экономический ущерб наносит томатам и хризантемам, часто поражает также салат, астру, каллу.

На томатах наблюдается замирание точки роста. Последующее развитие пазушных побегов приводит к характерной кустистости растений. Верхушки многих из них абортируются и происходит дальнейшее ветвление. Листья несколько деформированы, с заметной темно-зеленой крапчатостью, в то время как на верхней поверхности черешков листьев у их основания обнаруживаются пролиферации. Если рост растений приостанавливается, эти участки превращаются в активно растущие побеги. Уменьшается количество плодов, ухудшается их качество.

Основными признаками заболевания хризантемы индийской являются деформация цветков с незначительной крапчатостью листьев, а также неравномерная курчавость или волнистость язычковых цветков и уменьшение их количества на 10—15 %.

Переносчиками являются различные виды тлей. Механическая инокуляция сока осуществляется с трудом.

ТТИ в соке составляет 53 °С; ПРС — 1 : 20 — 1 : 30, ПСИ — 25—36 ч при к.т.

Распространение: Англия, США, Австралия, Япония. В СССР обнаружен в республиках Прибалтики, в Украинской ССР, Армянской ССР, на Дальнем Востоке.

Методы диагностики: Биотестирование.

Меры борьбы: 1. Фиточистка посевов. 2. Подавление очагов обитания нематод-переносчиков химическим способом. 3. Уничтожение сорняков, являющихся растениями-хозяевами вирусов и кормовыми растениями переносчиков. 4. Использование предшественников, невосприимчивых к вирусу, например ячменя. [10, 27, 116, 152]

Peanut stunt virus — Вирус карликовости арахиса

Изометрические вирусные частицы около 30 нм.

К вирусу чувствительны 16 видов бобовых. Наибольший экономический ущерб наносят однолетним (арахис, фасоль, соя, коровий горох) и многолетним (белый клевер, люцерна, люпин) бобовым культурам и табаку. Урожай арахиса снижается на 25 %, урожай фасоли на 90 %. У арахиса и бобов вызывает карликовость, у фасоли — эпинастию, морщинистость и деформацию листьев, крапчатость и карликовость.

В незначительной степени передается семенами арахиса.

ТТИ в соке составляет 52—60 °С, ПРС — $5 \cdot 10^{-3}$, ПСИ — 1—2 сут при к. т.

Сильный иммуноген.

Распространение: Франция, Испания, Венгрия, Польша, Судан, Марокко, Северная Америка. В США (Вирджиния и Северная Каролина) принимал характер эпифитотий.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. Растениями-индикаторами является арахис (хлороз, карликовость, мозаика), фасоль (локаль-



Рис. 4.67. Симптомы на мари стеной (фото Порембской Н. Б.)

ные пятна и системная мозаика), коровий горох (системные пятна и мозаика). 2. Серологический.

Меры борьбы: 1. Уничтожение тлей. 2. Пространственная изоляция посевов бобовых и табака. 3. Уничтожение многолетних сорняков. [23, 24, 144, 151]

Группа вируса мозаики костра

Международное название **Бромовирусы (Bromovirus)**. Название группы происходит от начальных букв английского названия типичного представителя группы — **Brome mosaic virus**.

Полиэдрические частицы диам. 26 нм. Три молекулы линейной положительно-геномной онРНК с мол. массой $1,1 \cdot 10^6$ (РНК-1), $1,0 \cdot 10^6$ (РНК-2) и $0,7 \cdot 10^6$ (РНК-3) и РНК (РНК-4) белка оболочки мол. массой $0,3 \cdot 10^6$ инкапсидированы. Один полипептид оболочки мол. массой $20 \cdot 10^3$. Липиды и углеводы не обнаружены.

Физико-химические свойства: мол. масса $4,6 \cdot 10^6$, S_{20} , η 85; плавучая плотность в CsCl $1,35 \text{ г/см}^3$.

Относительно слабые иммуногены.

Вирус собирается в цитоплазме, где проявляется в виде зернистых включений. Иногда наблюдаются кристаллические массы вирусных частиц. Частицы могут находиться как в цитоплазме, так и в ядрах ранее инфицированных клеток. Круг растений-хозяев узкий. Легко передаются экспериментально, механической инокуляцией сока. Некоторые представители переносятся жуками.

Представители группы: **Brome mosaic virus** — вирус мозаики костра (типичный представитель). **Broad bean mottle virus** — вирус крапчатости конских бобов; **Cowpea chlorotic mottle virus** — вирус хлоротической крапчатости коровьего гороха. Группа включает 1 возможный член. [25, 87, 134, 142, 165]

Brome mosaic virus — Вирус мозаики костра

Округлые изометрические частицы диам. 25 нм.

Поражает 162 вида растений из 7 семейств. Среди злаковых культур выделен из костра безостого, озимой пшеницы, озимого ячменя, кукурузы, сорго, мятлика лугового и других дикорастущих злаков. Часто встречается в смешанной инфекции с вирусом полосатой мозаики пшеницы на пшенице и ячмене и с вирусом полосатой мозаики пшеницы и вирусом карликовой мозаики кукурузы на сорго и кукурузе.

Вирусная инфекция отрицательно влияет на посевные качества семян.

На костре безостом (*Bromus inermis*) вызывает крапчатость, варьирующую от светло-зеленой до резкой желтой мозаики, а также полосатость. Пролiferации почек и розеточности не наблюдается.

Мозаика костра безостого — природно-очаговое заболевание, однако пути распространения в природе точно не установлены. Семенами не передается. Имеются данные о передаче жуками рода *Diabrotica* и нематодами *Longidorus* и *Xiphinema*, однако эти сведения не всегда подтверждаются. Передается механической инокуляцией сока.

ТТИ в соке составляет 78—80 °C, ПРС — 10^{-6} , ПСИ — 14 мес.

Распространение: США, Канада, ГДР, Югославия, Финляндия, Турция, АРЕ. В СССР зарегистрирован в Воронежской и Саратовской областях, Белорусской ССР, Краснодарском крае, Молдавской ССР, на Дальнем Востоке.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Метод включений. В периферийной части клеток эпидермиса вирус образует неправильной формы прозрачные и просвечивающие включения. 3. Электронная микроскопия.

Меры борьбы: соблюдение пространственной изоляции посевов яровых культур от зараженных посевов многолетних трав злаковых (не менее 500 м). [10, 48, 103, 133, 151]

Группа вируса полосатости табака

Иларвирусы (Ilarvirus). Название группы происходит от начальных букв английских слов *Isometric labile ringspot virus*, отражающих характерные особенности этой группы вирусов.

Квазисферические, изометрические и частично бациллоподобные частицы диам. 26—35 нм.

Нуклеиновая кислота представлена тремя молекулами линейной положительно-геномной онРНК, мол. массой $1,1 \cdot 10^6$ (РНК-1), $0,9 \cdot 10^6$ (РНК-2) и $0,7 \cdot 10^6$ (РНК-3) и РНК (РНК-4) белка оболочки мол. массой $0,3 \cdot 10^6$ также инкапсидирована. Один полипептид оболочки мол. массой $25 \cdot 10^3$. Липиды и углеводы не обнаружены.

Физико-химические свойства: несколько типов частиц с $S_{20,w}$ 80—120, плавучая плотность в CsCl $1,36 \text{ г/см}^3$. Частицы легко разрушаются в присутствии нейтральных солей хлоридов и додецилсульфата натрия.

Слабые или умеренные иммуногены. Круг растений-хозяев широкий. Представители группы легко передаются механической инокуляцией сока. Некоторые вирусы передаются семенами или пылью цветковых растений.

Представители группы: Tobacco streak virus — вирус полосатости табака (типичный представитель); Apple mosaic virus (Danish plum-line pattern, hop A and rose mosaic virus) — вирус мозаики яблони (вирус датского линейного узора сливы, вирус А хмеля и вирус мозаики розы); Citrus leaf rugose virus — вирус морщинистости листьев цитрусовых; Citrus variegation virus — вирус пестролистности цитрусовых; Elm mottle virus — вирус крапчатости вяза; Lilac ring mottle virus — вирус кольцевой крапчатости сирени; North American plum line pattern virus северо-американского линейного узора сливы; Prune dwarf virus — вирус карликовости сливы; Prunus necrotic ringspot virus (Cherry rugose mosaic virus-Hop B virus) — вирус некротической кольцевой пятнистости сливы (вирус морщинистой мозаики черешни, вирус В хмеля); Spinach latent virus — латентный вирус шпината; Tulare apple mosaic virus — вирус мозаики яблони Туларе. [87, 93, 142, 165]

Tobacco streak virus — Вирус полосатости табака

Изометрические частицы диам. 28 нм (рис. 4.68).

Вирус-полифаг. Экономический ущерб причиняет томатам, сое, картофелю, малине, ежевике, землянике, декоративным растениям, подсолнечнику.

Первичные симптомы заболевания табака проявляются в виде местных некрозов, окруженных концентрическими водянистыми линиями или кольцами, которые затем коричневеют и некротизируются. Если локальные пятна и кольцевая пятнистость сильно развиты, листья желтеют и отмирают. Симптомы системного поражения имеют вид сетчатого узора, а иногда колец или неполных колец с некротическими пятнами, эти пятна сначала бывают коричневыми, а позже становятся сероватыми; они строго приурочены к жилкам и основаниям молодых листьев (рис. 4.69).

Эффективными растениями-индикаторами являются коровий горох и гомфрена головчатая. Дифференцирующее растение — *Suamorpha tetragonoloba*. Приблизительно через 48 ч после заражения на ино-

кулированных листьях развиваются мелкие темные локальные пятна. Они остаются отчетливыми в течение 10 сут и более, не проявляя тенденции к разрастанию или распространению (рис. 4.70).

В природе распространяется нематодами. Доказана передача семенами дурмана обыкновенного и мари квиноа.

ТТИ составляет 53—64 °С, ПРС — $10^{-2} \cdot 10^{-5}$, ПСИ — 36 ч.

Распространение: США, Канада, Северная и Южная Европа. в СССР не идентифицирована.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Электронная микроскопия.

Меры борьбы: разработаны слабо. [9, 95, 152]

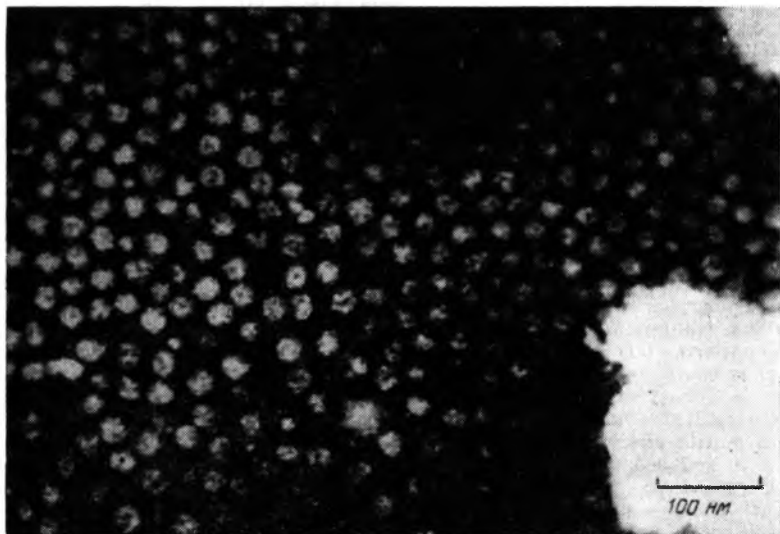


Рис. 4.68. Частицы вируса полосатости табака

Prune dwarf virus — Вирус карликовости сливы

Вирусные частицы полиэдрической и бациллоидной формы, диам. 22×23 , 19×33 и 19×38 нм.

Идентифицирован на 77 видах древесных и травянистых растений. Экономический ущерб причиняет следующим плодовым породам: черешне, вишне, сливе, абрикосу, персику.

У черешни в первый год после заражения на первых весенних листьях появляются широкие хлоротичные кольца или разводы, в центре которых вскоре возникают некрозы с последующей дырчатостью. Иногда некротическая дырчатость практически не отличается от изорванности листьев черешни, характерной для вируса некротической кольцевой пятнистости. В последующие годы на первых весенних листьях ежегодно или изредка появляются одиночные широкие хлоротические кольца с некрозами или без них (рис. 4.71). У большинства сортов повторные симптомы отсутствуют и визуально выявить вирус невозможно.

Симптомы карликовости сливы наиболее характерно проявляются на сорте Венгерка итальянская. У пораженных деревьев этого сорта



Рис. 4.69. Симптомы вируса полосатости табака на табаке

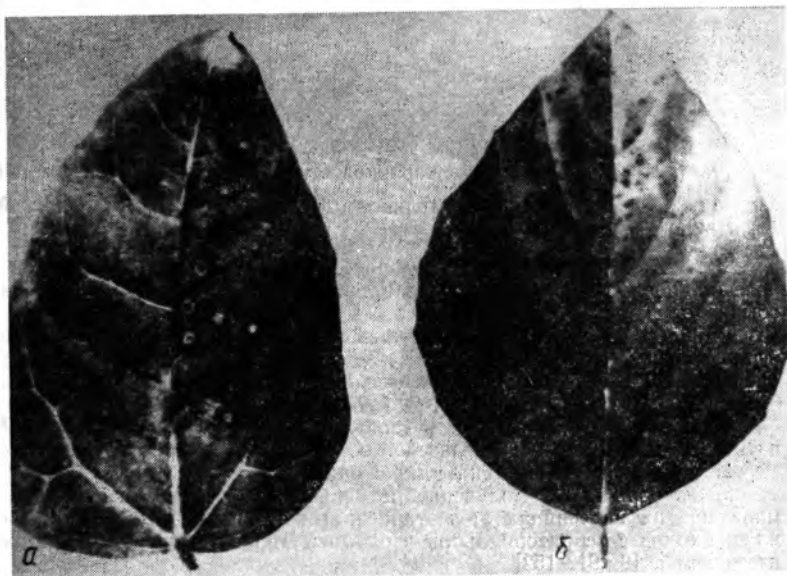


Рис. 4. 70. Симптомы вируса полосатости табака на вигне (а) и циамо-писе (б)

листья узкие, жесткие на ощупь, утолщенные и морщинистые. В начале сезона рост подавлен, отчего верхушки приобретают вид розеток. Позже, с наступлением высоких летних температур, рост побегов восстанавливается, хотя листья остаются более мелкими и жесткими (рис. 4.72).

У вишни вирус вызывает желтуху, у абрикоса — гоммоз, у персика — зеленую карликовость.

Наиболее характерным симптомом гоммоза абрикоса является образование камеди на стволе и скелетных ветвях. На остальных ветвях наблюдаются некрозы, иногда с образованием камеди. Развивается прогрессирующее отмирание почек и образуются одиночные жировые

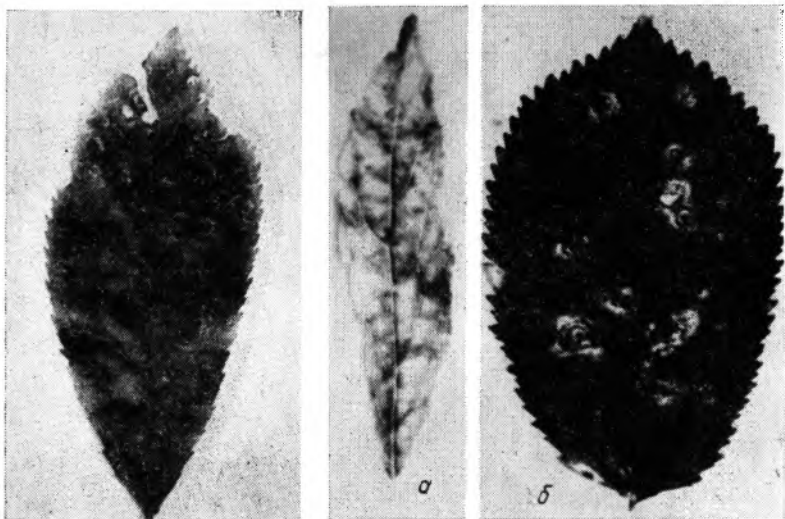


Рис. 4. 71. Симптомы вируса карликовости сливы на листьях черешни

Рис. 4. 72. Симптомы вируса карликовости сливы на сливе итальянской (а) и вишне (б)

побеги. Гибель почек наблюдается в течение 4 лет, после чего деревья обычно отмирают.

В садах быстро распространяется насекомыми-опылителями, особенно успешно на вишне, реже на черешне и совсем редко на сливе. Переносчики неизвестны. Переносится пыльцой и семенами.

ТТИ составляет 54 °С, ПСИ — 14—20 сут.

Распространение: во всех регионах выращивания сливы. В СССР изучен в Молдавской и Украинской ССР.

Методы диагностики: биотестирование.

Меры борьбы: 1. Получение исходных безвирусных клонов, размножение их на сеянцах от тестированных семенных деревьев. 2. Залужка садов с территориальной изоляцией от существующих рядовых насаждений. [9, 91, 152]

Plum line pattern — Вирус ленточного узора сливы

Изометрические частицы диам. 30 нм. Экономический ущерб причиняет сливе, алыче, мирабели, черешне, персику, абрикосу, миндалю.

Обычные симптомы на листьях сливы: линии, полосы, узор в виде дубового листа, окаймление жилок и мелкие кольца; окраска узоров может варьировать от желто-зеленой до кремово-желтой и почти белой. На сеянцах алычи и мирабели (скрытые носители вируса) иногда наблюдаются кольца и яркая окраска по жилкам. Передается при вегетативном размножении. Перенос пыльцой и семенами не описан.

Умеренный иммуноген.

ТТИ составляет — 55—60 °С.

Распространение: США, Франция, Югославия, Австралия, Новая Зеландия. В СССР описан в Молдавской ССР. Карантинный вирус для СССР.

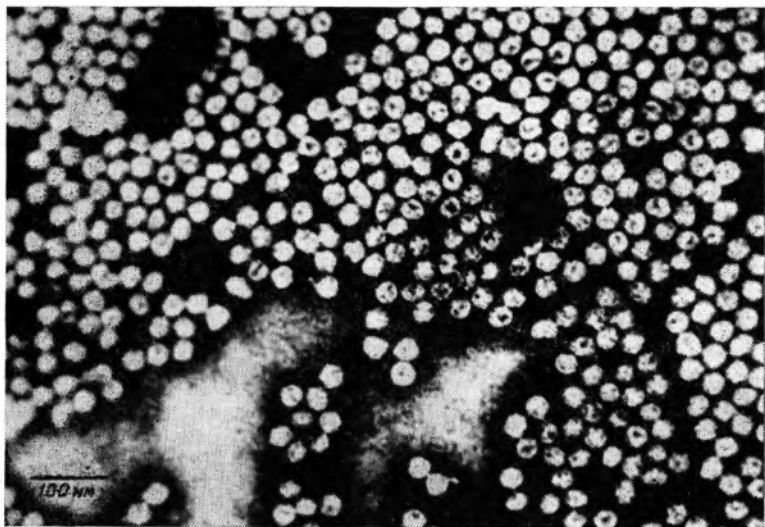


Рис. 4.73. Частицы вируса мозаики яблони

Методы диагностики: биотестирование.

Меры борьбы: получение исходных безвирусных клонов, размножение их на здоровых подвоях и закладка насаждений здоровым посадочным материалом. [9, 94, 152]

Apple mosaic virus — Вирус мозаики яблони

Изометрические частицы диам. 25—29 нм (рис. 473).

Описано экспериментальное и естественное заражение 65 видов из 19 семейств, включая яблоню, розу, рябину, косточковые. Груша практически не заражается и пригодна для дифференциальной диагностики вируса мозаики яблони и вируса хлоротической пятнистости листьев яблони.

Наиболее характерный симптом — появление весной на первых листьях ярко-желтых, позднее бледно-желтых и белых полос, округлых или угловатых пятен, колец, сетки и окаймления жилок. Со временем желтые узоры часто становятся некротическими, и сильно пораженные листья преждевременно опадают. На листьях, развившихся летом при высоких среднесуточных температурах, симптомы не проявляются.

Высокая восприимчивость к вирусу отличает сорта Джонатан, Голден Делишес, Ренет шампанский, Кокс оранж, подвой М-7 и сеянцы яблони. Высокоустойчив сорт Макинтош.

У восприимчивых сортов вирус может вызывать снижение урожая на 30—40 %; приживаемость глазков уменьшается на 20 %.

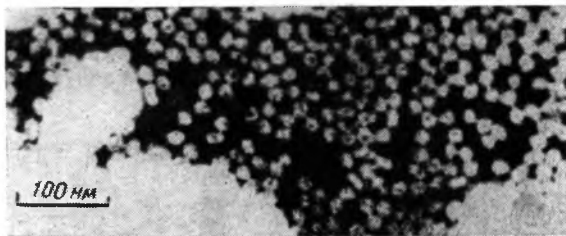


Рис. 4.74. Частицы вируса некротической кольцевой пятнистости косточковых

Распространяется вегетативно и посадочным материалом; семенами не переносится. Переносчики не обнаружены.

ТТИ составляет 49 °С.

Распространение: повсеместно в районах выращивания яблони, в том числе в СССР.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Серологический.

Меры борьбы: размножение здорового материала. [9, 92, 152]

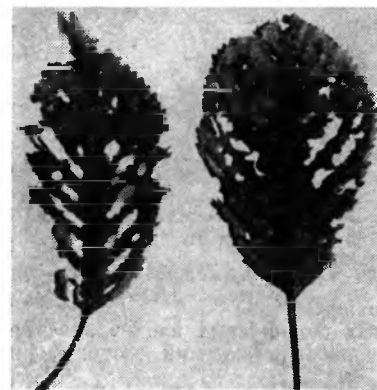


Рис. 4.75. Шоковые симптомы вируса некротической кольцевой пятнистости косточковых на вишне в первый год инфекции

Prunus necrotic ring spot virus —
Вирус некротической кольцевой пятнистости косточковых

Полиэдрические частицы диам. 23 нм (рис. 4.74).

Естественно или экспериментально вирус поражает 169 видов древесных и травянистых растений. Экономический ущерб причиняет вишне, черешне, персику, нектаринам, сливе, антипке, а также хмелю, розе.

На различных плодовых культурах вызывает некротизацию, кольцевую пятнистость вишни, некротическую кольцевую пятнистость или изорванность листьев черешни (рис. 4.75), кольцевую пятнистость и розеточность персика, кольцевую пятнистость сливы, отмирание сливы. На сливе сорта Широфуген появляется некроз в месте окулировки глазков и выделяется камедь; сеянцы персика сорта Эль-

берта или GF-305 проявляют задержку роста, зеленую карликовость.

Передается пыльцой, семенами.

Умеренный иммуноген.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Серологический.

Меры борьбы: получение исходных безвирусных клонов, размножение их на сеянцах от тестированных семенных деревьев, закладка садов с территориальной изоляцией от существующих рядовых насаждений. [9, 90, 152]

Группа вируса мозаики люцерны (Alfalfa mosaic virus group)

Бациллоподобные частицы размерами 58×18 нм (В), 48×18 (М), 36×18 (Тв) и одна эллипсоидальная, диам. 28×18 нм (Та). Три крупные частицы содержат по единственной молекуле РНК: РНК-1 (В), РНК-2х, (М), РНК-3 (Тв); Та содержит 2 молекулы РНК-4.

Нуклеиновая кислота представлена тремя молекулами линейной положительно-геномной онРНК с мол. массой $1,1 \cdot 10^6$ (РНК-1), $0,8 \cdot 10^6$ (РНК-2) и $0,7 \cdot 10^6$ (РНК-3); мРНК (РНК-4) белка оболочки, имеющая мол. массу $0,3 \cdot 10^6$, также инкапсидирована. 5' конец четырех РНК имеет последовательность м⁷Г^{5'} ффф^{5'} Гф...

Один полипептид оболочки мол. массой $24 \cdot 10^3$. Липиды и углеводы не обнаружены.

Физико-химические свойства: частицы по крайней мере четырех размеров (В, М, Тв и Та). Мол. масса частиц $(7-7,3) \cdot 10^6$. $S_{20, w}^{99}$ (В), 88 (М), (75 (Тв) и 68 (Та); плавучая плотность в CsCl $1,28 \text{ г/см}^3$. Частицы разрушаются в присутствии нейтральных солей хлоридов и додецилсульфата натрия.

Слабые иммуногены.

Вirusные частицы накапливаются в цитоплазме, а иногда в вакуолях рассеянно или в виде закрученных агрегатов. Круг растительных хозяев относительно широкий. Легко передаются экспериментально механической инокуляцией сока. Известна семенная инфекция. В природе передается тлями непersistентным способом.

Представители группы: Alfalfa mosaic virus — вирус мозаики люцерны (монотипная группа) [87, 142, 165]

Alfalfa mosaic virus — Вирус мозаики люцерны

Частицы продолговатые с закругленными краями шир. 18 нм; дл. их варьирует (20—30, 36, 48, 58 нм) (рис. 4.76).

В число растений-хозяев входят как культурные, так и сорные растения. Из однолетних культур поражает картофель, томаты, перец, баклажаны, фасоль, сою, горох, люпин.

Симптомы на люцерне — разные типы мозаики (светло-зеленая, желтая, с разной степенью деформации листьев). Растения обычно незначительно отстают в росте, но встречается и карликовость. Вредоносность вируса проявляется в заметном снижении урожая зеленой массы и семенной продуктивности.

В природе распространяется тлями непersistентным образом. Среди резерваторов инфекции отмечены клевер полевой, вьюнок полевой, клевер малиновый, разные виды просвирника, донник белый. Возможна передача вируса семенами люпина.

ТТИ составляет около 70°C , ПРС — 1 : 4000.

Распространение: вирус-космополит. В СССР заболевание зарегистрировано повсеместно, хотя случаи массового распространения сравнительно редки.

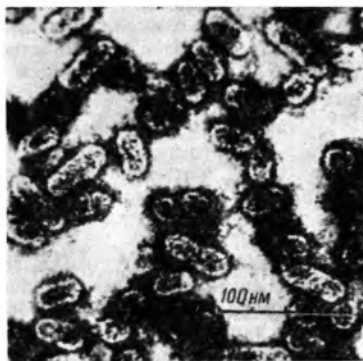


Рис. 4.76. Частицы вируса мозаики люцерны

- Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Серологический.
3. Электронная микроскопия.
- Меры борьбы: 1. Оптимальные сроки использования люцерны.
2. Пространственная изоляция новых посевов люцерны от старых.
 3. Внедрение в производство устойчивых сортов. [10, 34, 64, 120, 151]

Группа вируса штриховатой мозаики ячменя

Международное название **Гордиевирусы (Hordeivirus)**. Название группы происходит от латинского родового названия ячменя (**Hordeum**).

Удлиненные жесткие частицы диам. около 20 нм. и дл. 100—150 нм со спиральным типом симметрии (шаг спирали 2,5 нм). Две — четыре молекулы линейной, положительно геномной онРНК. Для заражения необходимы 2 или 3 компонента РНК. Мол. масса (1—1,5) 10^6 . Полипептид оболочки мол. массой $21 \cdot 10^3$. Липиды и углеводы не обнаружены. Белок гликолизирован.

Физико-химические свойства. Мол. масса одного компонента $26 \cdot 10^3$, $S_{20, w}$ 185. В очищенных препаратах присутствуют дополнительные компоненты с $S_{20, w}$ 178 и 200.

Сильные иммуногены.

Из зараженных растений может быть выделена репликативная форма РНК, соответствующая всем вирусным РНК. Вирусные частицы накапливаются в основном в цитоплазме. Круг растений-хозяев узкий, главным образом злаковые. Передаются механической инокуляцией сока и семенами.

Представители группы: **Barley stripe mosaic virus** — вирус штриховатой мозаики ячменя (типичный член); **Lychnis ringspot virus** — вирус кольцевой пятнистости зорьки; **Poa semilatifolia virus** — полуталентный вирус мятлика [87, 142, 166]

Barley stripe mosaic virus — Вирус штриховатой мозаики ячменя

Палочковидные вирионы переменны по дл. (110—160 нм).

Круг растений-хозяев узкий, ограничен семейством злаковых (пшеница, овес, ячмень). Экономический ущерб наносит культуре ячменя. Снижение урожая происходит в основном за счет уменьшения числа продуктивных стеблей и числа зерен в колосе.

Переносчики неизвестны. Передается механической инокуляцией сока. В природе распространяется семенами больных растений. Может сохраняться в семенах в течение 5 лет.

Вирус вызывает Y-образные или зигзагообразные темно-коричневые штрихи (некрозы) на листьях преимущественно среднего яруса. На листьях верхнего яруса развиваются симптомы мозаики, обычно не сопровождающиеся некротическими явлениями.

ТТИ составляет 62—68 °С, ПРС — 10^{-3} , ПСИ — 5—22 сут.

Распространение: повсеместно. В СССР зарегистрирован в Московской области, Прибалтике, Поволжье и других районах.

Сильный иммуноген.

Методы диагностики: биотестирование.

Меры борьбы: 1. Использование здорового семенного материала.

2. Строгое соблюдение карантинных ограничений, распространения семенного материала
3. Внедрение в производство устойчивых сортов (Тимирязевский, Омский 13.709). [10, 34, 42, 48, 52, 151]

Группа вируса полосатости риса (Rice stripe virus group)

Нуклеиновая кислота представлена онРНК с мол. массой $0,9 \cdot 10^6$ и $1,0 \cdot 10^6$ (М-компонент), $1,4 \cdot 10^6$ (В-компонент) и $1,9 \cdot 10^6$ (Ва-компонент). Последний компонент, по-видимому, необходим для инфекционности вируса.

Белок представлен единственным полипептидом с мол. массой $32 \cdot 10^3$.

Липиды и углеводы не обнаружены. Обладают РНК-зависимой РНК-полимеразной активностью.

Поражают широкий круг растений семейства злаковых.

Передаются цикадками.

Представители группы: Rice stripe virus — вирус полосатости риса, (типичный член), Maize stripe virus — вирус полосатости кукурузы Rice grassy stunt virus — вирус травянистой карликовости риса; Rice hoja blanca virus — вирус хойя бланка риса; Winter wheat mosaic virus — вирус мозаики озимой пшеницы. [167, 168, 169]

Rice stripe virus — Вирус полосатости риса

Частицы разветвленной нитевидной формы шир. 8 нм.

Круг растений-хозяев широкий среди растений семейства злаковых.

Механической инокуляцией сока не передается. В природе переносится цикадкой *Laodelphax striatellus* Fallen. Доказана возможность трансовариальной передачи.

Распространение: страны Азии (Япония).

Методы диагностики: электронная микроскопия.

Меры борьбы: не разработаны. [167—169]

ВИРОИДЫ

Вироиды представляют собой ковалентно-замкнутые кольцевые молекулы онРНК с низкой ($1,1—1,3 \cdot 10^6$ мол. массой, не имеющие белковой оболочки. Это самые мелкие возбудители инфекционных болезней.

Сведения о репликации и патогенезе вироидов весьма ограничены. Предполагается, что репликация зависит от предшествующих ферментов хозяина, а заболевание обуславливается распространением вироида с генной регуляцией

О происхождении вироидов ничего неизвестно, однако открытие у эукариотических организмов генов расщепления и сращивания РНК позволило высказать точку зрения, согласно которой вироиды образовались в результате кольцевания отрезанных последовательностей РНК (интронов).

Вироиды устойчивы к высокой температуре, УФ- и ионизирующему излучению.

Вироиды известны как возбудители болезней растений, однако вероятно их причастность к некоторым заболеваниям животных и человека.

Первооткрывателем и крупнейшим специалистом по вироидам является Т. О. Динер. [78, 79]

Cucumber pale fruit viroid — Вироид бледности плодов огурца

Листья больных растений мелкие, голубовато-зеленые, морщинистые, с отчетливой пузырчатостью; по мере старения морщинистость исчезает, появляется хлороз. Междоузлия у таких растений короткие, цветки мелкие, грушевидные, бледной окраски.

Основной хозяин — огурец. При искусственном заражении 17 видов тыквенных из 29 оказались восприимчивыми.

Передается во время операций по уходу и сбору плодов. В эксперименте передается механической инокуляцией сока, прививкой, повиликой. Попытки передать патоген посредством тлей и через почву оказались безуспешными. Имеются косвенные данные о возможности передачи насекомыми.

Распространение: Нидерланды.

Методы диагностики: биотестирование.

Меры борьбы: не разработаны. Известно, что в теплицах заболевание отмечают только на растениях, высаженных весной (с начала

апреля до конца мая), но никогда не обнаруживают у огурцов, посаженных в июле или августе. [49, 78]

Potato spindle tuber viroid — Вироид веретеновидности клубней картофеля (рис. 4.77)

Больные растения картофеля характеризуются угнетенностью, прямостоячестью и вытянутостью из-за задержки роста боковых побегов, небольшим количеством слабоколенчатых стеблей, более мелкими листьями, отходящими под острым углом. Клубни по окраске светлее здоровых, гладкие, удлиненные (чаще веретеновидной формы), с выдающимися над поверхностью глазками и резкими «бровями». Они образуются позже здоровых и в меньшем количестве.

На томатах вызывает кустистость (многостебельность) верхушки, которая до 1962 года считалась самостоятельным заболеванием. Возбудитель поражает также ряд других родов из подотряда Solanaceae и других семейств, включает 128 видов, главным образом

Рис. 4.77. Вироид веретеновидности клубней картофеля:

а — ДНК фага Т; б — виroid

Круг растений-хозяев вириода разном из семейства пасленовых.

Вироид передается семенами и пылью картофеля и томатов. Сохраняется в зрелых семенах и их экстрактах.

ТТИ составляет 70—75 °С.

Распространение: в США и других странах, возделывающих картофель. Зарегистрирован в СССР, где заболевание часто называют «готикой». Снижает урожайность клубней на 20—70 % и ухудшает их качество.

Методы диагностики: биотестирование. В качестве растений-индикаторов чаще всего используются три сорта томатов: Ратгерг, Шийон, Аллерфьюкерст-Фрей.

Меры борьбы: 1. Ранние прочистки до смыкания ботвы и соблюдение изоляции (20—30 м) семенных насаждений от рядового картофеля. 2. Двукратный клоновый отбор в сочетании с ранним удалением зараженных растений и ранней уборкой. 3. Отбор здоровых клубней путем индексации на *Scopolia sinensis* в зимний период. 4. Выращивание картофеля на участках с ограниченным применением азот-

ных удобрений и сокращенным числом обработок. [10, 14, 28, 35, 49, 80]

Cocosnut yellow mottle decline viroid — Вироид желтопятнистого вырождения кокосовой пальмы

Основные хозяева — кокосовая пальма и африканская масличная пальма.

Симптомами поражения являются карликовость деревьев, хлороз листьев, отсутствие цветения.

Переносчики неизвестны.

Распространение: Филиппины, где явился причиной гибели 12 млн. пальм.

Методы диагностики: точечная гибридизация.

Меры борьбы: не разработаны. [548]

Hop stunt viroid — Вироид карликовости хмеля

Вирус-монофаг. Поражает только хмель. Болезнь характеризуется укорочением междоузлий главной и боковых плетей, курчавостью верхних листьев.

Распространение: Япония. Есть данные о наличии в СССР.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Электрофорез в ПАГ.

Меры борьбы: химическая и тепловая обработка инструмента при работе по уходу за насаждениями. [49, 79, 156]

Chrysanthemum stunt viroid — Вироид карликовости хризантемы

Вироид ухудшает развитие растений, приводит к уменьшению диам. цветков, снижает высоту стеблей и количество укоренившихся черенков. При поражении уменьшаются размеры растения в целом, его листьев и цветков, наблюдается выцветшая окраска цветков и тенденция к более раннему зацветанию.

Вироид поражает представителей семейства сложноцветных часто латентно. Передается при прививках, соком больного растения, при уходе за растениями и срезке побегов, семенами (на 11 %). Эффективность механической передачи соком достигает 56 %.

Распространение: США, Канада, большинство стран Европы, Австралия.

Методы диагностики: 1. Биотестирование. 2. Индексация вириода в каллусных культурах хризантемы с помощью тканевой имплантации и механической инокуляции.

Меры борьбы: 1. Проведение двойного отбора из внешне здоровых, мощно развитых растений. 2. Соблюдение мер предосторожности при черенковании (следует обламывать побеги руками, а не срезать ножом). [49, 79]

Avocado sunblotch viroid — Вироид солнечных пятен авокадо

Вызывает солнечные, желтые или красные штрихи на плодах авокадо, делая их нетоварными. Вызывает также желтые, оранжевые или белые штрихи и пятна на стебле, пестролистность и деформацию листьев.

Передается прививкой только членам семейства лавровых, включая авокадо, коричник.

Сведения о наличии переносчиков отсутствуют, за исключением одного сообщения о возможной передаче с помощью пчел. Передается семенами (80—100 %) в бессимптомно инфицированных деревьях; пораженные сеянцы также бессимптомны.

Распространение: районы выращивания авокадо (Австралия, Израиль, Перу, Южная Африка, США и Венесуэла).

Методы диагностики: 1. Передача прививкой на другие виды семейства лавровых, в частности на сеянцы авокадо сорта Наас. 2. Электрофорез в ПАГ. 3. Гибридизация нуклеиновой кислоты с комплементарной ДНК.

Меры борьбы: не разработаны. [74, 79]

Chrysanthemum chlorotic mottle viroid — Вироид хлоротической крапчатости хризантемы

Больные растения ниже здоровых. Черенки хуже укореняются. Болезнь может принимать форму эпифитотий, влекущих за собой большие экономические потери. Восприимчивы многие коммерческие сорта хризантемы.

Симптомы болезни зависят от сорта: заметная крапчатость, переходящая затем в общий хлороз; крапчатость и хлороз, исчезающие при дальнейшем росте растений; хлоротичная пятнистость, посветление жилок, очень слабый хлороз. Некоторые сорта при заболевании не проявляют внешних симптомов.

Передается прививкой. Переносчики неизвестны.

Распространение: США, Италия, Бельгия, ЮАР.

Методы диагностики: 1. Биотестирование.

Меры борьбы: Из хризантемы (*Ch. morifolii*) выделен латентный инфекционный агент, предохраняющий растения от заражения. В полной мере защита удастся, если провести инокуляцию агента не позже, чем за 8 сут до заражения. [49, 79]

Citrus exocortis viroid — Вироид экзокортиса цитрусовых

Болезнь характеризуется задержкой роста, усиленным ветвлением побегов и отслаиванием («чешуйчатостью») коры, ствола (рис. 4.78). Патогенные штаммы возбудителя в конце инкубационного периода, который может продолжаться несколько лет, вызывают ветвление побегов, хлороз листьев, появление на побегах желтых пятен, растрескивание и некроз коры подвоя. Отслаивание коры —




Рис. 4.78. Симптомы вирида экзокортиса цитрусовых на стволе цитрусового дерева

наиболее характерный симптом заболевания. При анатомическом изучении пораженных листьев цитрона (*Citrus medica*) выявились глубокие изменения в ткани (особенно средней жилки): ненормальное потемнение и грануляция содержимого клеток паренхимы, гипертрофия и гиперплазия, гибель части клеток, растрескивание и шелушение некротической ткани и др. Высокие дозы азота сокращают инкубационный период и усиливают симптомы заболевания.

Передается с посадочным материалом, во время прививок и подрезок ножом, повиликой, механической инокуляцией сока.

Распространение: повсеместно в районах выращивания цитрусовых.

Методы диагностики: не разработаны.

Меры борьбы: не разработаны. [38, 49, 79]

Tomato bunchy top viroid — Вироид кустистости верхушки томата

В естественных условиях болезнь известна только на томатах. Симптомы болезни проявляются внезапно, почти полной остановкой

роста верхних побегов, в результате чего листья оказываются плотно собранными, что придает растениям кустистый вид, характерный для ранней стадии инфекции. На молодых листьях наблюдается прогрессирующее уменьшение размеров и более темное скопление листочков на общей оси сложного листа. Края листочков подворачиваются вниз, кончики их часто искривляются, и поверхность становится морщинистой.

Цветки пораженных растений не обнаруживают никаких ненормальностей, но плоды мелкие, деформированные и не имеют товарной ценности.

Переносчик не установлен. Доказана передача семенами *Solanum incarnum*, *Physalis peruviana*. Легко передается механической инокуляцией сока.

ТТИ составляет выше 70 °С, ПСИ — 12—24 ч при к. т.

Распространение: исключительно в южной Африке, в низменных районах восточной части Трансвааля.

Методы диагностики: биотестирование.

Меры борьбы: 1. Санитарные мероприятия. 2. Уничтожение сорных растений семейства пасленовых. [79, 87]

ПРИЛОЖЕНИЯ

К ГЛАВЕ 2

Приложение 1

СПИСОК КОЛЛЕКЦИЙ БАКТЕРИЙ

| | |
|---------|---|
| ATCC | — American Type Culture Collection, 12301 Parklawn Drive, Rockville, Maryland 20852, USA. |
| ВКМ | — Всесоюзная Коллекция Микроорганизмов. АН СССР Московская обл., Пущино |
| CBS | — Centraalbureau voor Schimmelcultures, Oosterstraat 1, Baarn, The Netherlands. |
| CCEB | — Culture Collection of Entomogenous Bacteria, Flemingovo N 2, Prague 6, CSSR. |
| CCM | — Czechoslovak Collection of Microorganisms, J. E. Purkyne University, Tr. Obr. Miru 10, Brno, CSSR. |
| CIP | — Collection of Institut Pasteur, Rue du Dr. Roux, Paris 15, France. |
| CNC | — Czechoslovak National Collection of Type Cultures, Institute of Epidemiology and Microbiology, Srobarova 48, Prague 10, Czechoslovakia. |
| DSM | — Deutsche Sammlung von Mikroorganismen, Schnitsphanstrasse, Darmstadt, Federal Republic of Germany. |
| IAM | — Institute of Applied Microbiology, University of Tokyo, Bunkyo-ku, Tokyo, Japan. |
| ICPB | — International Collection of Phytopathogenic Bacteria, University of California, Davis, California 95616, USA. |
| ИНА | — Институт Новых антибиотиков. Нагатинская ЗА, Москва. |
| ИМВ | — Институт микробиологии и вирусологии АН УССР, ул. Заболотного 26, Киев. |
| ITCC | — Indian Type Culture Collection, New Delhi, India |
| NCIB | — National Collection of Industrial Bacteria, Torry Research Station, Aberdeen AB9 8DG, Scotland, U. K. |
| NCPPB | — National Collection of Plant Pathogenic Bacteria, Plant Pathology Laboratory, Hatching Green, Harpenden, England, UK. |
| NCTC | — National Collection of Type Cultures, Central Public Health Laboratory, Colindale, London NW9 5HT, England, UK. |
| PDDCC | — Plant Diseases Division Culture Collection, New Zealand Department of Scientific and Industrial Research, Auckland, New Zealand. |
| UQM | — Culture Collection, Department of Microbiology, University of Queensland, Herston, Brisbane 4006, Australia. |
| WINDSOR | — Culture Collection University of Windsor, Windsor, Ontario, Canada. |

Приложение 2

ТИПОВЫЕ ШТАММЫ ФИТОПАТОГЕННЫХ БАКТЕРИЙ

Таблица 1. Типовые штаммы бактерий родов *Acetobacter*, *Bacillus* и *Clostridium*

| Вид | Коллекция | | | JAM | JFO | Молярная доля Г + Ц, % |
|------------------------|-----------|------|-------|------|-------|------------------------------|
| | ATCC | NCIB | NCTC | | | |
| <i>A. liquefaciens</i> | — | — | — | 1834 | 12388 | — |
| <i>B. subtilis</i> | 6051 | 3610 | 3610 | — | — | 41,5—47,5 |
| <i>B. macerans</i> | 8244 | 9368 | 6355 | — | — | 49—51 |
| <i>B. polymyxa</i> | 842 | 8158 | 10343 | — | — | 43—46 |
| <i>C. butyricum</i> | 19398 | 7423 | 7423 | — | — | 27—28 |

Примечание: «—» данные отсутствуют.

Таблица 2. Типовые штаммы бактерий рода *Corynebacterium*

| Вид | Коллекция | | Молярная доля Г + Ц, % |
|--------------------------|-----------|-------|---------------------------|
| | ATCC | NCPPB | |
| <i>C. flaccumfaciens</i> | — | 1446 | 68,3—73,7 |
| <i>C. betae</i> | — | 374 | — |
| <i>C. fasciens</i> | 12974 | — | 62,9—67,6 |
| <i>C. ilicis</i> | 14264 | 1228 | 61,5 |
| <i>C. insidiosum</i> | — | 1109 | 71,8—73,8 |
| <i>C. iranicum</i> | — | 2581 | 68,2—71,2 |
| <i>C. michiganense</i> | — | 2979 | 72,5—74,0 |
| <i>C. nebraskense</i> | — | 2581 | 76,6 |
| <i>C. oortii</i> | 28283 | — | — |
| <i>C. poinsettiae</i> | 9682 | — | — |
| <i>C. rathyi</i> | — | 2980 | — |
| <i>C. sepedonicum</i> | 33113 | — | 718—730 |
| <i>C. tritici</i> | 11403 | — | 69,6—72,8 |

Примечание: «—» — данные отсутствуют.

Таблица 3. Типовые штаммы бактерий рода *Erwinia*

| Вид бактерий | Коллекция | | | Молярная доля Г + Ц, % |
|---|-----------|-------|-------|---------------------------|
| | ATCC | PDDCC | NCPPB | |
| <i>E. ananas</i> | — | — | 1846 | 53,1—54,1 |
| <i>E. amylovora</i> | 15580 | — | — | 53,6—54,1 |
| <i>E. cancerogena</i> | — | — | 2176 | — |
| <i>E. carnegiana</i> | — | — | 439 | — |
| <i>E. carotovora</i> | 15713 | — | — | 50,5—53,1 |
| <i>E. carotovora</i> subsp. <i>carotovora</i> | 15713 | — | — | 50,5—53,1 |
| <i>E. carotovora</i> subsp. <i>atroseptica</i> | — | — | 549 | 51,3—53,1 |
| <i>E. chrysantemi</i> | 11663 | — | — | 55,1—57,1 |
| <i>E. cypripedii</i> | — | 1591 | — | 54,1—54,6 |
| <i>E. dissolvens</i> | 23373 | — | — | — |
| <i>E. guercina</i> | 29281 | — | — | 54,6—55,1 |
| <i>E. herbicola</i> | — | — | 2971 | 52,6—57,7 |
| <i>E. mallotivora</i> | 29573 | — | — | 46,8—51,0 |
| <i>E. nigrifluens</i> | 13028 | — | — | 56,1 |
| <i>E. nimipressuralis</i> | 9912 | — | — | — |
| <i>E. rhapontici</i> | 29283 | — | — | 51,0—53,1 |
| <i>E. rubrifaciens</i> | 29291 | — | — | 53,0—52,6 |
| <i>E. salicis</i> | 15712 | — | — | 51,3—51,5 |
| <i>E. stewartii</i> | 8199 | — | — | 54,6—55,1 |
| <i>E. tracheiphila</i> | — | — | 2452 | 50—52 |
| <i>E. uredovora</i> | 19321 | — | — | 53,0—54,5 |

Примечание: «—» — данные отсутствуют.

Таблица 4. Типовые и сылочные штаммы фитопатогенных бактерий рода *Pseudomonas*

| Вид | Штамм | Коллекция | | | | | | Молярная доля Г + Ц, % |
|--------------------------|-------|-----------|-------|-------|------|-------|-------|---------------------------|
| | | ATCC | PDDCC | NCPPB | NCIB | NCTC | ICPB | |
| <i>P. aeruginosa</i> | т | 10145 | — | — | 8295 | 10312 | — | 67,2 |
| <i>P. agarici</i> | т | 25941 | — | — | — | — | — | — |
| <i>P. amygdali</i> | т | — | — | 2607 | — | — | — | — |
| <i>P. andropogonis</i> | т | 23061 | — | — | — | — | — | — |
| <i>P. asplenii</i> | т | 23835 | — | — | — | — | — | — |
| <i>P. avenae</i> | т | 19860 | — | 1011 | — | — | — | — |
| <i>P. caricaparvayae</i> | т | — | — | 1873 | — | — | — | — |
| <i>P. caryophylli</i> | т | 25418 | 512 | 2151 | — | — | PC113 | 65,3 |
| <i>P. cattleyae</i> | т | — | — | 961 | — | — | — | — |
| <i>P. cepacia</i> | т | 25416 | — | — | — | — | 25 | 66,9 |
| <i>P. cichorii</i> | т | 10857 | 5707 | 943 | — | — | — | 59,0 |

| Вид | Штамм | Коллекция | | | | | | Молярная доля Г+Ц, % |
|---|-------|-----------|-------|-------|------|-------|------|-------------------------------|
| | | ATCC | PDDCC | NCPPB | NCIB | NCTC | ICPB | |
| <i>P. cissicola</i> | т | — | — | 2982 | — | — | — | — |
| <i>P. corrugata</i> | т | — | — | 2445 | — | — | — | — |
| <i>P. fluorescens</i> | т | 13525 | — | — | 9046 | 10038 | — | 59,4— 61,3 |
| биовар I | т | 13525 | — | — | 9046 | 10038 | — | 60,5 |
| биовар II | т | — | — | — | — | — | — | 61,3 |
| <i>P. marginalis</i> pv. <i>marginalis</i> | т | 10844 | 3553 | 667 | — | — | — | — |
| <i>P. marginalis</i> pv <i>alfalfa</i> | с | — | 5708 | 2644 | — | — | — | — |
| <i>P. marginalis</i> pv <i>pastinacae</i> | с | 13889 | 5709 | 806 | — | — | — | — |
| <i>P. gladioli</i> | т | 10248 | 3950 | 1891 | — | — | — | 68,5 |
| <i>P. gladioli</i> pv <i>gladioli</i> | с | 10248 | 3950 | 1891 | — | — | — | — |
| <i>P. gladioli</i> pv. <i>alliicola</i> | с | 19302 | 2804 | 947 | — | — | — | 68,5 |
| <i>P. glumae</i> | т | — | — | 2981 | — | — | — | — |
| <i>P. rubrilineans</i> | т | 19307 | — | — | — | — | — | — |
| <i>P. rubrisubalbica</i> <i>ans</i> | т | 19308 | — | — | — | — | — | — |
| <i>P. solanacearum</i> | т | 11696 | 5712 | 325 | — | — | — | 66,5— 68 |
| <i>P. syringae</i> | т | 19310 | 3023 | 281 | — | — | — | 59—61 |
| <i>P. woodsii</i> | т | 19311 | — | — | — | — | — | — |

Примечание: «—» — данные отсутствуют. т — типовой штамм, с — сылочный штамм.

Таблица 5. Типовые штаммы бактерий рода *Xanthomonas*

| Вид | Штамм | Коллекция | | | Г + Ц мол. % |
|-----------------------|-------|-----------|-------|-------|-----------------|
| | | • ATCC | PDDCC | NCPPB | |
| <i>X. campestris</i> | т | — | — | 528 | 63,5—69,2 |
| <i>X. fragariae</i> | т | — | 5715 | 1469 | 62,6—63,3 |
| <i>X. albilineans</i> | т | — | 196 | 2969 | 63,1—64,5 |
| <i>X. axonopodia</i> | т | 19312 | 50 | 457 | 62,6—65 |
| <i>X. ampelina</i> | т | — | 4298 | 2217 | 68,1—70,8 |

Примечание: т — типовой штамм, «—» — данные отсутствуют.

Таблица 6. Неопатотипные, патотипные штаммы бактерий рода *Xanthomonas campestris*

| Вид | Штамм | ATCC | PDDCC | NCPPB |
|---------------------------------------|-------|-------|-------|-------|
| <i>X. c. pv. aberrans</i> | HT | — | 4805 | 2986 |
| <i>X. c. pv. alangii</i> | HT | — | 5717 | 1336 |
| <i>X. c. pv. alfalfae</i> | HT | — | 5718 | 2062 |
| <i>X. c. pv. amaranthicola</i> | HT | 11645 | 441 | 570 |
| <i>X. c. pv. amorphophalli</i> | HT | — | 3033 | 2371 |
| <i>X. c. pv. aracearum</i> | HT | — | 5381 | 2832 |
| <i>X. c. pv. arecae</i> | HT | — | 5719 | 2649 |
| <i>X. c. pv. argemones</i> | HT | — | 1617 | 1593 |
| <i>X. c. pv. armoraciae</i> | HT | — | 7 | 347 |
| <i>X. c. pv. arracaciae</i> | HT | — | 3158 | 2436 |
| <i>X. c. pv. azadirachtae</i> | HT | — | 3102 | 2388 |
| <i>X. c. pv. badrii</i> | HT | 11672 | 571 | 571 |
| <i>X. c. pv. barbareae</i> | HT | 13460 | 438 | 983 |
| <i>X. c. pv. bauhiniiae</i> | HT | — | 5720 | 1335 |
| <i>X. c. pv. begoniae</i> | HT | — | 194 | 1926 |
| <i>X. c. pv. beticola</i> | HT | 11677 | 312 | 2972 |
| <i>X. c. pv. biophyti</i> | HT | — | 2780 | 2228 |
| <i>X. c. pv. blepharidis</i> | HT | 17995 | 5722 | 1757 |
| <i>X. c. pv. cajani</i> | HT | 11639 | 444 | 573 |
| <i>X. c. pv. campestris</i> | HT | — | 13 | 528 |
| <i>X. c. pv. cannabis</i> | ПТ | — | 6570 | 2877 |
| <i>X. c. pv. carrissae</i> | HT | — | 3034 | 2373 |
| <i>X. c. pv. carotae</i> | HT | — | 5723 | 1422 |
| <i>X. c. pv. cassavae</i> | HT | — | 204 | 101 |
| <i>X. c. pv. cassiae</i> | HT | 11638 | 358 | 2973 |
| <i>X. c. pv. celebensis</i> | HT | 19045 | 1488 | 1832 |
| <i>X. c. pv. centellae</i> | ПТ | — | 6746 | — |
| <i>X. c. pv. cerealis</i> | HT | — | 1409 | 1944 |
| <i>X. c. pv. citri</i> | HT | — | 24 | 409 |
| <i>X. c. pv. clerodendri</i> | HT | 1676 | 445 | 575 |
| <i>X. c. pv. clitoriae</i> | HT | — | 6574 | 3092 |
| <i>X. c. pv. convolvuli</i> | HT | — | 5380 | 2498 |
| <i>X. c. pv. coracanae</i> | HT | — | 5724 | 1786 |
| <i>X. c. pv. coriandri</i> | ПТ | 17996 | 5725 | 1758 |
| <i>X. c. pv. corylina</i> | ПТ | 19313 | 5726 | 935 |
| <i>X. c. pv. cucurbitae</i> | HT | — | 2299 | 2597 |
| <i>X. c. pv. cyamopsidis</i> | HT | — | 616 | 637 |
| <i>X. c. pv. desmodii</i> | HT | 11640 | 315 | 481 |
| <i>X. c. pv. desmodiigangetici</i> | HT | 11671 | 577 | 577 |
| <i>X. c. pv. desmodiilaxiflori</i> | ПТ | — | 6502 | 3086 |
| <i>X. c. pv. desmodiirotundifolii</i> | HT | — | 168 | 885 |
| <i>X. c. pv. dieffenbachiae</i> | HT | — | 5727 | 1833 |
| <i>X. c. pv. durantae</i> | HT | — | 5728 | 1456 |
| <i>X. c. pv. erythrinae</i> | ПТ | 11679 | 446 | 578 |
| <i>X. c. pv. esculenti</i> | HT | — | 5729 | 2190 |
| <i>X. c. pv. eucalypti</i> | ПТ | — | 5382 | 2337 |
| <i>X. c. pv. euphorbiae</i> | HT | — | 5730 | 1828 |
| <i>X. c. pv. fascicularis</i> | HT | — | 5731 | 2230 |

| Вид | Штамм | АТСС | PDDCC | NCPPB |
|---------------------------------|-------|-------|-------|-------|
| X. c. pv. fici | HT | — | 3036 | 2372 |
| X. c. pv. glycines | HT | — | 5732 | 554 |
| X. c. pv. graminis | ПТ | — | 5733 | 2700 |
| X. c. pv. guizotiae | HT | — | 5734 | 1932 |
| X. c. pv. gummisudans | HT | — | 5780 | 2183 |
| X. c. pv. hederiae | HT | — | 453 | 939 |
| X. c. pv. heliotropii | HT | — | 5778 | 2057 |
| X. c. pv. holcicola | HT | — | 3103 | 2417 |
| X. c. pv. hordei | HT | — | 5735 | 2389 |
| X. c. pv. hyacinthi | HT | 19314 | 189 | 599 |
| X. c. pv. incanae | HT | 13462 | 574 | 937 |
| X. c. pv. ionidii | HT | — | 5736 | 1334 |
| X. c. pv. juglandis | HT | — | 35 | 411 |
| X. c. pv. knayae | HT | — | 671 | 536 |
| X. c. pv. lantanae | HT | — | 5736 | 1455 |
| X. c. pv. laureliae | HT | — | 84 | 1155 |
| X. c. pv. lawsoniae | ПТ | 11674 | 319 | 579 |
| X. c. pv. leana | HT | — | 5738 | 2229 |
| X. c. pv. lespedezae | HT | 13463 | 439 | 993 |
| X. c. pv. maculifoliigardeniae | HT | 318 | 318 | 971 |
| X. c. pv. malvacearum | HT | — | 5739 | 633 |
| X. c. pv. mangiferaeindicae | HT | 11637 | 5740 | 490 |
| X. c. pv. manihotis (б. пигм.) | HT | — | 5741 | 1834 |
| X. c. pv. martyniicola | HT | — | 82 | 1148 |
| X. c. pv. melhusii | HT | 11644 | 619 | 994 |
| X. c. pv. merremiae | HT | — | 6747 | 3114 |
| X. c. pv. musacearum | ПТ | — | 2870 | 2005 |
| X. c. pv. nakataecorchori | HT | — | 5742 | 1337 |
| X. c. pv. nigromaculans | HT | 23390 | 80 | 1935 |
| X. c. pv. olitorii | HT | — | 359 | 464 |
| X. c. pv. oryzae | HT | — | 3125 | 3002 |
| X. c. pv. oryzicola | HT | — | 5743 | 1585 |
| X. c. pv. papavericola | HT | 1417 | 220 | 2970 |
| X. c. pv. passiflorae | HT | — | 3151 | — |
| X. c. pv. patelii | HT | — | 167 | 840 |
| X. c. pv. pedalii (б. пигм.) | HT | — | 3030 | 2368 |
| X. c. pv. pelargonii | HT | — | 4321 | 2985 |
| X. c. pv. phaseoli | HT | 9563 | 5834 | 3035 |
| X. c. pv. phleipratensis | HT | — | 5744 | 1837 |
| X. c. pv. phormiicola | HT | — | 4294 | 2983 |
| X. c. pv. phyllanthi | HT | — | 5745 | 2066 |
| X. c. pv. physalidicola | HT | — | 586 | 761 |
| X. c. pv. physalidis | ПТ | 17994 | 5746 | 1756 |
| X. c. pv. pisi | HT | — | 570 | 762 |
| X. c. pv. plantaginis (н/патор) | С | 23382 | 1028 | 1061 |
| X. c. pv. poinsetticola | HT | 11643 | 5779 | 581 |
| X. c. pv. pruni | HT | 19316 | 51 | 416 |
| X. c. pv. punicae | HT | — | 360 | 466 |
| X. c. pv. raphani | HT | — | 140 | 1946 |
| X. c. pv. rhynchoslae | HT | — | 5748 | 1827 |

| Вид | Штамм | ATCC | PDDCC | NCPPB |
|--|-------|-------|-------|-------|
| <i>X. c. pv. ricini</i> (н/патоген) | ПТ | 19317 | 5747 | 1063 |
| <i>X. c. pv. secalis</i> | НТ | — | 5749 | 2822 |
| <i>X. c. pv. sesami</i> | НТ | — | 621 | 631 |
| <i>X. c. pv. sesbaniae</i> | НТ | 11675 | 367 | 582 |
| <i>X. c. pv. shermacoces</i> | ПТ | 17998 | 5751 | 1760 |
| <i>X. c. pv. tamarindi</i> | ПТ | 11673 | 572 | 584 |
| <i>X. c. pv. taraxaci</i> | НТ | 19318 | 579 | 940 |
| <i>X. c. pv. tardicrescens</i> | НТ | — | 4295 | 2984 |
| <i>X. c. pv. theicola</i> | ПТ | — | 6774 | — |
| <i>X. c. pv. thirumalacharii</i> | НТ | — | 5852 | 1452 |
| <i>X. c. pv. translucens</i> | НТ | 19319 | 5752 | 973 |
| <i>X. c. pv. tribuli</i> | НТ | — | 5753 | 1454 |
| <i>X. c. pv. trichodesmae</i> | ПТ | 11678 | 5754 | 585 |
| <i>X. c. pv. undulosa</i> | НТ | — | 5755 | 2821 |
| <i>X. c. pv. uppalii</i> | НТ | 11641 | 5756 | 586 |
| <i>X. c. pv. vasculorum</i> | НТ | — | 5757 | 796 |
| <i>X. c. pv. vernoniae</i> | НТ | — | 5758 | 1787 |
| <i>X. c. pv. vesicatoria</i> | НТ | — | 63 | 422 |
| <i>X. c. pv. vignaeradiatae</i> | НТ | — | 5759 | 2058 |
| <i>X. c. pv. vignicola</i> | НТ | 11648 | 333 | 1838 |
| <i>X. c. pv. vitians</i> | НТ | 19320 | 336 | 976 |
| <i>X. c. pv. viticola</i> (б. пигм) | НТ | — | 3867 | 2475 |
| <i>X. c. pv. vitiscarnosae</i> | НТ | — | 90 | 1149 |
| <i>X. c. pv. vitisirifoliae</i> | НТ | — | 5761 | 1451 |
| <i>X. c. pv. vitiswoodrowii</i> (б. пигм) | НТ | 11636 | 3965 | 1014 |
| <i>X. c. pv. zantedeschiae</i> | НТ | — | 2872 | 2978 |
| <i>X. c. pv. zinniae</i> | НТ | — | 5762 | 2439 |

Примечание: «—» — данные отсутствуют, НТ — неопатотипный штамм, ПТ — патотипный штамм, С — ссылочный.

Таблица 7. Типовые штаммы бактерий рода *Agrobacterium*

| Вид | Коллекция | | | | | | Молярная доля Г + Ц, % |
|-----------------------|-----------|------|-------|-------|-------|------|------------------------------|
| | ATCC | NCIB | IFO | NCPPB | DSM | ICPB | |
| <i>A. tumefaciens</i> | 23308 | — | — | 2437 | 30205 | TT3 | 57—63 |
| <i>A. radiobacter</i> | 19358 | 9042 | 13532 | — | 30147 | — | 58—62 |
| <i>A. rhizogenes</i> | 11325 | — | 13257 | — | 30148 | — | 59—63 |
| <i>A. rubi</i> | 13334 | — | 13260 | 1856 | 30149 | — | 57,6—58,8 |

Примечание: «—» — данные отсутствуют.

К ГЛАВЕ 3

Приложение 1

ЗАЩИТА КРУПЯНЫХ КУЛЬТУР (ГРЕЧИХИ)

ОТ ПОРАЖЕНИЯ

МИКОПЛАЗМОПОДОБНЫМИ ЗАБОЛЕВАНИЯМИ

Как установлено, поражение гречихи болезнью, похожей на микоплазмоз, вызывается вирусом табачной мозаики (ВТМ). Методы борьбы с упомянутым заболеванием должны применяться с учетом свойств этого вируса и биологических особенностей гречихи.

Основным источником инфекции растений в поле служат послеуборочные остатки, сборные (вьюнок, кресс-крупка, гречка вьюнковая, коммелина обыкновенная, редька дикая и др.), а также культурные (табак, махорка, пасленовые и др.) растения.

Возбудитель зимует в многолетних сорных растениях (вьюнок, кресс-крупка), а в следующем году распространяется вьюнковой цикадой во время ее массового лёта (15 июня — 15 июля). Кроме того, ВТМ хорошо сохраняется в почве и может заразить растение через корни.

Так как сортов растений гречихи, иммунных к этому заболеванию, не выявлено, то в борьбе с ним целесообразно применять систему агротехнических и химических мероприятий. Гречиху следует возделывать в соответствии с разработанной технологией [4], используя в качестве ее предшественников растения, не поражающиеся ВТМ. Опыт показывает, что лучшими предшественниками гречихи являются пропашные культуры и озимые зерновые, засеваемые после пропашных. Поле, засеянное пропашными культурами (при хорошей технологии возделывания), лучше очищено от сорняков: озимые зерновые культуры весной быстро растут и подавляют развитие сорняков. При размещении гречихи необходимо учитывать ее биологические особенности, состояние засоренности, а также видовой состав сорняков.

Нельзя допускать возделывания гречихи на одних и тех же участках в течение нескольких лет, так как это способствует накоплению инфекций в почве и размножению насекомых — переносчиков болезней. Не рекомендуется высевать гречиху на участках, расположенных вблизи сушильных сооружений (сушка табака), а также посевов пасленовых, табака и махорки — расстояние от них должно составлять 600—1000 м. Это необходимо для предотвращения заноса ВТМ персиковой тлей, табачным трипсом и вьюнковой цикадкой.

При ранней вспашке поля из-под пропашных культур (перед посевом на нем гречихи) послеуборочные остатки полнее и быстрее разлагаются, уничтожаются переносчики. Вероятность сохранения инфекции значительно снижается.

Химические меры борьбы с насекомыми — переносчиками ВТМ следует вести, главным образом, путем обработки растений инсектицидами в местах скопления переносчиков. Обычно для наземного опрыскивания используют инсектициды системного действия; БИ-58 (рогор, он же фосфамид) в виде 0,2 %-ного раствора, 0,3 %-ный раствор хлорофоса, 0,15 %-ный раствор овадофоса или такой же раствор фолитиона (метилнитрофоса), 0,2 %-ный раствор метилмеркаптофоса или такой же раствор 60 %-ного концентрата эмульсии гептахлора. Каждый из этих препаратов можно применять из расчета 300—400 л рабочего раствора на 1 га. При своевременном оповещении службы сигнализации достаточно однократной обработки мест зимовки переносчиков и 10-метровой изолирующей полосы вокруг таких мест.

Большое значение в комплексе агротехнических мероприятий по повышению урожайности гречихи имеет борьба с сорняками — резерваторами ВТМ. Наиболее эффективный метод борьбы с сорняками — применение гербицидов. Однако следует помнить, что гречиха очень чувствительна к гербицидам и признаки поражения ее этими препаратами сходны с таковыми при поражении ее ВТМ. Поэтому обрабатывать посевы гербицидами нужно не позже чем за 2—3 сут до появления всходов, или вносить их в предпосевную культивацию в таких количествах (из расчета на 1 га): 1—1,5 кг 2,4Д; 1—1,5 кг 2М-4Х. Обработка гречихи гербицидом 2,4Д обеспечивает уничтожение около 80 % однолетних сорняков [4].

Приложение 2

НАБЛЮДЕНИЕ ЗА ПОСЕВАМИ.

ОЦЕНКА ВРЕДНОСТИ МИКОПЛАЗМОЗОВ

Для своевременного выявления микоплазменных и вирусных болезней зерновых колосковых культур необходимо регулярно обследовать их посевы. Первое обследование проводят в фазе кущения растений, второе — весной в фазе выхода в трубку.

Обычно просматривают по 50 растений на 50 участках — по диагонали и по краям поля, так как микоплазменные и вирусные заболевания распространяются неравномерно и, как правило, больше по краям поля. Определяют процент пораженных растений и интенсивность поражения по четырехбалльной системе: один балл — слабое проявление заболевания (1—5 % пораженных растений); два балла — среднее проявление заболевания (10—30 % пораженных растений); три балла — сильное проявление заболевания (более 30 % пораженных растений); четыре балла — все растения поражены.

Степень поражения посевов вычисляют по формуле

$$P = \frac{b}{H} 100,$$

где P — общее число пораженных растений, %; b — абсолютное число больных растений; H — абсолютное число учтенных растений.

Вредоносность заболевания выражается в недоборе урожая и определяется по проценту погибших или сформировавших урожай растений. Вычисляют вредоносность заболеваний пшеницы по общепринятой методике:

$$B = \frac{(A - a)}{A} 100,$$

где B — вредоносность при потере урожая, %; A — урожай здоровых растений, г; a — урожай больных растений, г.

К ГЛАВЕ 4

Приложение 1

ПЕРЕЧЕНЬ ВИРУСОВ, КЛАССИФИЦИРОВАННЫХ ПОСЛЕ 1982 г.*

| | |
|--|---|
| Cauliflower mosaic virus group | — группа вируса мозаики цветной капусты |
| Blueberry red ringspot virus | — вирус красной кольцевой пятнистости голубики |
| Soybean chlorotic mottle virus | — вирус хлоротической крапчатости сои |
| Sweet potato caulimo-like virus | — каулимоподобный вирус батата |
| Maize streak virus group | — группа вируса полосатости кукурузы |
| Bean enation dwarf virus | — вирус деформирующей карликовости фасоли |
| Cotton leaf crumpled disease virus | — вирус морщинистости листьев хлопчатника |
| Eupatorium yellow vein virus | — вирус пожелтения жилок евпаториума |
| Horsegram yellow mosaic virus | — вирус желтой мозаики долихоса |
| Jatropha mosaic virus | — вирус мозаики ятрофы |
| Oat chlorotic stripe virus | — вирус хлоротической полосатости овса |
| Potato yellow mosaic virus | — вирус желтой мозаики картофеля |
| Squash leaf curl virus | — вирус скручивания листьев тыквы |
| Solanum apical leaf curling virus | — вирус скручивания верхушечных листьев паслена |
| Soybean crinkle virus | — вирус морщинистой сои |
| Tomato pseudo-curl virus | — вирус ложной курчавости томата |
| Plant rhabdovirus | — рабдовирусы растений |
| Banana streak virus | — вирус штриховатости банана |
| Barley yellow striate mosaic virus | — вирус желтой штриховатой мозаики ячменя |
| Camellia infectious variegation virus | — вирус инфекционной пестролистности камелии |
| Canna yellow mottle virus | — вирус желтой крапчатости канны |
| Cynodon chlorotic streak virus | — вирус хлоротической крапчатости свинорога |
| Lotus streak virus | — вирус штриховатости лядвенца |
| Tomato vein clearing virus | — вирус посветления жилок томата |
| Turnip yellow mosaic virus group | — группа вируса желтой мозаики турнепса |
| Passionfruit yellow virus | — вирус желтухи страстоцвета |
| Poinsettia mosaic virus | — вирус мозаики пуансеттии |
| Voandzeia necrotic mosaic virus | — вирус некротической мозаики земляного ореха |
| Southern bean mosaic virus group | — группа вируса южной мозаики фасоли |

* Приведены вирусы, охарактеризованные после 1982 г. [147] как новые члены таксономических групп.

| | |
|---|--|
| Ginger chlorotic fleck virus | — вирус хлоротической пятнистости имбиря |
| Tomato bushy stunt virus group | — группа вируса кустистой карликовости томатов |
| Maroccan pepper virus | — вирус перца марокканского |
| Tombus virus Neckar | — вирус Некара |
| Beet yellow virus group | — группа вируса желтухи сахарной свеклы |
| Nandina domestica clostero virus | — вирус желтухи нандины домашней |
| Potato Y virus group | — группа Y-вируса картофеля |
| Dioscorea alata ring mottle virus | — вирус кольцевой крапчатости ямса |
| Cardamon mosaic virus | — вирус мозаики кардамона |
| Peanut chlorotic ring mottle virus | — вирус хлоротической кольцевой пятнистости |
| Peanut mild virus | — вирус слабой крапчатости арахиса |
| Peanut stripe virus | — вирус полосатости арахиса |
| Tulip chlorotic blotch virus | — вирус хлоротической пятнистости тюльпана |
| Carnation latent virus group | — группа латентного вируса гвоздики |
| Caper latent virus — | — латентный вирус каперсов |
| Potato X virus group | — группа X-вируса картофеля |
| Groundnut chlorotic mottle | — вирус хлоротической крапчатости арахиса |
| Tobacco mosaic virus group | — группа вируса мозаики табака |
| Hypochoeris mosaic virus | — вирус мозаики гипохориса |
| Carnation ringspot virus group | — группа вируса кольцевой пятнистости гвоздики |
| Sweet clover necrotic mosaic virus | — вирус некротической мозаики донника |
| Cowpea mosaic virus group | — группа вируса мозаики коровьего гороха |
| Desmodium virus | — вирус десмодиума |
| Pea green mottle virus | — вирус зеленой крапчатости гороха |
| Pea mild mosaic virus | — вирус слабой мозаики гороха |
| Pea symptomless virus | — бессимптомный вирус гороха |
| Sesbania mosaic virus | — вирус мозаики сесбании |
| Ullucus virus | — C-вирус уллюкуса |
| Tobacco ringspot virus group | — группа вируса кольцевой пятнистости табака |
| Cassava green mottle virus | — вирус зеленой крапчатости маниока |
| Olive latent virus I | — латентный вирус оливы I |
| Tobacco rattle virus group | — группа вируса курчавой полосатости табака |
| Broad bean yellow band virus | — вирус желтой полосатости конских бобов |
| Brome mosaic virus group | — группа вируса мозаики костра |
| Cassia yellow blotch virus | — вирус желтой пятнистости кассии |
| Spring beauty latent virus | — латентный вирус весенней красавицы |

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

К главе 1

1. *Абрамов И. Н.* Болезни сельскохозяйственных растений на Дальнем Востоке.— Владивосток : Дальгиз, 1938.— 232 с.
2. *Азбукина З. М.* Ржавчинные грибы Дальнего Востока. — М.: Наука, 1974.— 527 с.
3. *Билай В. И.* Фузариозы.— Киев : Наук. думка, 1977.— 442 с.
4. *Билай В. И.* Основы общей микологии.— Киев : Вища шк., 1980.— 360 с.
5. *Васецкая М. Н., Култова Г. Н., Борзиознова Т. И.* Виды септориальных грибов, распространенные на сортах пшеницы в СССР // Микология и фитопатология.— 1983.— 17, № 3.— С. 210—213.
6. *Васильевский Н. И., Каракулин Б. П.* Паразитные несовершенные грибы. Ч. 1. Гифомицеты.— М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1937.— 516 с.
7. *Васильевский Н. И., Каракулин Б. П.* Паразитные несовершенные грибы. Ч. 2. Меланкониевые. — М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1950.— 680 с.
8. *Визначник* грибів України : В 5 т.— К. : Наук. думка, 1967 — 1971.— 5 т.
9. *Возбудители* болезней сельскохозяйственных растений Дальнего Востока / Отв. ред. З. М. Азбукина. — М. : Наука, 1980. — 256 с.
10. *Гапоненко И. И.* Семейство *Regoptosporaceae* Средней Азии и Южного Казахстана : Определитель. — Ташкент : Фан, 1972. — 341 с.
11. *Гойман Э.* Инфекционные болезни растений.— М. : Изд-во иностр. лит-ры, 1954.— 608 с.
12. *Головин П. Н.* Мучнисторосяные грибы, паразитирующие на культурных и полезных растениях.— М.; Л. : Изд-во АН СССР, 1960.— 266 с.
13. *Горленко М. В.* Эволюция паразитизма фитопатогенных грибов // Микология и фитопатология.— 1976.— 10, № 1.— С. 5—10.
14. *Горленко М. В.* Сельскохозяйственная фитопатология. — М. : Высш. шк., 1968.— 434 с.
15. *Губанов Г. Я.* Вилт хлопчатника.— М. : Колос, 1972.— 455 с.
16. *Дементьева М. И.* Фитопатология.— М. : Колос, 1977.— 367 с.
17. *Дорожкин Н. А., Бельская С. И.* Болезни картофеля.— Минск : Наука и техника, 1979.— 246 с.
18. *Дурынина Е. П., Великанов Л. Л.* Почвенные фитопатогенные грибы.— М. : Изд-во Моск. ун-та, 1984.— 107 с.
19. *Дьяков Ю. Т.* О болезнях растений.— М. : Агропромиздат, 1985.— 222 с.
20. *Дьяков Ю. Т., Семенова И. Г., Успенская Г. Д.* Общая фитопатология с основами иммунитета.— М. : Колос, 1976.— 256 с.
21. *Жизнь растений.* Т. 2. Грибы / Под ред. М. В. Горленко. — М. : Просвещение, 1976.— 479 с.

22. Жуков А. М. Патогенные грибы облепиховых ценозов Сибири.— Новосибирск: Наука, 1979.— 240 с.
23. Исаева Е. В. Атлас болезней плодовых и ягодных культур.— Киев: Урожай, 1977.— 120 с.
24. Каратыгин И. В. Возбудители головни зерновых культур.— Л.: Наука, 1986.— 112 с.
25. Кириленко Т. С. Определитель почвенных сумчатых грибов.— Киев: Наук. думка, 1978.— 262 с.
26. Коваль Э. З. Клавицепитальные грибы СССР.— Киев: Наук. думка, 1984.— 287 с.
27. Кублицкая М. А., Рябцев Н. А. Разновидности гриба *Botrytis cinerea* на винограде // Микология и фитопатология.— 1969.— 3, № 3.— С. 258—260.
28. Купревич В. Ф., Траншель В. Г. Флора споровых растений СССР. Ржавчинные грибы. Сем. мелампсоровые.— М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957.— 420 с.
29. Купревич В. Ф., Ульянищев В. И. Определитель ржавчинных грибов СССР. Ч. 1. Сем. *Melampsoraceae* и некоторые роды сем. *Rustiaceae* — Минск: Наука и техника, 1975.— 332 с.
30. Левитин М. М., Федорова И. В. Генетика фитопатогенных грибов.— Л.: Наука, 1987.— 215 с.
31. Лучина Н. Н. Болезни льна.— Л.: Наука, 1981.— 88 с.
32. Методы экспериментальной микологии: Справочник // Отв. ред. В. И. Билай.— Киев: Наук. думка, 1982.— 550 с.
33. Милько А. А. Определитель мукоральных грибов.— Киев: Наук. думка, 1974.— 303 с.
34. Наумов Н. А. Болезни сельскохозяйственных растений.— М.; Л.: Сельхозиздат, 1952.— 664 с.
35. Наумов Н. А. Определитель низших растений. Т. 3. Грибы / Под ред. Л. И. Курянова.— М.: Сов. наука, 1954.— 454 с.
36. Николаева С. И., Мартина Л. А. *Myrothecium verrucaria* Ditm. ex Fr.— новый возбудитель микоза огурцов // Микология и фитопатология.— 1982.— 6, № 4.— С. 358—359.
37. Осипян Л. П. Микрофлора Армянской ССР. Т. 1. Пероноспоровые грибы.— Ереван: Б. И., 1967.— 255 с.
38. Оранская М. С., Гончарова Л. Ф., Безбородов А. М. Алкалоиды спорыньи // Микробиол. синтез.— 1969.— № 2.— С. 14.
39. Пересыпкин В. Ф. Атлас болезней полевых культур.— М.: Колос, 1981.— 247 с.
40. Пересыпкин В. Ф., Коваленко С. Н. Симптомы септориоза озимой пшеницы в условиях лесостепи Украины // Микология и фитопатология.— 1977.— 11, № 5.— С. 441—444.
41. Пересыпкин В. Ф., Зражевская Т. Г., Пидопличко В. Н., Лопатин В. М. Словарь-справочник по фитопатологии / Под ред. В. А. Пересыпкина.— Киев: Урожай, 1985.— 200 с.
42. Пересыпкин В. Ф., Пожар З. А., Сигарева Д. Д. и др. Болезни технических культур / Под ред. В. Ф. Пересыпкина.— М.: Агропромиздат.— 1986.— 317 с.
43. Пидопличко Н. М. Грибная флора грубых кормов.— Киев: Изд-во АН УССР, 1953.— 366 с.
44. Пидопличко Н. М. Грибы — паразиты культурных растений: Определитель: В 3 т.— Киев: Наук. думка, 1977—1978.— 3 т.
45. Пидопличко Н. М., Милько А. А. Атлас мукоральных грибов.— Киев: Наук. думка, 1971.— 115 с.
46. Родигин М. Н. Общая фитопатология.— М.: Высш. шк., 1978.— 365 с.

47. Семенов А. Я., Абрамова Л. П., Хохряков М. К. Определитель паразитных грибов на плодах и семенах культурных растений.— Л.: Колос, 1980.— 302 с.
48. Сидорова С. Ф. Вертициллезное и фузариозное увядание однолетних сельскохозяйственных культур.— М.: Колос, 1983.— 157 с.
49. Синадский Ю. В., Корнеева И. Т., Добровичская И. Б. и др. Вредители и болезни цветочно-декоративных растений.— М.: Наука, 1982.— 592 с.
50. Словарь-справочник фитопатолога / Под ред. П. Н. Головина.— Л.: Колос, 1967.— 384 с.
51. Справочник по защите растений / Под ред. Ю. Н. Фадеева.— М.: Агропромиздат, 1985.— 415 с.
52. Стэкмен Э., Харрар Дж. Основы патологии растений / Пер. с англ. под ред. М. С. Дунина.— М.: Изд-во иностр. лит-ры, 1959.— 540 с.
53. Тарр С. Основы патологии растений / Пер. с англ. под ред. М. С. Дунина.— М.: Мир, 1975.— 587 с.
54. Ульянцев В. И. Микрофлора Азербайджана. Т. 1. Головневые грибы.— Баку: Изд-во АН АзССР, 1952.— 302 с.
55. Ульянцев В. И. Микрофлора Азербайджана.— Т. 3. Ржавчинные грибы.— Баку: Изд-во АН АзССР, 1962.— 283 с.
56. Ульянцев В. И. Микрофлора Азербайджана. Т. 4. Пероноспоровые грибы.— Баку: Изд-во АН АзССР, 1967.— 257 с.
57. Ульянцев В. И. Определитель головневых грибов СССР.— М.: Наука, 1968.— 182 с.
58. Хохряков М. К., Потлайчук В. И., Семенов А. Я., Элбакян М. А. Определитель болезней сельскохозяйственных культур.— Л.: Колос, 1984.— 304 с.
59. Ячевский А. А. Основы микологии / Под ред. Н. А. Наумова.— М.; Л.: ОГИЗ, 1933.— 1036 с.
60. *Advances in Plant Pathology: In 2 volumes* / Eds G. S. Ingram, P. H. Williams.— London: Acad. press, 1984.— Vol. 2.— 303 p.
61. *Ainsworth G. C. Dictionary of the fungi.* New York; London: Acad. press, 1971.— 463 p.
62. *Booth C. The genus Fusarium.*— London: Acad. press, 1971.— 237 p.
63. *Booth C. Fusarium laboratory guide to the Identification of the Major Species.*— London; Acad. press, 1977.— 38 p.
64. *Carmichael J. W., Kendrick W. B., Connors J. A., Singler L. Genera of Hyphomycetes.*— Alberta: Edmonto Univ. Alberta press, 1980.— 386 p.
65. *Ellis M. B. Dematiaceous Hyphomycetes.* London: Acad. press, 1971.— 608 p.
66. *The Fungi. An Advanced Treatise. V. 4. Taxonomic Review with keys Ascomycetes and Fungi Imperfecti* / Ed. G. C. Ainsworth. New York; London: Acad. press, 1973.— p. 323—621.
67. *Gerlach W., Nirenberg H. The genus Fusarium: A pictorial Atlas* // Mitt. Biol. Bundesanst. Land. und Forstwirt. Berlin-Dehlem.— 1982.— 209.— P. 1—406.
68. *Shipton W. A., Boyd W. R. J., Rossielle A. A., Shearer B. J. The common Septoria diseases of wheat* // Bot. Rev.— 1971.— 37.— P. 231—262.
69. *Simmons E. G. Helminthosporium allii as type of a new genus* / Mycologia.— 1971.— 63, N 2.— P. 380—386.
70. *Sutton B. C. The Coelomycetes. IYI. Nomenclature of genetic names proposed for Coelomycetes* // Mycol. Pap., 1977.— N 141.— 253 p.

71. Sutton B. C. The Coelomycetes // Fungi Imperfecti with Pycnidia, Acervuli and Stromata.— Kew. : Surrey, 1980.— 696 p.
72. Waterhouse G. The genus Sclerospora.— London : Acad. pres, 1964. — 127 p.
73. Waterhouse G. The genus Pythium Pringsheim.— London : Acad. press, 1968.— 143 p.

К главе 2

1. Акатова Н. С., Смирнова Н. Е. Серологическая классификация *Pseudomonas aeruginosa* // Микробиология.— 1982. — 51.— Вып. 7.— С. 87—91.
2. Бабич А. К. Биология возбудителей бактериальных заболеваний семян плодовых деревьев в УССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1974.— 21 с.
3. Байдербек Р. Опухоли растений.— М.: Колос, 1981.— 303 с.
4. Бельтюкова К. И., Гвоздяк Р. И. Результаты использования некоторых антибиотиков в борьбе с бактериозами и другими болезнями сельскохозяйственных растений // Применение антибиотиков в растениеводстве.— Ереван: Изд-во АН Арм ССР, 1961.— С. 38—49.
5. Бельтюкова К. Г., Гвоздяк Р. И., Пастушенко Л. Т., Зуйкова Н. Ф. *Erwinia horticola* sp. nova.— новый збудник захворювання бука та плодих дерев // Мікробіол. журн.— 1972. — 34, № 1.— С. 104—106.
6. Бельтюкова К. Г., Корольова І. Б. Збудник бактеріальної плямистості люпину *Pseudomonas lupini* Beltjukova — Koroljova // Там же.— 1971.— 33, № 1.— С. 40—46.
7. Бельтюкова К. И., Королева И. Б., Мурає В. А. Бактериальные болезни зернобобовых культур.— Киев: Наук. думка, 1974.— 339 с.
8. Бельтюкова К. И., Матышевская М. С., Куликовская М. Д., Сидоренко С. С. Методы исследования возбудителей бактериальных болезней растений.— Киев : Наук. думка, 1968.— 316 с.
9. Болезни технических культур / Под ред. В. Ф. Пересыпкина.— М.: Агропромиздат.— 1986.— 317 с.
10. Борисов Л. Б., Фрейдлин И. С. Краткий справочник микробиологической терминологии.— Л.: Медицина, 1975.— 136 с.
11. Буданова В. И., Никитина К. В. Бактериальное увядание фасоли // Фитопатогенные бактерии.— Киев: Наук. думка, 1975. — 162—165.
12. Бушкоза Л. В. Некоторые причины поражения картофеля бактериозами при хранении // Бактериальные болезни растений (научные труды ВАСХНИЛ).— М.: Колос, 1981.— С. 166—170.
13. Василенко Т. Н. Бактериальный рак яблони в Приморском крае: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1980.— 20 с.
14. Воронкевич И. В. Выживаемость фитопатогенных бактерий в природе.— М.: Наука, 1974.— 270 с.
15. Галацьян Р. М. Возбудители бактериальных опухолей как стимуляторы роста растений.— Ереван: Изд-во АН Арм ССР, 1979.— 152 с.
16. Гвоздяк Р. И., Волкова В. П., Ходос С. Ф., Гребенюк М. В., Зуйкова Н. Ф. Циркадні ритми стійкості рослин до фітопатогенних бактерій // Доповіді АН УРСР. Сер. Б., 1973.— № 7 — С. 662—664.
17. Гвоздяк Р. И., Горленко С. В., Сидорович Л. Е. и др. *Erwinia carotovora* var. *carotovora* и *Pseudomonas fluoro-violaceus* возбудители бактериальной гнили *Calla L.* // Микробиол. журн.— 1985.— 47, № 1.— С. 20—25.

18. Гвоздяк Р. И., Панькова Н. Е., Жеребило С. Е. Качественный состав полиаминов некоторых возбудителей мягкой гнили растений // Там же.— 1982.— 44, № 4.— С. 25—28.
19. Гвоздяк Р. И., Ходос С. Ф. Бактерии — возбудители сухой кагатной гнили сахарной свеклы // Там же.— 1981.— 43, № 5.— С. 606—610.
20. Гвоздяк Р. И., Яковлева Л. М. Бактериальные болезни лесных пород.— Киев: Наук. думка, 1979.— 242 с.
21. Гвоздяк Р. И., Яковлева Л. М. Об особенностях патогенности *Pseudomonas aeruginosa* // ЖМЭИ.— 1987.— № 3.— С. 3—6.
22. Гойман Э. Инфекционные болезни растений.— М.: Изд-во иностр. лит., 1954.— 607 с.
23. Гойчук А. Ф. Бактериальные болезни дуба черешчатого в лесостепи УССР. Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1984.— 25 с.
24. Гойчук А. Ф., Гвоздяк Р. И. Бактеріозні жолудів і боротьба з ними.— Лісове господарство, лісова, паперова і деревообробна промисловість. 2 — Київ: Техніка, 1984.— С. 9—10.
25. Гораль В. М., Гвоздяк Р. И., Лаппа Н. В., Мурас В. О. Дія фітопатогенних бактерій родів *Erwinia* та *Pseudomonas* на деяких шкідливих комах // Мікробіол. журн.— 1976.— 38, № 4.— С. 439—442.
26. Горленко М. В. Краткий курс иммунитета растений к инфекционным заболеваниям.— М.: Высш. шк., 1973.— 366 с.
27. Горленко М. В. Бактериальные болезни пшеницы в СССР. // Бактериальные болезни растений (Науч. тр. ВАСХНИЛ).— М.: Колос, 1977.— С. 16—22.
28. Горленко М. В., Найдено А. И. Бактериальная пятнистость листьев овса (*Bacterium coenofaciens* Ell.) в СССР // Докл. АН СССР.— 1944.— 42, № 8.— С. 379—382.
29. Диагностика бактериального увядания сельскохозяйственных растений и меры борьбы с ними (Методические рекомендации).— М.: Изд-во ВАСХНИЛ, 1986.— 20 с.
30. Дорожкин Н. А., Бельская С. И. Болезни картофеля.— Минск: Наука и техника, 1979.— 246 с.
31. Жеребило О. Е. Взаимосвязь вирулентности и декарбоксилазной активности у бактерий рода *Erwinia* группы «carotovora» // Микробиол. журн. 1982.— 44, № 5.— С. 24—32.
32. Жеребило О. Е., Гвоздяк Р. И., Матышевская М. С. и др. Полиамины некоторых видов рода *Pseudomonas*, *Xanthomonas* и *Cornebacterium* // Там же.— 1985.— 47, № 1.— С. 81—82.
33. Захарова И. Я., Варбанец Л. Д. Углеродсодержащие биополимеры мембран бактерий.— Киев: Наук. думка, — 1983.— 128 с.
34. Захарова И. Я., Здоровенко Г. М., Косенко Л. В., Васильев В. Н. Полисахариды микроорганизмов // Микробиол. журн.— 1978.— 40, № 2.— С. 186—195.
35. Бактериальные болезни растений / Под. ред. Израильского В. П.— М.: Сельхозгиз, 1960.— 466 с.
36. Кабашная Л. В. Роль бактерий в этиологии кагатной гнили сахарной свеклы // Микробиол. журн.— 1985.— 48, № 2.— С. 26—29.
37. Кіпріанова О. А., Айзенман Б. Е., Бойко О. І. Фізіологічні особливості флюоресціюючих сапрофітних бактерій роду *Pseudomonas*, здатних розріджувати желатину // Мікробіол. журн. — 1972. — 34, № 2.— С. 139—145.
38. Кіпріанова О. А., Айзенман Б. Ю., Бойко О. І., Гарагуля А. Д. Фенотипові ознаки в ідентифікації деяких видів роду *Pseudomonas* // Там же.— 1976.— 38, № 4.— С. 420—428.

39. Кіпріанова О. А., Бойко О. І., Рабінович А. С. и др. *Pseudomonas fluoro-violaceus* novі спес. і утворюваний ним фіолетовий антибіотично активний пігмент // Доповіді АН УРСР. Сер. Б.— 1972.— № 12.— С. 1104—1107.
40. Коробко А. П. Судинний бактеріоз — нове захворювання огірків, виявлене на Україні // Мікробіол. журн.— 1972.— 34, № 6.— С. 707—711.
41. Коробко О. П. *Erwinia toxica* sp. nova — збудник судинного бактеріозу огірків // Там же.— 1973.— 35, № 6.— С. 699—704.
42. Королева И. Б. К изучению вопроса о бактериозе озимой пшеницы в районах Полесья и Лесостепи Украины // Фитопатогенные бактерии.— Киев: Наук. думка, 1975.— С. 149—152.
43. Королева И. Б., Сидоренко В. П. Биологические свойства *Pseudomonas fluorescens Migula*, выделенной из озимой пшеницы на Украине // Микробиол. журн.— 1982.— 44, № 2.— С. 15—18.
44. Красильников Н. А. Определитель бактерий и актиномицетов.— М.— Л.: Изд-во АН СССР, 1949.— 830 с.
45. Краснова М. В. Бактериозы сои и меры борьбы с ними: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Кишинев, 1963.— 16 с.
46. Кучеренко Л. В. *Erwinia betae* Busse comb. nova. — возбудитель бактериоза сахарной свеклы во время вегетации и хранения // Фитопатогенные бактерии.— Киев: Наук. думка, 1975.— С. 188—193.
47. Ладыженская Н. В. Бактериальный вилт люцерны // Там же.— С. 183—184.
48. Майко И. И., Мурас В. О. Утворення пігментів фітопатогенними бактеріями роду *Pseudomonas* // Мікробіол. журн.— 1977.— 39, № 3.— С. 299—302.
49. Матвеева Е. В., Чумаевская М. А. Диагностика бактериального увядания сельскохозяйственных растений и меры борьбы с ним (методические указания).— М.— 1986.— 20 с.
50. Матышевская М. С. Влияние фитопатогенных бактерий на физиолого-биохимические свойства растений. // Фитопатогенные бактерии.— Киев: Наук. думка, 1975.— С. 236.
51. Матышевская М. С. О систематическом положении фитопатогенных бактерий рода *Xanthomonas* // Бактериальные болезни растений.— М.: Колос, 1981.— С. 42—78.
52. Минько Н. Д., Королева И. Б. *Pseudomonas atrofaciens* — основной возбудитель бактериоза яровой пшеницы в Лесостепи Украины // Микробиол. журн.— 1980.— 42, № 4.— С. 415—419.
53. Мишенева В. Д. Усыхание тополя сибирского // Защита растений.— 1973.— № 3.— С. 45—46.
54. Мурас В. А., Варбанец Л. Д., Житкевич Н. В. Липополисахариды S и R форм *Pseudomonas syringae* pv. *phaseolicola* // Микробиол. журн.— 1987.— 49, № 4.— С. 8—11.
55. Мурас В. А., Гвоздяк Р. И., Житкевич Н. В., Азимцев А. Г. Естественная изменчивость морфолого-биохимических и патогенных свойств коллекционных культур фитопатогенных бактерий // Там же.— 1983.— 45, № 5.— С. 36—42.
56. Мурас В. А., Гвоздяк Р. И., Житкевич Н. В., Азимцев А. Г. Чувствительность к антибиотикам гладких и шероховатых форм некоторых фитопатогенных бактерий // Там же.— 1985.— 47, № 5.— С. 53—57.
57. Мурас В. А., Житкевич Н. В., Самойленко В. И., Рубан В. И. Выявление лизогенного состояния R-формы *Pseudomonas phaseolicola* 4012 // Там же.— 1984.— 46, № 4.— С. 76—77.
58. Немлиенко Ф. Е. Болезни кукурузы. — Днепропетровск: Сельхозгиз, 1957.— 230 с.

59. Никитина К. В., Наговицина А. К. Корневая гниль многолетних бобовых трав в Нечерноземной зоне и роль бактерий в этом заболевании // Фитопатогенные бактерии. — Киев: Наук. думка, 1975. — С. 177—180.
60. Овечникова Л. Н. Изучение взаимоотношений среди фитопатогенных бактерий типа *Pseudomonas syringae* var Hall: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — М., 1970. — 26 с.
61. Оганесян А. А., Пучинян Л. Н., Гюсян М. М., Вартанян Н. А. Уточнение роли бактериальной инфекции в процессе увядания перца и помидоров в Армении // Состояние и перспективы развития научных исследований по предотвращению резистентности у вредителей и возбудителей болезней к пестицидам и разработка эффективных мер борьбы с бактериальными болезнями растений. Тезисы докладов на IV совещании (Ереван, 22—24 дек. 1980), М.: Колос, 1980. — С. 87.
62. Озолин Р. К., Гривиня П. П., Савенкова Л. Ф. Аспарагиназа и сирингегидратаза микроорганизмов. — Рига: Зинатне, 1985. — 150 с.
63. Павловича Д. Я., Лаузне Э. Я. Значение антибиотиков и бактериофага в ограничении развития фитопатогенной бактерии *P. lachrimans* // Бактериальные болезни растений и методы борьбы с ними. — Киев.: Наук. думка, 1968. — С. 118—121.
64. Пастушенко Л. Т., Мураш В. А. О видах фитопатогенных бактерий рода *Pseudomonas* // Бактериальные болезни растений. — М.: Колос, 1981. — С. 27—42.
65. Пастушенко Л. Т., Симонович И. Д. Серологические группы фитопатогенных бактерий рода *Pseudomonas*. I. Антигенное родство внутри видов // Микробиол. журн. — 1979. — 41, № 3. — С. 222—228.
66. Пастушенко А. Т., Симонович И. Д. Серологические группы фитопатогенных бактерий рода *Pseudomonas*. II. Антигенное родство различных видов // Там же. — № 4. — С. 330—339.
67. Перепнихатка В. И. Биологические свойства штаммов *Agrobacterium tumefaciens* различного происхождения: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1986. — 20 с.
68. Перепнихатка В. И. Полиамины бактерий семейства *Rhizobiaceae* // Микробиол. журн. — 1986. — 48, № 3. — С. 83—84.
69. Пересыпкин В. Ф., Севастьянов И. М. Овимый рипак. — Киев: Держжельгоспздав, 1956. — 63 с.
70. Пересыпкин В. Ф. Атлас болезней полевых культур. — М.: Колос, 1981. — 247 с.
71. Пирудян Э. С., Андрианов В. М. Плазмиды агробактерий и генетическая инженерия растений. — М.: Наука, 1985. — 279 с.
72. Попкова К. В., Шнейдер Ю. И., Воловик А. С., Шмыгля В. А. Болезни и вредители картофеля. — М.: Россельхозиздат, 1974. — 136 с.
73. Романенко В. М., Сидоренко С. С., Правосишская Н. П. Электронно-микроскопическое изучение морфологии клеток возбудителя туберкулеза свеклы // Микробиол. журн. — 1984. — 46, № 4. — С. 72—74.
74. Рубан В. И. Сравнительное изучение биологических свойств фагов бактерий рода *Pseudomonas* структуры бактерий *P. vignae* и морфогенеза в ней фага: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. — Киев, 1974. — 21 с.
75. Рыбалко Т. М., Гукасян А. Б. Бактериозы хвойных Сибири. — Новосибирск: Наука, 1986. — 78 с.
76. Садовский Ю. П., Бобырь А. Д. Риккетсиноподобные бактерии — возбудители болезней растений // Микробиол. журн. — 1987. — 49, № 1. — С. 87—107.

77. Самх Юсри эль-Саид Ахмед. Биологические свойства возбудителей бактериальных болезней дынь и арбузов на Украине: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1977.— 22 с.
78. Самойленко В. І. Вивчення специфічності бактеріофагів до збудників бактеріозів квасолі // Мікробіол. журн.— 1972.— 34, № 1.— С. 118—119.
79. Самойленко В. І. Бактериофаги возбудителей бактериозов бобовых рода *Pseudomonas*: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1973.— 23 с.
80. Самойленко В. И., Губанова Н. Я., Рябуха Л. Д. Адсорбция специфических фагов на клетках и липополисахаридах *Pseudomonas phaseolicola* // Микробиол. журн.— 1985.— 47, № 3.— С. 31—33.
81. Самусь Т. М. Бактериальные болезни плодовых деревьев в Краснодарском крае и биология их возбудителей: Автореф.— дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1973.— 22 с.
82. Сидоренко С. С. Биология возбудителей бактериозов цветной капусты в СССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1964.— 16 с.
83. Сидоренко С. С. *Pseudomonas alliicola* (Starr and Burkholder) — збудник бактеріального захворювання цибулі // Мікробіол. журн.— 1972.— 34, № 1.— С. 111—113.
84. Сидоренко С. С., Королева И. Б., Правошинская Н. П. О бактериальных заболеваниях озимой пшеницы в условиях УССР // Бактериальные болезни растений.— М.: Колос, 1977.— С. 23—26.
85. Скрипаль И. Г. Бактериальные заболевания плодовых деревьев в Западных областях УССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Киев, 1969.— 22 с.
86. Скрипаль И. Г. *Bacterium nodosum* нова sp.— збудник туберкульозу яблони // Мікробіол. журн., 1970.— 32, № 1.— С. 50—53.
87. Словарь-справочник фитопатолога / Под ред. П. Н. Головина.— 2-е изд. доп.— Л.: Колос, 1967.— 382 с.
88. Словник-довідник з фітопатології / Под ред. В. Ф. Пересылкина.— Киев: Урожай, 1985.— 198 с.
89. Смирнов В. В., Резник С. Р., Василевская И. А. Спорообразующие аэробные бактерии — продуценты биологически активных веществ.— Киев: Наук. думка, 1982.— 277 с.
90. Справочник по защите растений / Под ред. Ю. Н. Фадеева.— М.: Агропромиздат, 1985.— 415 с.
91. Тихоненко А. С. Ультраструктура вирусов бактерий.— М.: Наука, 1968.— 258 с.
92. Тыдельская И. Л., Рожавин М. А. Меланинообразующие штаммы *Pseudomonas aeruginosa* // Микробиол. журн.— 1979.— 41, № 2.— С. 120—124.
93. Чернин Л. С., Авдиенко И. Д. Плазмиды и гены фитогормонов и их роль в онкогенезе растений // Молекуляр. биология.— 1985.— 19, Вып. 4.— С. 869—890.
94. Чумаевская М. А. Возбудитель туберкулеза олеандра в СССР // Докл. ВАСХНИЛ.— 1956.— № 9.— С. 40—42.
95. Чумаевская М. А., Матвеева Е. В., Королева И. Б. Бактериальные болезни злаковых культур.— М.: Агропромиздат, 1985.— 287 с.
96. Шнейдер Ю. И., Илюхина М. К. Роль фитопатогенных бактерий в возникновении стеблевых и корневых гнилей озимой пшеницы // III Всесоюз. конф. по бактер. болезням растений: Тез. докл.— Тбилиси: Мешинереба, 1976.— С. 96—97.
97. Шнейдер Ю. И., Терентьева Л. Л., Мешечкина З. Ф., Плетнева В. А. Бурая бактериальная гниль картофеля // Состояние

- и перспективы развития научных исследований по предотвращению резистентности у вредителей и возбудителей болезней к пестицидам и разработка эффективных мер борьбы с бактериальными болезнями растений: Тез. докл. на IV Всесоюз. совещ. (Ереван, 22—24 дек. 1980 г.).— М., 1980.— С. 71—72.
98. Штейнхауз Э. Микробиология насекомых.— М.: Изд.-во Иностран. лит., 1950.— 767 с.
 99. Щербин-Парфененко А. Л. Бактериальные заболевания лесных пород.— М.: Гослесбумиздат, 1963.— 147 с.
 100. Яковлева Л. М. Антигенный состав фитопатогенных бактерий рода *Pseudomonas* IV серогруппы // Микробиол. журн.— 1986.— 48, № 5.— С. 35—40.
 101. Ячевский А. А. Бактериозы растений.— М.: ОГИЗ, 1935.— 710 с.
 102. Ballard R. W., Palleroni N. I., Doudoroff M. et al. Taxonomy of the aerobic *Pseudomonads*: *Pseudomonas cepacia*, *P. marginata*, *P. alliicola* and *P. caryophylli* // J. Gen. Microbiol.—1970.—60, N 2.— P. 199—214.
 103. Beckman X., Lessie T. G. Response of *Pseudomonas cepacia* to beta-lactam antibiotics utilization of penicillin G as the carbon source // J. Bacteriol.—1980.— 140, N 3.— P. 1126—1128.
 104. Bergan T. Phage typing of *Pseudomonas aeruginosa* // Methods in Microbiology // Ed. Bergan and Norris.— London: Acad. press, 1978.— С. 169—199.
 105. *Bergey's Manual of Determinative Bacteriology*.— 7th ed. Baltimore: Williams and Wilkins Company, 1957.— 1094 p.
 106. *Bergey's Manual of Determinative Bacteriology*.— 8th ed. — Baltimore: Williams and Wilkins Company, 1974.— 1268 p.
 107. *Bergey's Manual of Determinative Bacteriology*. — Baltimore: London: Williams and Wilkins Company, 1984—1986.— Vol. 1—2.
 108. Billing E. Further studies on the phage sensitivity and the determination of phytopathogenic *Pseudomonas* species // J. Appl. Bacteriol.— 1970.— 33, N 3.— P. 478—491.
 109. Billing E. *Pseudomonas viridiflava* // Burkholder 1930, Clara 1934 // Ibid.— P. 492—500.
 110. Bradley D. E. Ultrastructure of bacteriophages and bacteriocins // Bacteriol. Rev.— 1967.— 31, N 4.— P. 230—314.
 111. Buddenhagen I. W., Elsasser T. A. An insect spread bacterial wilt epiphytotic on Bluggke banana // Nature.— 1962.— 194.— P. 164.
 112. Buddenhagen I. L., Sequeira L., Kelman A. Designation of races in *Pseudomonas solanacearum* // Phytopathology.— 1962.— 52, N 8.— P. 726.
 113. Burkholder W. H. The bacterial diseases of bean: a comparative study // Mem. Cornell. Univ. Agric. Exp. stn.— 1930.— P. 127.
 114. Burkholder W. H. Three bacterial plant pathogens: *Phytomonas caryophylli* sp., *Phytomonas alliicola* sp. n. and *Phytomonas manihoti* (Arthaud — Berthet et Bondar) Viegas // Phytopathology.— 1942.— 32, N 2.— P. 141—149.
 115. Burkholder W. N., Starr M. P. The generic and specific characters of phytopathogenic species of *Pseudomonas* and *Xanthomonas* // Ibid.— 1948.— 38, N 6.— P. 494—502.
 116. Carlson R. R., Vidaver A. K. Taxonomy of *Corynebacterium* plant pathogens, including a new pathogen of wheat, based on polyacrylamide gel electrophoresis of cellular protein // Int. J. Syst. Bacteriol.— 1982.— 32, N 3.— P. 315—326.
 117. Clara F. M. A new bacterial leaf disease of tobacco in the Philippines // Phytopathology.— 1930.— 20, N 7.— P. 691—706.

118. *Clarke P. H., Pichmond M. H.* Genetic and biochemistry of *Pseudomonas*.— London etc.: Wiley, 1975.— 366 p.
119. *Cleene M.* Crown gall economic importance and control. // Zbl. Bacteriol. Parasitenk., Infektionskrankh und Hyg. Abt. 2.— 1979.— 134, N 6.— S. 551—554.
120. *Collins M. D., Goodfellow M., Minnikin D.* Fatty acid, isoprenoid guinone and polar lipid composition in the classification of *Curtobacterium* and recates texts // J. Gen. Microbiol.— 1980.— 118, N 1.— P. 29—37.
121. *Collins M. D., Jones D.* Reclassification of *Corynebacterium betae*, *Corynebacterium cortii* and *Corynebacterium poinsettiae* in the genus *Curtobacterium*, as *Curtobacterium flaccumfaciens* comb. nov. // J. Gen. Microbiol.— 1983.— 129, N 1.— P. 3545—3548.
122. *Comai Z., Kosuge T.* Involvement of plasmid deoxyribonucleic acid in indole-acetic acid synthesis in *Pseudomonas savastanoi* // J. Bacteriol.— 1980.— 143, N 2.— P. 950—957.
123. *Corey R. R., Starr M. P.* Genetic transformation of streptomycin resistance in *Xanthomonas phaseoli* // Ibid.— 1956.— 74. — P. 146—150.— Ott.
124. *Corey R. R., Starr M. P.* Genetic transformation of colony type in *Xanthomonas phaseoli* // Ibid.— 1957.— 74, N 2. — P. 141—145.
125. *Crosse J. E., Garret C. M. E.* Studies on the bacteriophagy of *Pseudomonas morsprunorum*, *Pseudomonas syringae* and related organisms // J. Appl. Bacteriol.— 1963.— 26, N 1.— P. 159—177.
126. *Davis M. J., Gillaspie A. G., Vidaver A. K., Harris R.* *Clavibacter*; A new genus containing some phytopathogenic coryneform bacteria including *Clavibacter xili* subsp. *xyli* sp. nov., subsp. nov. and *Clavibacter xyli* subsp. *cynodontis* subsp. nov., pathogens that cause ratoon stunting disease // Int. J. Syst. Bacteriol. — 1984.— 34, N 2.— P. 107—117.
127. *De Ley J.* Phylogeny of procaryotes. // Taxon. — 1974.— 23. — P. 291—300.
128. *De Smedt J., De Ley J.* Intra and intergeneric similarities of *Agrobacterium* ribosomal ribonucleic acid // Int. J. Syst. Bacteriol.— 1977.— 27, N 3.— P. 222—240.
129. *Dhanvantari B. N.* A taxonomic study of *Pseudomonas papulens* Rose 1917. // N. Z. J. Agr. Res.— 1977.— 20, N 5.— P. 557—561.
130. *Doggett R. G.* *Pseudomonas aeruginosa*. Clinical manifestations of infection and current therapy.— New York: Acad. press, 1979.— 504 p.
131. *Dowson W. J.* On the systematic position and genetic names of the Gram negative bacterial plant pathogens // Zentralb. Bakt.— 1939.— 100, N 9.— S. 177—193.
132. *Dye D. W.* A taxonomic study of the genus *Erwinia*. I. The «amylovora» group // N. Z. J. Sci.— 1968.— 11, N 6.— P. 590—607.
133. *Dye D. W.* A taxonomic study of the genus *Erwinia*. II. The «carotovora» group // Ibid.— 1969.— 12, N 1.— P. 81—97.
134. *Dye D. W.* A taxonomic study of the genus *Erwinia*. III. The «herbicola» group // Ibid., N 2.— P. 223—236.
135. *Dye D. W.* A taxonomic study of the genus *Erwinia*. IV. «Atypical erwinias» // Ibid., N 8.— P. 833—839.
136. *Dye D. W., Bradbury J. F., Goto M. et al.* International standards for naming pathovars of phytopathogenic bacteria and a list of pathovar names and pathotype strains // Rev. Plant Pathol.— 1980.— 59.— P. 153—168.
137. *Dye D. W., Starr M. P., Stolp H.* Taxonomic clasification of *Xanthomonas vesicatoria* based upon host specificity bacteriophage sensi-

- vity and cultural characteristics // *Phytopathol. Z.*— 1964. — 51. N 6.— S. 394—407.
138. *Elliott C.* Manual of bacterial plant pathogens.— USA: Waltham, Mass.—1951.— 186 p.
 139. *Elrod R. P., Braun A. C.* Serological studies of the genus *Xanthomonas*. I. Cross agglutination relationships // *J. Bacteriol.* — 1947.— 53, N 5.— P. 509—518.
 140. *Elrod R. P., Braun A. C.* Serological studies of the genus *Xanthomonas translucens* group // *Ibid.*— P. 519—524.
 141. *Ercolani G. L., Hagedorn D. J., Kelman A., Rand R. E.* Epiphytic survival of *Pseudomonas syringae* on hairy vetch in relation to epidemiology of bacterial brown spot of bean in Wisconsin. / *Phytopathology.*— 1974.— 64, N 5.— P. 1330—1339.
 142. *Fulbright D. W., Leary J. V.* Linkage analysis of *Pseudomonas glycinea* // *J. Bacteriol.*— 1978.— 136, N 2 — P. 497—500.
 143. *Goto M.* *Erwinia mallotivora* sp. nov. the causal organism of bacterial leaf spot of *Mallotus Japonicus* Muell. Agr. // *Int. J. Syst. Bacteriol.*— 1976.— 26, N 2.— P. 467—473.
 144. *Graham P. H.* Serological studies with *Agrobacterium radiobacter*, *Agrobacterium tumefaciens* and *Rhizobium* strains // *Arch. fur Microbiologic.*— 1971.— 78, N 1.— S. 70—75.
 145. *Guthrie J. W.* The serological relationship of races of *Pseudomonas phaseolicola* // *Phytopathology.*— 1968.— 58, N 6.— P. 716—717.
 146. *Haas D., Holloway B. W.* A factor variants with enhanced sex factor activity in *Pseudomonas aeruginosa* // *Mol. and Gen. Genet.*— 1976.— 144, N 1.— P. 243—251.
 147. *Habs J.* Untersuchungen uber die O-antigene von *Pseudomonas aeruginosa* // *Z. Hyg. Infektionskr.*— 1957.— 144, N 1. — S. 218—228.
 148. *Harrison N. A., Davis M. J., Dean J. L.* Infectivity titrations of *Clavibacter xyli* subsp. *xyli* and sugarcane cultivars differing in susceptibility to ratoon stunting disease // *Plant Disease.* — 1986.— 70, N 6.— P. 556—558.
 149. *Hase S., Rietschel E. T.* Isolation and analysis the lipid A backbone. Lipid A structure of lipopolysaccharides from various. bacterial groups // *Eur. J. Biochem.*— 1976.— 63, N 1.— P. 101—107.
 150. *Hayward A. C.* Occurrence of glycoside hydrolases in plant pathogenic and related bacteria // *J. Appl. Bacteriol.*— 1977. — 43. — P. 407—411.
 151. *Hellmers E.* Bacterial leaf spot of African marigold (*Tagetes erecta*) caused by *Pseudomonas tagetis* sp. n. // *Acta agr. scandin.*—1955.— N 5.— P. 185—200.
 152. *Hildebrand D. C.* Pectate and pectin gels for differentiation of *Pseudomonas* sp. and other bacterial plant pathogens // *Phytopathology.*— 1971.— 61, N 11.— P. 1430—1436.
 153. *Holmes B., Roberts P.* The classification, identification and nomenclature of agrobacteria incorporating revised descriptions for each of *Agrobacterium tumefaciens* (Smith et Townsend) Conn 1942, *Agrobacterium rhisogenes* (Riker et al) Conn 1942, and *Agrobacterium rubi* (Hildebrand) Starr et Weiss // *J. Appl. Bacteriol.*— 1981.— 50, N 3.— P. 443—446.
 154. *Hutchinson P. B.* A bacterial disease of *Dysoxylum spectabile* caused by the pathogen *Pseudomonas dysoxyli* n. sp. // *N. Z. J. Sci. Technol.*— 1949.— P. 274—286.— Orr.
 155. *Ikemoto S., Suzuki K., Kaneko, Komagata K.* Characterization of strains of *Pseudomonas maltophilia* which do not require methionine // *Int. J. Syst. Bacteriol.*— 1980.— 30, N 3.— P. 437—447.

156. *Jacoby G. A., Shapiro J. A.* Plasmids studied in *Pseudomonas aeruginosa* and other *pseudomonas* // DNA insertion elements plasmids and episomes // (Ed. Bukhari, Shapiro and Adhya) New York, P. 639—656.
157. *Johnsen J.* Utilization of benzylpenicillin as carbon, nitrogen and energy source by a *Pseudomonas fluorescens* strains // Arch. Mikrobiol.—1977.—115, N 3.—S. 271—275.
158. *Kado C. J., Lice S. T.* Rapid procedure for detection and isolation of large and small plasmids // J. Bacteriol.—1981.—145, N 3.—P. 1365—1373.
159. *Keane P. J., Kerr A., New P. B.* Crown gall of stone fruit. 11. Identification and nomenclature of *Agrobacterium tumefaciens* isolates // Austral. J. Biol. Sci.—1970.—23, N 1.—P. 585—596.
160. *Kelman A.* The bacterial wilt caused by *Pseudomonas solanacearum* // N. C. Agric. Ext. Stn. Tech. Bull.—1953.—99.—194 p.
161. *Kennedy King.* Angular leaf spot of strawberry caused by *Xanthomonas fragariae* sp. nov. // Phytopathology.—1962.—52, N 9.—P. 873—875.
162. *Keyworth W. G., Howell J., Dowson W. J.* *Corynebacterium betae* (sp. nov) The causal organism of silvering oilseeds of red beet // Plant Pathol.—1956.—5, N 2.—P. 88—90.
163. *Martinez T., Kocur M.* A taxonomic Study of *Erwinia amylovora* (Buwill 1882) Winslow et al. 1920 / Aut. Bull. Bacteriol. Nomen. Jexen.—1964.—14.—S. 5—14.—Ott.
164. *Koval S. F., Meadow P. M.* The isolation and characterization of lipopolysaccharide defective mutants of *pseudomonas aeruginosa* PAC 1 // J. Gen. Microbiol.—1977.—98, N 3.—P. 387—398.
165. *Lai M., Panopoulos N. J., Shaffer S.* Transmission of R Plasmids among *Xanthomonas* spp. and other plant pathogenic bacteria // Phytopathology.—1977.—67, N 8.—P. 1044—1050.
166. *Lai M., Shaffer S., Panopoulos N. J.* Stability of plasmid-borne antibiotic resistance in *Xanthomonas vesicatoria* in infected tomato leaves // Ibid.—1977.—67, N 12.—P. 1527—1530.
167. *Lebeda A., Kudela V., Jedlickova Z.* Pathogenicity of *Pseudomonas aeruginosa* for plants and animals // Acta phytopathol. Acad. sci. hung. 1984.—19, N 3—4.—P. 271—284.
168. *Leben C.* Survival of plant pathogenic bacteria // Ohio Agr. Pes Development Cent. Spec. Circ.—1974.—100 p.
169. *Lin P. V.* Toxins of *Pseudomonas aeruginosa* // *Pseudomonas aeruginosa*. Clinical Manifestations of infection and Current. Therapy / Ed. by Dogget.—New York: Acad. press, 1979.—P. 63—88.
170. *Lourekovich L. and Klement Z.* Serological and bacteriophage sensitivity studies on *Xanthomonas vesicatoria* strains isolated from tomato and popper // Phytopathol. Z.—1965.—52, N 3.—S. 222—228.
171. *Lourekovich L. Z., Klement Z., Dowson W. J.* Serological investigation of *Pseudomonas syringae* and *Pseudomonas morsprunorum* strain // Ibid.—1963.—47, N 1.—S. 19—24.
172. *Lucas L. T., Grogan R. G.* Serological variation and identification of *Pseudomonas lachrymans* and other phytopathogenic *Pseudomonas* nomen—species // Phytopathology.—1969.—59, N 12.—P. 1908—1912.
173. *Matsui C.* On the adsorption of *Solanacearum* phage on *Bacterium solanacearum* Smith strain S. // Kyushu Univ. Facul. Agric. Sci. Bul.—1951.—13.—P. 36—39.

174. *Mitchell R. E.* Isolation and structure of a chlorosis-inducing toxin of *Pseudomonas phaseolicola* // *Phytochemistry*. — 1976. — 15. — P. 1941—1947. — Orr.
175. *Moss C. W., Samuels S. B., Liddle J., Mc-Kinney R. M.* Occurrence of branched-chain hydroxy fatty acids in *Pseudomonas maltophilia* // *J. Bacteriol.* — 1973. — 114, N 3. — P. 1018—1024.
176. *Muraschi T. F., Fried M., Bolles D.* Erwinia-like microorganisms isolated from animal and human hosts // *Appl. microbiol.* — 1965. — 13, N 2. — P. 128—131.
177. *Neal D. J., Wilkinson S. G.* Lipopolysaccharides from *Pseudomonas maltophilia*: structural studies of the side-chain polysaccharide from strain NCTC 10257 // *Carbohydr. Res.* — 1979. — 69. — P. 191—201. — Orr.
178. *Okabe N.* Bacterial diseases of plants occurring in Taiwan V. A bacterial disease of chicory // *J. Soc. Trop. Agric. Formosa.* — 1935. — 7, N 1. — P. 57—66.
179. *Okabe N.* On the strains of *Bact. solanacearum* as determined, by their fermentation ability // *Taichu Agr. Cel. Tech. Bul.* — 1944. — 5, N 1. — P. 20—49.
180. *Okabe N., Goto M.* Bacteriophages of plant pathogens // *Annu. Rev. Phytopathol.* — 1963. — Vol. 1. — P. 397—418.
181. *Okabe N., Goto M.* Studies on *pseudomonas solanacearum* XI Pathotypes in Japan // *Shizuoka Univ. Fac. Agr. Rep.* — 1961. — 11. — P. 25—42. — Orr.
182. *Otta J. D., English H.* Serology and pathology of *Pseudomonas syringae* // *Phytopathology*. — 1971. — 61, N 5. — P. 443—452.
183. *Palleroni N. J., Ballard R. W., Ralston E., Doudoroff M.* Deoxyribonucleic acid homologies among some *Pseudomonas* species // *J. Bacteriol.* — 1972. — 110, N 1. — P. 1—11.
184. *Palleroni N. J., Doudoroff M.* Phenotypic characterization and deoxyribonucleic acid homologies of *Pseudomonas solanacearum*. // *Ibid.* — 1971. — 107, N 3. — P. 690—696.
185. *Panagopoulos C. G.* The disease «Tsilik Marasi» of grapevine its description and identification of the causal agent (*Xanthomonas ampelina* sp. nov // *Ann. Inst. phythopathol. Benaki.* — 1969. — 9. — P. 59—81. — Orr.
186. *Panagopoulos P. G., Alivizator A. S.* Studies on byotip 3 of *Agrobacterium radiobacter* var. *tumefaciens* // *Proc. 4th int. conf. plant. pathol. bact.*, Angers, 1978. — Vol. 1. — P. 221—228.
187. *Prunier J. P., Luisetti J., Gardan L.* Etuded sur les bacterioses des arbres fruities II — Caracterisation d'un *Pseudomonas* non — fluorescent agent d'une bacteriose nouvelle du pecher // *Ann. phytopathol.* — 1970. — 2, N 1. — P. 181—197.
188. *Ride M., Ride S.* *Xanthomonas populi* (Ride) comb. nov. (syn. *Aplanobacter populi* Ride), specificite, variabilite et absence de relations avec *Erwinia cancerogena* U₉ // *Eur. J. Forest Pathol.* — 1978. — 8. — P. 310—333. — Orr.
189. *Ride M., Ride S.* The causal agent of the bacterial cancer of the bacterial canker of poplar (ex *Aplanobacter populi*) Ride: *Xanthomonas populi* or *Xanthomonas campestris pathovar populi* // *Proc. 4th int. conf. plant pathol. bact.* Angers, 1979. — Vol. 1. — P. 365—370.
190. *Royle P. L., Matsumoto H., Holloway B. W.* Genetic circularity of the *Pseudomonas aeruginosa* PAO chromosome. // *J. Bacteriol.* — 1981. — 145, N 1. — P. 145—155.
191. *Saaltink G. J., Mass Geesteranus* A new disease in tulip caused by *Corynebacterium cortii* nov. sp. // *Neth. J. Plant Pathol.* — 1969. — 75. — P. 123—128. — Orr.

192. *Sabet K. A.* On the host range and systematic position of the bacteria responsible for the yellow shine disease of wheat (*Triticum vulgare* vill) and cocksfoot grass (*Dactylis glomerata* L.) // *Ann. Appl. Biol.*—1954.—41, N 4.—P. 606—611.
193. *Salen Y. E., Korobko A. P.* *Erwinia toxica* Korobko. Some biological aspects of bacterial diseases of melons and Water-Melons. III *Erwinia toxica* Korobko / *Egypt. J. Bot.*—1986.—25, N 1—3.—P. 33—39.
194. *Samuels S. B., Moss C. W., Weaker R. E.* The fatty acids of *Pseudomonas maltivorans* (*Pseudomonas cepacia*) and *Pseudomonas kingii* // *J. Gen. Microbiol.*—1973.—74.—N 2—P. 275—279.
195. *Sands D. C., Schroth M. N., Hildebrand D. C.* Taxonomy of phytopathogenic pseudomonads // *J. Bacteriol.*—1970.—101, N 1.—P. 9—23.
196. *Schaad N. W.* Use of direct and indirect immunorescence tests for identification of *Xanthomonas campestris* // *Phytopathology.*—1978.—68, N 2.—P. 249—252.
197. *Schaad N. W., Takatsu A., Dianese I. G.* Serological identification of strains of *Pseudomonas solacearum* in Brazil // *Proc. IVth int. conf. plant pathol. bact., Angers.*—1978.—Vol. 1.—P. 10—15.
198. *Sellwood J., Lelliott R. A.* Internal browning of hyacinth caused by *Erwinia rhapontici* // *Plant Pathol.*—1978.—27.—P. 120—124.—Orr.
199. *Skerman V. B. D., McGowan V., Sneath P. H. A.* Approved lists of bacterial names // *Int. J. Syst. Bacteriol.*—1980.—30, N 1.—P. 225—420.
200. *Smith E. F., Rorer J. B.* The olive tubercle // *Science.*—1904.—19.—P. 416—418.—Orr.
201. *Sneath P. H. A., Skerman V. B. D.* A list of type and reference strain of bacteria // *Int. J. Syst. Bacteriol.*—1966.—16, N 1.—P. 1—133.
202. *Stanier R. Y., Palleroni N. J., Doudoroff M.* The aerobic pseudomonads: a taxonomic study // *J. Gen. Microbiol.*—1966.—43, N 2.—P. 159.
203. *Starr M. P., Garces C. E.* L'agente causante de la gomosis bacterial del pasto imperial en Colombia.—*Rev. Fac. Nac. Agron. Medellin: Colombia.*—1950.—11.—P. 73—83.—Orr.
204. *Starr M. P., Jenkins C. L., Bussey L. B., Andrewes A. G.* Chemotaxonomic significance of the xanthomonadins, novel brominated aryl polyene pigments produced by bacteria of the genus *Xanthomonas* // *Arch. Mikrobiol.*—1977.—113, N 1.—S. 1—9.
205. *Stewart W. W.* Isolation and proof of structure of wildfire toxin. // *Nature.*—1971.—229, N 5281.—P. 174—178.
206. *Summers A. O., Jacoby G. A., Swartz M. N. et al.* Metal cations and oxyanion resistance in plasmids of Gram-negative bacteria.—«*Microbiology — 1978*» / Ed. by Schlessinger Washington: (D. C.), 1978.—P. 128—131.
207. *Sutic D., Teric Z.* Judna nova bakterioza bresta izazivae *Pseudomonas ulmi* n. sp. / *Zastita Bilga.*—1958.—445.—P. 13—25.—Orr.
208. *Sykes R. B., Richermond M. H.* Intergeneric transfer of a betalactamase gene between *P. aeruginosa* and *E. coli.* // *Nature.*—1970.—226, N 5249.—P. 952—954.
209. *Thomson S. V., Hildebrand D. C., Schroth M. N.* Identification and nutritional differentiation of the *Erwinia* sugar beet pathogen from members of *Erwinia caritovora* and *Erwinia chrysanthemi* // *Phytopathology.*—1981.—71, N 10.—P. 1037—1042.

210. *Vanden A. P., Vankeer C., Swings J. et al.* Browning and rotting of apples caused by acetic acid bacteria // Meded. Fac. Landbou wet. Rijksuniv. Gent.— 1980.— 45.— P. 391—397.
211. *Vidaver A. K.* Prospects for control of phytopathogenic bacteria by bacteriophages and bacteriocins // Annu. Rev. Phytopathol.— 1976.— 14.— P. 451—465.— Отт.
212. *Vidaver A. K., Buckner S.* Typing of fluorescent phytopathogenic pseudomonads by bacteriocin production // Can. J. Microbiol. 1978.— 24, N 1.— P. 14—18.
213. *Vidaver A. K., Mathus M. L., Thomas M. E., Schuster M. L.* Bacteriocins of the phytopathogens *Pseudomonas syringae*, *P. glycinea* and *P. phaseolicola* // Can. J. Microbiol.— 1972.— 18, N 6.— P. 705—713.
214. *Wakimoto S., New T. W.* Predicting the outbreak of bacterial blight of rice by the bacteriophage method // Philip. Phytopathol.— 1979.— 15.— P. 81—85.— Отт.
215. *Weckesser J., Drews G., Roppel J. et al.* The lipopolysaccharides (O-antigens) of *Rhodopseudomonas viridis* // Arch. Microbiol.— 1974.— 101, N 3.— P. 233—245.
216. *Willett N. S., Crowther C., Holloway B. W.* The insertion sequence IS21 of 68.45 and the molecular basis for mobilization of the bacterial chromosome // Plasmid.— 1981.— 6, N 1.— P. 30—52.
217. *Wilkinson S. G., Galbraith L., Lightfoot G. A.* Cell walls, lipids and lipopolysaccharides of *Pseudomonas* species // Eur. J. Biochem.— 1973.— 33, N 1.— P. 158—174.
218. *Yamada K., Komagata K.* Facsomic studies on coryneform bacteria. V. Classification of coryneform bacteria // J. Gen. and Appl. Microbiol.— 1972.— 18, N 6.— P. 417—431.
219. *Young J. M., Dye D. W., Wilkie J. P.* Genus VII. *Pseudomonas* Migula 1894. A proposed nomenclature and classification for plant pathogenic bacteria // N. Z. J. Agr. Res.— 1978.— 21.— P. 153—177.— Отт.
220. *Zdorovenko G. M., Jakovleva L. M., Gubanov N. J. et al.* Studies on the lipopolysaccharides of *Pseudomonas syringae* // 3rd Bratisl. symp. on saccharides.— Bratislava, 1986.— P. 46, 46 a.

К главе 3

1. *Агарков В. А.* Вирусные болезни пшеницы в Винницкой области // Защита растений.— 1956.— № 3.— С. 31—32.
2. *Агарков В. А.* Вирусная бледно-зеленая карликовость озимой пшеницы в Хмельницкой области // Биол. науки.— 1966.— № 1.— С. 201—206.
3. *Бёттхер И., Ветцель Т., Дреус Ф. В. и др.* Методы определения болезней и вредителей сельскохозяйственных растений.— М.: Агропромиздат, 1987.— 224 с.
4. *Алексеева Е. С.* Технология возделывания гречихи.— Кишинев: Каменец-Подольский с.-х. ин-т, 1981.— 58 с.
5. *Власов Ю. И., Геворкян З. Г.* Микоплазменные болезни сельскохозяйственных растений.— Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1981.— 126 с.
6. *Власов Ю. И., Гените Л. П., Самсонова Л. Н.* Ахлеплазмы — патогены растений — Вильнюс: Изд-во Минсельхоза ЛитССР, 1985.— 80 с.
7. *Закарашвили Т. Н., Алексеенко И. П., Скрипаль И. Г.* Ультраструктурное исследование тканей шелковицы, пораженной курча-

- вой мелколистностью // Микробиол. журн.— 1983.— 45, № 4. — С. 64—67.
8. Казан Г. Я. Микоплазмология — новая отрасль микробиологии // Микробиол. журн.— 1981.— 43, № 3.— С. 393—404.
 9. Кеглер Х., Кляйнхеммель Х., Эрмель К. и др. Борьба с вирусными болезнями растений.— М.: Агропромиздат, 1986.— 480 с.
 10. Николаенко М. П., Омельченко Л. И. Особенности эпифитотий вируса желтой карликовости ячменя и возможности предупреждения потерь урожая пшеницы, ячменя и тритикале // Сельскохозяйств. биол.— 1985.— № 8.— С. 63—68.
 11. Онищенко А. М., Козар Ф. Ю., Краева Г. В. Микоплазмоподібні тіла у клітинах судинних пучків пшениці, ураженої блідно-зеленою карликовістю // Микробиол. журн.— 1973.— 35, № 4.— С. 500—502.
 12. Онищенко А. И., Скрипаль И. Г., Торяник Н. В., Малиновская Л. П. Патогенные свойства микоплазмы — возбудителя бледно-зеленой карликовости зерновых // Микробиол. журн.— 1977. — 39, № 5.— С. 621—626.
 13. Онищенко А. Н. Влияние различных факторов на инкубационный период фитопатогенных микоплазм в растениях и цикадах-переносчиках // Микробиол. журн.— 1984.— 46, № 5.— С. 52—56.
 14. Пересыпкин В. Ф. Об изменчивости возбудителей бактериоза корней озимого рапса // Науч. тр. Укр. сельхоз. академии.— 1957.— 9.— С. 128—148.
 15. Поддубный А. Г., Терешко Л. И. Цикадовые вредители растений.— Кишинев: Штиинца, 1981.— 85 с.
 16. Подопрігора В. С. Борьба с сорняками при интенсивном земледелии.— Киев: Урожай, 1985.— 152 с.
 17. Развязкина Г. М. Вирусные заболевания злаков.— Новосибирск: Наука, 1975.— 292 с.
 18. Рекомендації по боротьбі з кореневими гнилями, фузаріозами колосся та бактеріозами озимої пшениці.— К.: Мінсільгосп УРСР, 1974.— 16 с.
 19. Рекомендації по боротьбі з хворобами зернових колосових культур.— К.: Урожай, 1985.— 16 с.
 20. Сильвер А.-П. А. Метод диагностического выявления флоэмных нарушений у растений, пораженных болезнями типа желтух // Сельскохозяйств. биол.— 1983.— № 9.— С. 117—121.
 21. Скрипаль И. Г., Онищенко А. Н., Алексеенко И. П. и др. Ультраструктура растительных микоплазм и их взаимодействие с клетками специфичных и неспецифичных хозяев // Микробиол. журн.— 1978.— 40, № 1.— С. 58—64.
 22. Скрипаль И. Г., Бабичев В. В., Малиновская Л. П. Выделение двух форм ДНК-зависимых РНК-полимераз из микоплазмы, вызывающей бледно-зеленую карликовость пшеницы // Там же.— 1983.— 45, № 5.— С. 61—66.
 23. Скрипаль И. Г., Малиновская Л. П. Стеринзависимость фитопатогенных микоплазм // Там же.— 1983.— 45, № 5.— С. 66—71.
 24. Скрипаль И. Г. Биология микоплазм — возбудителей желтух растений: Автореф. дис. ... докт. биол. наук.— Киев. 1983.— 50 с.
 25. Скрипаль И. Г., Малиновская Л. П. Каротиногенез у фитопатогенных микоплазм // Микробиол. журн.— 1983.— 45, № 6.— С. 71—77.
 26. Скрипаль И. Г. Биология микоплазм (молликутов) // Усп. микробиол.— 1984.— 19, С. 74—106.

27. Скрипаль И. Г., Малиновская Л. П., Онищенко А. Н. Метод выделения микоплазм — возбудителей желтух растений // Микробиол. журн.— 1984.— 46, № 1.— С. 93—96.
28. Скрипаль И. Г., Малиновская Л. П. Среда СМ ИМВ-72 для выделения и культивирования фитопатогенных микоплазм // Там же.— 1984.— 46, № 3.— С. 71—75.
29. Скрипаль И. Г., Малиновская Л. П., Погосян А. В. Ускоренный метод определения каротиноидов у микоплазм // Там же.— 1985.— 47, № 2.— С. 106—107.
30. Тимаков В. Д., Каган Г. Я. L-Формы бактерий и семейство Mycoplasmataceae в патологии.— М.: Медицина, 1973.— 392 с.
31. Ткаченко А. Н. Рабочая тетрадь агронома по интенсивным технологиям возделывания озимых культур.— Киев: Урожай, 1985.— 148 с.
32. Федотина В. Л., Цыпленков А. Е. Микоплазмоподобные тела в клетках столбурных растений // Тр. Биол.-почв. ин-та.— 1974.— 21, № 124.— С. 41—44.
33. Фрей-Веслинг А., Мюлеталлер К. Ультраструктура растительных клеток.— М.: Мир, 1968.— 453 с.
34. Цыпленков А. Е. Вирусные и микоплазменные болезни томатов в зоне Нижнего Поволжья: Автореф. дис. ... канд. биол. наук.— Л.: Пушкин, 1971.— 18 с.
35. Цыпленков А. Е. Столбур томатов в зоне Нижнего Поволжья // Тр. Всесоюз. ин-та защиты растений.— 1974.— Вып. 41.— С. 119—127.
36. Цыпленков А. Е., Федотина В. Л., Ганзалес Г., Горсия Е. Болезни растений типа желтух на Кубе // Сельскохозяйств. биол.— 1981.— 16, № 1.— С. 92—94.
37. Шуровенко Ю. Б., Михайлова Н. А. Устойчивость пшеницы к насекомым // Защита растений.— 1985.— 12, № 15.— С. 18—19.
38. Andersen H., Birkelund S., Christiansen G., Freundt E. A. Electrophoretic analysis of protein from Mycoplasma hominis strains detected by SDS-PAGE, two dimensional gel electrophoresis and immunoblotting // J. Gen. Microbiol.— 1987, 1, N 33.— P. 181—191.
39. Black L. M. Mechanical transmission of aster-yellows virus to leafhoppers // Phytopathology.— 1940.— 30, N1.— P. 2.
40. Black L. M. Further evidence for multiplication of the aster-yellows virus in the aster leafhopper // Ibid.— 1941.— 31, N 2.— P. 120—135.
41. Black L. M. Some properties of aster-yellows virus // Ibid.— 1943.— 33, N1.— P. 2—3.
42. Boatman E. S., Kenny G. E. Morphology and ultrastructure of Mycoplasmas pneumoniae spherules // J. Bacteriol.— 1971.— 106, N 3.— P. 1009—1015.
43. Bove J. M., Saglio P., Tully J. G. et al. Characterization of the mycoplasma-like organisms associated with «stubborn» disease of citrus // Ann. N. Y. Acad. Sci.— 1973.— 229.— P. 462—470.
44. Bove J. M. Mycoplasma infections of plant // Isr. J. Med. Sci.— 1981.— 17, N 7.— P. 572—585.
45. Braun E. J., Sinclair W. A. Histopathology of phloem necrosis in Ulmus americana // Phytopathology.— 1976.— 66, N 5.— P. 598—607.
46. Capoor S. P., Thirumalachar M. J., Pandey P. K., Chakraborty N. K. Control of the greening of citrus by B. P.— 101: a new chemotherapeutant // Proc. Int. Org. Citrus. Virol.— Berkeley, 1972.— P. 50—52.

47. *Cazelles O.* Mise en evidence par fluorescence des Mycoplasmes dans les tubes cribles intacts des plantes infectees // *Phytopathol. Z.*— 1978.— 91, N 2.— P. 314—319.
48. *Chen M. M., Hiruki C.* Effects of dark treatment on the ultrastructure of the aster yellows agent in situ // *Phytopathology.*— 1977.— 67, N 3.— P. 321—324.
49. *Chiykowski L. M.* Cryopreservation of aster yellows agent in whole leathoppers // *Can. J. Microbiol.*— 1977. 23, N 8. — P. 1038—1040.
50. *Christiansen C., Askaa G., Freund E. A., Whicomb R. E.* Nucleic acid hybridization experiments with *Spiroplasma citri* and the corn stunt and suckling mouse cataract spiroplasmas // *Curr. Microbiol.* — 1979.— 2, N 2.— P. 323—326.
51. *Christiansen C., Blak F. T., Freundt E. A.* Hybridization experiment with deoxyribonucleic acid from *Ureaplasma urealyticum* serovars I to VIII.— *Int. J. Syst. Bacteriol.*— 1981.— 31, N 3. P. 259—262.
52. *Cousin M. T., Moreau J. R., Kartha K. K. et al.* Etude ultra-structurale des mycoplasmes infectent les tubes cribles de Lavandins «Abrial atteints de «Deperissement Jaune» // *Ann. phytopathol.*— 1971.— 3, N2.— P. 243—250.
53. *Cousin M. T., Flore R. E., Krishnau K. K.* Observation d'apex de tabacs (*Nicotiana tabacum* L. var Yanthi) atteints de solbur: etude de quelques zones o mycoplasmes // *C. r. Acad. sci. D.*— 1972.— 274, N 4.— P. 123—141.
54. *Cousin M. T., Kartha K. K.* Electron microscopy and plant mycoplasma like agents (MLA) // *Proc. Indian Acad. Sci. B.*— 1975.— 41.— P. 343—354.
55. *Clark T. B.* Honey bee spiroplasmosis a new problem for beekeepers// *Amer. Bee J.*— 1978.— 118, N1.— P. 18—19.
56. *Daniels M. J., Meddins B. M.* Polyacrylamide gel electrophoresis of mycoplasma protein in sodium dodecyl sulphate // *J. Gen. Microbiol.*— 1976.— 76, N2.— P. 239—242.
57. *Daniels N. J.* Mechanisms of spiroplasma pathogenicity // *The Mycoplasmas* / Ed. by R. F. Whitcomb, J. G. Tully.— N. Y.: Acad. press., 1978.— Vol. 3.— P. 209—227.
58. *Davis R. E.* *Spiroplasma* associated with flowers of the tulip tree (*Liriodendron tulipifera* L.) // *Can. J. Microbiol.*— 1978.— 24, N 6.— P. 954—959.
59. *Davis R. E., Lee J. M., Basciano L. K.* Spiroplasmas: Identification of serological groups and their analysis by polyacrylamide gel electrophoresis of cell proteins // *Phytopathol. News.* — 1978.— 12, N1.— P. 213.
60. *Davis R. E.* Spiroplasmas: Newly recognized arthropod-borne pathogens // *Leafhopper vectors and plant disease agents.* N. Y.: Acad. press., 1979.— P. 451—484.
61. *Davis R. E., Whitcomb R. F.* Spectrum of antibiotic sensibility of aster yellows disease in insects and plants // *Phytopathology.* — 1969.— 59, N 11.— P. 1556.
62. *Doi Y., Terenaka M., Yora K., Asuyama H.* Mycoplasma — or PLT group-like microorganisms found in the phloem elements of plant infected with Mulberry dwarf, potato withes-broom, aster yellows and Poulownia witches-broom // *Ann. Phytopathol. Soc. Jap.* — 1967.— 33, N 4.— P. 259—266.
63. *De Leeuw G. T. N., Polak-Vogentzang A. A.* Serological characterization of plant mycoplasmas with the microplate method of the enzyme-linked immunosorbent assay (ELISA) // 3rd Int. Cong. Plant Pathol.— Munich, 1978.— P. 61.

64. *Eden-Green S. J., Tully J. G.* Isolation of *Acholeplasma* spp. from coconut palms affected by lethal yellowing disease in Jamaica // *Curr. Microbiol.*— 1979.— 2, N3.— P. 311—316.
65. *Edward D. G., Freundt E. A.* The classification and nomenclature of organisms of the pleuropneumonia group // *J. Gen. Microbiol.*— 1956.— 14, N 1.— P. 197—207.
66. *Edward D. C., Freundt E. A.* Proposal for Mollicutes as name of the class established for the order Mycoplasmatales // *Int. J. Syst. Bacteriol.*— 1967.— 17, N 3.— P. 267—268.
67. *Engelhardt J. A., Gabridge W. J.* Effect of equamous metaplasia on infection of hamster trachea organ cultures with *Mycoplasma pneumoniae* // *Infect. and Immun.*— 1977.— 5, N 4.— P. 647—655.
68. *Faire-Amiot A., Moreau J. P., Cousin M. T., Staron T.* Essai de mise en culture de l'agent de la phyllodie du trefle // *Ann. phytopathol.*— 1970.— 2, N 1.— P. 251—258.
69. *Favalli M. A., Lombardo G.* Thymidine-H³ labelling of mycoplasma in sieve cells // *Ann. Microbiol.*— 1970.— 20, N1.— P. 81—83.
70. *Florance E. R., Cameron H. R.* Tree-dimensional structure and morphology of mycoplasmalike bodies associated with albino disease of *Prunus avium* // *Phytopathology.*— 1978.— 68, N 1.— P. 75—80.
71. *Freitag I. H.* Interaction and mutual suppression among three strains of aster yellows virus // *Virology.*— 1964.— 24, N 2.— P. 401—403.
72. *Freundt E. A., Edward R. G.* Classification and taxonomy // *The Mycoplasmas.*— N. Y.: Acad. press, 1979.— Vol. 1.— P. 1—37.
73. *French W. J., Stassi D. L., Schaad N. W.* The use of immunofluorescence for the identification of phony peach bacterium // *Phytopathology.*— 1978.— 68, N 6.— P. 1106—1108.
74. *Fudi-Allah A. A., Calavan E. C.* Cellular morphology and reproduction of the mycoplasma-like organisms associated with citrus subborn disease // *Phytopathology.*— 1974.— 61, N 10.— P. 1309—1313.
75. *Gabridge M. G., Stahl Y. D. B., Polisky R. B., Engelhardt J. A.* Differences in the attachment of *Mycoplasma pneumoniae* cells and membranes to tracheal epithelium // *Infect. and Immun.*— 1977.— 16, N 4.— P. 766—772.
76. *Gerlach F.* Tumoren als spatfolge einer pranatalen infection mit Mycoplasmen // *Wien. tierarztl. Monatsschr.*— 1972.— 59, N 4.— 5.— P. 137—152.
77. *Gesner B. L., Thomas B. C.* Sialic acid binding sites: role in hemagglutination by *Mycoplasma gallisepticum* // *Science.*— 1965.— 151.— P. 590—591.
78. *Giannotti J., Vago C.* Role des mycoplasmes dans l'etiology de la phyllodie du Treffee: culture et transmission experimentale de la maladie // *Physiol. Res.*— 1971.— 9, N 3.— P. 541—553.
79. *Gibbons N. E., Murray R. G. E.* Proposals concerning the higher taxa of bacteria // *Int. J. Syst. Bacteriol.*— 1978.— 28, N 1.— P. 1—6.
80. *Goszdzewski M., Petzold H.* Versuche zumfluoreszenzmikroskopischen Nachweis mycoplasmaakulie her organismen in Cflanzen // *Phytopathol. Z.*, 1975.— 82, N 1.— P. 63—69.
81. *Granados R. R.* Electron microscopy of plants and insect vectors infected with the corn stund disease agent / *Contrib. Boyce Thomson Inst.*— 1969.— 24, N 1.— P. 173—174.

82. *Grunewaldt-Stöcker G., Nienhaus F.* Mycoplasma-ähnliche organismen als Krankheitserreger in Pflanzen // *Acta Phytomedica.*— 1977.— N 5.— P. 5—115.
83. *Haggis G. H., Sinha R. C.* Scanning electron microscopy of mycoplasma-like organisms after freeze fracture of plant tissues effected with clover phyllody and aster yellows // *Phytopathology.* — 1978.— 68, N 6.— P. 677—680.
84. *Hayflick L., Arai S.* Failure to isolate mycoplasmas from aster yellows diseased plant and leafhoppers // *Ann. N. Y. Acad. Sci.*— 1973.— 225.— P. 454—502.
85. *Heimbeck L. S.* On the etiology of brown roots, yellowing and wilt due to «B type (Dienes) *L*(Klieneberger) forms» of bacteria with special reference to pea wilt.— Oslo: Dreyers Forlag, 1954.— 72 p.
86. *Hirumi H., Maramorosch K.* Mycoplasma-like bodies in the salivary glands of insect vectors carrying the aster yellows agent // *J. Virol.*— 1969.— 3, N1.— P. 82—83.
87. *Hull E., Horne R. W., Nayar E. M.* Mycoplasma-like bodies associated with sandal spike disease // *Nature.* — 1969. — 224, N 5227.— P. 1121—1122.
88. *Ibrahim A. A., Yamamoto R.* Arginine catabolism by mycoplasma meliae fridis and its role in pathogenesis // *Infect. and Immun.* — 1977.— 18, N 2.— P. 226—229.
89. *Ishii T., Doy Y., Vora K., Asuayama H.* Suppressive effects of antibiotics of tetracycline group on symptom development of mulberry dwarf disease // *Ann. Phytopathol. Soc. Japan.* — 1967.— 33, N 4.— P. 267—275.
90. *Hu P. C., Collier A. M., Baseman J. B.* Interaction of virulent *Mycoplasma pneumoniae* with hamster tracheal organ cultures // *Infect. and Immun.*— 1976.— 14, N 2.— P. 217—224.
91. *Jacoli G. G.* Sequential degeneration of mycoplasma-like bodies in plant tissue cultures infected with aster yellows // *Can. J. Bot.*— 1978.— 56, N 2.— P. 133—140.
92. *Jacoli G. G.* Early phases of degeneration of mycoplasma-like bodies in plant tissue cultured infected with aster yellows morphological analogies with *Mycoplasma hominis* // *Can. J. Microbiol.*— 1978.— 24, N 9.— P. 1053—1057.
93. *Jensen D. D.* A plant virus lethal to its vector // *Virology.*— 1959.— 8, N1.— P. 164—175.
94. *Junca P., Saillard J., Tully J., et al.* Spiroplasmes, isolés d'insectes et de fleurs de France continentale, de Corse et du Maroc caractérisation et classification // *C. r. Acad. sci. D.*— 1980.— 290, N 2468.— P. 1209—1212.
95. *Kahane J., Greenstein S., Rasin S.* Carbohydrate content and enzymic activities in the membrane of *Spiroplasma citri* // *J. Gen. Microbiol.*— 1977.— 101, N 1.— P. 173—176.
96. *Kartha K. K., Cousin M. T., Ruegg E. F.* A light microscopic detection of plant mycoplasma infection by Feulgen staining procedure // *Indian Phytopathol.*— 1975.— 62, N 6.— P. 903—908.
97. *Klement Z.* Rapid detection of the pathogenicity of phytopathogenic pseudomonas // *Nature.*— 1963.— 199, N 1349.— P. 299—308.
98. *Klein M., Maramorosch K.* Sulfatherapy of aster yellows // *Phytopathology.*— 1970.— 60.— P. 1015.
99. *Klein M., Frederick R., Maramorosch K.* Aster yellows: the effect of sulfa drugs // *Ann. N. Y. Acad. Sci.*— 1973. — 225. — P. 522—531.
100. *Klinkowski M.* Catastrophic plant diseases // *Ann. Rev. Phytopathol.*— 1970.— 8.— P. 37—60.

101. *Knopf U. C.* The nucleoside triphosphate-ribonucleic acid nucleotidyltransferase (EC 2.7.7.6) of *Agrobacterium tumefaciens* (Smith and Townsend) Conn//Biochem. J.—1974.—143, N 4.—P. 511—520.
102. *Kunkel L. O.* Studies on aster yellows//Phytopathology.—1924, 14, N 1.—P. 54.
103. *Kunkel L. O.* Studies on aster yellows//Ann. J. Bot.—1926.—13, N 2.—P. 646—705.
104. *Kunkel L. O.* Effect of heat on ability of *Cicadula sexnotata* (Fall.) to transmit aster yellows//Amer. J. Bot.—1937.—24, N 2.—P. 316—327.
105. *Kunkel L. O.* Isolation of mild strains of aster yellows from heat-treated leaf-hoppers//J. Bacteriol.—1937.—34, N 1.—P. 132.
106. *Kunkel L. O.* Heat cure of aster yellows in periwinkles.—Amer. J. Bot.—1941.—28, N 4.—P. 761—769.
107. *Kunkel L. O.* Transmission of alfalfa witches broom to nonleguminous plants by dodder and cure in periwinkle by heat//Phytopathology.—1952.—42, N 1.—P. 27—31.
108. *Kunkel L. O.* Cross protection between strains of yellows-type viruses//Adv. Virus Res.—1955.—3.—P. 251—273.
109. *Lafleche D., Bove J. M.* Structures de type mycoplasme dans les feuilles d'orangers atteints de la maladie du «Greening».—C. r. Acad. sci. D.—1970.—270, N 2748.—P. 1915—1917.
110. *Lee J. M., Davis R. E.* DNA homology among diverse spiroplasma strains representing several serological groups//Can. J. Microbiol.—1980.—26, N 11.—P. 1356—1363.
111. *Maillet P. L., Gouranton J.* Etude du cycle biologique du mycoplasme de la phyllodie du trèfle dans l'insecte vecteur *Euscelis lincolatus* Erulle (Homoptera, Jassidae)//J. Microsc.—1971.—11, N 1.—P. 143—162.
112. *Manchee R. J., Taylor-Robinson D.* Studies on the nature of receptors involved in attachment of tissue culture cells to mycoplasmas//Europ. J. Exp. Pathol.—1969.—50, N 1.—P. 66—75.
113. *Maramorosch K., Jensen D. D.* Harmful and beneficial effects of plant viruses in insects//Ann. Rev. Microbiol.—1963.—17.—P. 495—530.
114. *Maramorosch K., Granados R., Hirumi H.* Mycoplasma diseases of plants and insects//Adv. Virus Res.—1970.—16, N 1.—P. 195—198.
115. *Markham P. G., Townsend R., Bar-Joseph M. et al.* Spiroplasmas are the causal agents of citrus little-leaf disease//Ann. Appl. Biol.—1974.—78, N 1.—P. 49—57.
116. *Marchoux G., Leclant F., Giannotti J.* Transmission et symptomatologie de la jaunisse du lisier en relation avec le stolbur de la tomate//Ann. Phytopathol.—1970, 2, N 2.—P. 429—441.
117. *Mc-Intosh A. H., Maramorosch K.* Mycoplasma and achleoplasma in plants//Ann. N. Y. Acad. Sci.—1973.—225.—P. 330—333.
118. *Mc-Intosh A. H., Skowronski B. C., Maramorosch K.* Rapid identification of *Spiroplasma citri* and its relation to other yellows agents//Phytopathol. Z.—1974.—80, N 1.—P. 153—156.
119. *Mc-Goy R. E.* Techniques for treatment of palm trees with antibiotics//Proc. Florida State Horticultural Station.—1974.—87.—P. 537—540.
120. *Mc-Goy R. E., Thomas D. L., Tsai J. H.* Lethal yellowing: a potential danger to date production//Ann. Rept. Date Growers. Inst.—1978.—53.—P. 4—8.
121. *Mc-Goy R. E.* Mycoplasmas and yellows diseases//The Mycoplasmas.—N. Y.: Acad. press, 1979.—Vol. 3.—P. 229—264.

122. Morowitz M. J., Wallse D. C. Genome size and life cycle of the mycoplasma // Ann. N. Y. Acad. Sci.—1973.—225.—P. 62—73.
123. Mudd J. B., Itting M., Roy B. *et al.* Composition and enzyme activities of *Spiroplasma citri* membranes // J. Bacteriol.—1977.—129, N 4.—P. 1250—1256.
124. Nasu S., Jansen D. D., Richardson J. Electron microscopy of mycoplasma-like bodies associated with insect and plant hosts of peach western X-disease // Virology.—1970.—41, N 3.—P. 583—595.
125. Neimark H. Implications of the phylogenetic relationship between achleoplasma and lactic acid bacteria // Les Mycoplasmes: Colloques INSERM / Eds J. M. Bove, J. E. Duplans.—Paris: INSERM, 1974.—Vol. 33.—P. 71—78.
126. Nowak J. Morphologie, nature et cycle evolution du microle de la peripneumonic des bovides // Ann. Inst. Pasteur.—1929.—43.—P. 1330—1352.
127. Nyland G. Tetracycline therapy of pear decline and X-disease in peach and cherry // Acta horticult.—1975.—44, N 1.—P. 17—18.
128. Orenski S. W., Murray J. R., Maramorosch K. Further studies on the feeding habits of aster-yellows virus-carrying corn leafhoppers // Contril. Boyce Thomson Inst.—1963.—23, N 1.—P. 47—50.
129. Ozkal J. Organism ler (PPLO) uzezinde araspirmalar. II. Kucuk kirmiri purp yapraklarindan izole edilen pleuro-pneumonialike organismler (PPLO) // Turk. Vet. Hekimleri Dernegi Uergisi.—1958.—28, N 1.—P. 44—50.
130. Parthasarathy M. V. Mycoplasma-like organisms associated with lethal yellowing disease of plants // Phytopathology.—1974.—64, N 5.—P. 667—674.
131. Plavsic B., Butorovic D., Krivokapic K., Eric Z. Some characteristic of mycoplasma-like infection and the effects of kinetin on the MLO-infected plants // 3rd. Int. Congr. Plant. Path.—Munich, 1978.—P. 81.
132. Ploaie P., Maramorosch K. Electron microscopic demonstration of particles resembling mycoplasma of psittacosis-lymphogranuloma-trachoma group in plants // Phytopathology.—1969.—59, N 2.—P. 536—544.
133. Pollack J. D. Localization of reduced nicotinamide adenine dinucleotide oxidase activity in Achleoplasma and Mycoplasma species // Int. J. Syst. Bacteriol.—1975.—25, N 2.—P. 108—113.
134. Powell D. A., Hu P. C., Wilson M. *et al.* Attachment of Mycoplasma pneumoniae to respiratory epithelium // Infect. and Immun.—1976.—13, N 5.—P. 959—966.
135. Raine J., Forbes A. R., Skelton F. E. Mycoplasma-like bodies in the salivary glands and saliva of the leafhopper *Macrosteles fascifrons* (Homoptera: Cicadellidae) // Can. Entomol.—1976.—108, N 7.—P. 1009—1119.
136. Rasin S. Mycoplasma taxonoma studied by electrophoresis of cell proteins // Ann. Rev. Microbiol.—1969.—23.—P. 317—356.
137. Rasin S. Physiology of mycoplasmas // Adv. Microbiol. and Physiol.—1973.—10.—P. 2—80.
138. Rasin S. The Mycoplasmas // Microbiol. Rev.—1978.—42, N 2.—P. 414—470.
139. Robards A. W. Electron microscopy and plant ultrastructure.—London: Plen. press., 1970.—298 p.
140. Robinson L. M., Freund E. A. Proposal for an amended classification of anaerobic Mollicutes // Int. J. Syst. Bacteriol.—1987.—37, N 1.—P. 78—81.

141. *Romney D. H.* Past studies on and present status of lethal yellowing of coconut // *PANS.*— 1972.— 18, N 4.— P. 386—395.
142. *Rosenberger D. A., Jones A. L.* Spread of X-disease in Michigan peach orchards // *Plant Dis. Retr.*— 1971.— 61, N 10.— P. 830—834.
143. *Rubio-Huertos M., Beltra R.* Fixed pathogenic L-forms of *Agrobacterium tumefaciens* // *Nature.*— 1962.— 195, N 4836.— P. 101—102.
144. *Rubio-Huertos M., Beltra R.* Formas L fijas del *Agrobacterium tumefaciens* obtenidas por medio de glicocola // *Microbiol. Espan.*— 1962.— 15, N 2.— P. 219—230.
145. *Russel W. C., Neuman C., Williamson D. H.* A simple cytochemical technique for demonstration of DNA in cells infected with mycoplasmas and viruses // *Nature.*— 1975.— 253, N 2141.— P. 461—462.
146. *Saglio P., Lhospital M., Lafleche D. et al.* *Spiroplasma citri* gen. and sp. n.: a new mycoplasma-like organism associated with «stubborn» disease of citrus // *Int. J. Syst. Bacteriol.*— 1973.— 23, N 3.— P. 191—204.
147. *Schaper U., Converse R. H.* Detection of mycoplasma-like organisms in infected blueberry cultivars by the DAPI technique // *Plant Disease.*— 1985.— 69, N 3.— P. 193—196.
148. *Schneider H.* Graft transmission and host range of the pear decline causal agent // *Phytopathology.*— 1970.— 60, N 2.— P. 204—207.
149. *Seemüller E.* Fluoreszenzoptischer direct nachweis von mycoplasma-ähnlichen organismen in phloem pear-decline und triebsuchtkranker Bäume // *Phytopathol. Z.*— 1976.— 85, N 2.— P. 368—372.
150. *Severin H. H. P.* Evidence of nonspecific transmission of California aster-yellows virus by leafhoppers // *Hilgarolia.* — 1945. — 17, N1.— P. 21—59.
151. *Shinha R. C., Chaykowski L. N.* Initial and subsequent sites of aster yellows virus infection in a leafhopper vector // *Virology.* — 1967.— 33, N 4.— P. 702—708.
152. *Sinha R., Paliwal J.* Associated development and growth cycle of mycoplasma-like organisms in plants affected with clover phyllody // *Ibid.*— 1969.— 39, N 4.— P. 759—767.
153. *Smith E. E.* Peach yellows: a preliminary report.— U. S. Dep. Agr. Bot. Div. Bull.— 1988.— 9.— P. 254.
154. *Smith R. F.* Growing china asters // *Bull. Agr. Exp. sta. Massachusetts. Agr. Coll.*— 1902.— 79.— P. 1—26
155. *Smith P. E.* The biology of mycoplasmas.— N. Y.; London: Acad. press, 1971.— 256 p.
156. *Somerson N. L., Koska J. P., Del Guidice R.* Isolation of *Acholeplasma* from foods // *Proc. of the 3rd Int. Meet. Int. Org. Mycoplasma.*— Custer (South Dakota) 1982.— P. 44.
157. *Stoddard E. M.* Immunization of peach trees to X-disease by chemotherapy // *Phytopathology.*— 1947.— 34, N 8.— P. 1011—1012.
158. *Strobel G. A.* Bacterial phytotoxins // *Ann. Rev. Microbiol.*— 1977.— 31.— P. 205—224.
159. *Suto Y., Yshiie T.* The influence of TC group antibiotics on the insect transmission of mulberry dwarf disease // *Ann. Phytopathol. Soc. Japan.*— 1969.— 35, N 2.— P. 132.
160. *Suto Y., Yshiie T.* Inoculation of mulberry dwarf disease agent by the insect-injection methods // *J. Seric. Sci. Japan.*— 1970.— 39, N 6.— P. 451—457.

161. *Townsend R., Burgess J., Plaskitt K. A.* Morphology and ultrastructure of helical and nonhelical strains of *Spiroplasma citri* // *J. Bacteriol.*— 1980.— 142, N 3.— P. 973—981.
162. *Towsend E., Markham P. G., Plaskitt K. A., Daniels M. J.* Isolation and characterization of a non-helical strain of *Spiroplasma citri* // *J. Gen. Microbiol.*— 1977.— 100, N 1.— P. 15—21.
163. *Tully J., Whitcomb R., Bove J. M., Saglio P.* Plant mycoplasmas: serological relation between agents associated with citrus stubborn and corn stunt disease // *Science.*— 1973.— 182, N 4114.— P. 827—829.
164. *Tully J. G.* Special features of the acholeplasmas // *The mycoplasmas* / Eds M. F. Barile, S. Rasin.— N. Y.: Acad. press, 1979.— Vol. 1.— P. 431—449.
165. *Tully J. G., Rose D. L., Gercia-Jurado O. et al.* Serological analysis of a new group of spiroplasmas // *Curr. Microbiol.*— 1980.— 3, N 4.— P. 369—372.
166. *Ulrychova M., Petru E.* Elimination of mycoplasma in tobacco callus tissue (*Nicotiana glauca* Grah.), cultured in vitro in the presence of 2,4-D in nutrient medium // *Biol. plant. Acad. sci. bohemosl.*— 1975.— 17, N 2.— P. 103—108.
167. *Van Vuuren S. P., Moll J. N., da Graça J. V.* Preliminary report on extended treatment of citrus greening with tetracycline hydrochloride by trunk injection // *Plant Dis. Rep.*— 1977.— 61, N 5.— P. 358—359.
168. *Weinmann R., Jaehning J. A., Raskas H. I., Roeder H. I.* Viral RNA synthesis and levels of DNA dependent RNA polymerases during replication of Adenovirus 2 // *J. Virol.*— 1976.— 17, N 1.— P. 114—126.
169. *Westwood M. N., Cameron H. R.* Environment-induced remission of pear decline symptoms // *Plant Dis. Rep.*— 1978.— 62, N 2.— P. 176—179.
170. *Whitcomb R. F., Jensen D. D., Richardson J.* The infection of leafhoppers by western X-disease virus. VI. Cytopathological interrelationships // *J. Invertebr. Pathol.*— 1968.— 12, N 2.— P. 202—221.
171. *Whitcomb R. F., Black L. M.* Plant and arthropod mycoplasmas; a historical perspective // *Plant and Insect. Mycoplasma Techniques.*— N. Y.: London; Croom Helm Ltd, 1981.— P. 15—45.
172. *Williamson D. L., Whitcomb R. F.* Plant mycoplasmas: a cultivable spiroplasma causes corn stunt disease // *Science.*— 1974, 188, N 4192.— P. 1018—1020.
173. *Williamson D. L., Whitcomb R. F., Tulli J. G.* The spiroplasma deformation test, a new serological method // *Curr. Microbiol.*— 1978.— 1, N 2.— P. 203—207.
174. *Woese C. R., Maniloff J., Zablin L. B.* Phylogenetic analysis of the mycoplasmas // *Proc. Nat. Acad. Sci. USA.*— 1980.— 77, N 1.— P. 494—498.
175. *Wood J. I.* Three billion dollars a year // *USA Agric Year-book Plant diseases*;— Washington: U. S. Dep. Agricult., 1953.— P. 1—9.
176. *Worley J. E.* Possible replicative forms of a mycoplasma-like organism and their location in aster yellows diseased *Nicotiana* and aster // *Phytopathology.*— 1970.— 60, N 2.— P. 284—293.
177. *Zelcer A., Loebenstein G., Bar-Joseph M.* Effect of elevated temperature on the ultrastructure of mycoplasma like organisms in periwinkle // *Ibid.*— 1972.— 62, N 12.— P. 1453—1457.

1. Агол В. И., Атабеков И. Г., Крылов В. Н., Тихоненко Т. И. Молекулярная биология вирусов.— М.: Наука, 1971.— 493 с.
2. Артюкова Е. В., Горбулев В. Г., Родионова Н. П. и др. Сравнительное изучение структурных особенностей и трансляции РНК потексвирусов // Молекуляр. биол.— 1985.— 19, № 4.— С. 1021—1028.
3. Атабеков И. Г. Реализация генетической информации РНК.— М.: Наука, 1972.— 299 с.
4. Бойко А. Л., Литвинов Г. С., Ромашев С. А. Вироид, вызывающий карликовую уродливость хмеля в биоценозах СССР // Докл. АН УССР. Сер. Б.— 1984. № 1.— С. 62—65.
5. Бойко А. Л., Сахно Т. М., Коваленко О. Г. Вірус рослин родини Sastaseae в ботаничних садах України // Мікробіол. журн.— 1972.— 34, Вип. 4.— С. 523—525.
6. Борьба с вирусными болезнями растений (Под ред. Кеглер Х. и др.).— М.: Агропромиздат, 1986.— 326 с.
7. Бужоряну В. В., Молдован М. Я. Ультраструктура вирусных включений в растительной клетке. Атлас.— Кишинев: Штиинца 1982.— 166 с.
8. Вахабов А. Х., Дехканова З. И., Исамухамедов М. З. Некоторые свойства и идентификация вируса мозаики редиса // Узбек. биол. ж.— 1982, № 6.— С. 15—17.
9. Вердеревская Т. Д., Маринеску В. Г. Вирусные и микоплазменные заболевания плодовых культур и винограда.— Кишинев: Штиинца, 1985.— 311 с.
10. Власов Ю. И., Ларина Э. И. Сельскохозяйственная вирусология.— М.: Колос, 1982.— 238 с.
11. Власов Ю. И., Ларина Э. И., Высоцкая Р. И., Руженцова Е. А. Идентификация вируса некротического пожелтения жилок свеклы — возбудителя ризомании // Бюл. ВНИИ защиты растений.— 1985.— Вып. 62.— С. 38—42.
12. Гиббс А., Харрисон Б. Основы вирусологии растений.— М.: Мир, 1978.— 429 с.
13. Гнутова Р. В. Иммунологические исследования в вирусологии.— М.: Наука, 1986.— 180 с.
14. Грама Д. П. Віроїд веретенуватості бульб картоплі та подібні йому збудники захворювань // Мікробіол. журн.— 1974.— 36, № 5.— С. 659—668.
15. Дехканова З. Н., Вахабов А. Х. Поражаемость редиса и редьки вирусом мозаики в условиях Узбекистана // Узбек. биол. ж., 1982.— № 2.— С. 16—18.
16. Дьяков Ю. Т. Фитопатогенные вирусы.— М.: Изд-во МГУ, 1984.— 128 с.
17. Журавлев Ю. Н. Фитовирусы в целом растении и модельных системах.— М.: Наука.— 1979.— 247 с.
18. Зарицкий М. Н., Ковар Ф. Е., Кишко Я. Г. Структура и морфология вируса курчавой карликовости картофеля сем. Rhabdoviridae // Микробиол. журн.— 1987.— 49, № 2.— С. 73—77.
19. Зирка Т. И. Атлас вирусных и микоплазменных болезней декоративных растений.— Киев: Наук. думка, 1984.— 151 с.
20. Икаунице Л. К. Очистка и серология вируса некроза табака // Тр. ЛСХА.— 1976.— Вып. 100.— С. 39—42.
21. Карантин растений. (Метод. материалы. Вып. 17/18).— М.: Колос, 1975.— 81 с.

22. Козар Ф. Е., Курбала М. Я., Щербина Н. В., Зарицкий Н. М. Курчавая карликовость — вирусная болезнь, вызванная бацилловидным вирусом из группы рабдовирусов // Вирусные болезни сельскохозяйственных культур.— М.: Колос, 1980.— С. 69—76.
23. Краев В. Г., Порембская Н. Б., Семерникова Л. И. и др. Изучение свойств двух штаммов карликовости арахиса, выделенного на Украине // Тр. Биол.-почв. ин-та ДВНЦ АН СССР.— 1977.— 46.— С. 219—227.
24. Краев В. Г., Семерникова Л. И., Бутенко С. И., Порембська Н. Б. Деякі структурні зміни в клітинах рослин-хазяїв, викликані вірусом карликовості арахісу // Мікробіол. журн., 1975.— 37, № 6.— С. 761—764.
25. Крылов А. В. Вирусы растений Дальнего Востока. Сообщение 1. Рабдо-, бромо- и комовирусы // Вирусные болезни растений.— Владивосток: Б. и., 1981.— С. 62—67.
26. Крылов А. В., Малевич В. М., Сапоцкий Н. В. и др. Вирус мозаики редиса — новый для СССР комовирус // Биол. науки.— 1981.— 207, № 3.— С. 24—30.
27. Крылов А. В. Вирусы растений Дальнего Востока. Кукумовирусы. // Влияние вирусов на обмен растений.— Владивосток: Б. и., 1983.— С. 45—48.
28. Методические указания по диагностике и идентификации вириона веретеновидности клубней картофеля: (ВВКК).— М., 1982. 28 с.— В надзаг.: ВАСХНИЛ. Отд. защиты растений, Куйбышев. с.-х. ин-т, Всесоюз. НИИ фитопатологии.
29. Методические указания по обследованию посевов сахарной свеклы на выявление опасного вирусного заболевания — ризомании / Сост. Пожар З. А., Грисенко Г. В., Корниенко А. С. и др.— Киев, 1987.— 16 с.— В Надзаг.: Госагропром СССР, «Сахсвекла», ВНИС.
30. Метьюз Р. Вирусы растений // М.: Мир, 1973.— 600 с.
31. Миглавс У. Я., Икауниене Л. К. Результаты выявления и исследования вируса некроза табака // Тр. ЛСХА.— 1983.— Вып. 207.— С. 3—7.
32. Морозов С. Ю., Горбулев В. К., Новиков В. К. и др. Первичная структура 5'- и 3'-концевых участков геномной РНК Х-вируса картофеля // Докл. АН СССР. Сер. В.— 1981.— 259, № 3.— С. 723—725.
33. Морозов С. Ю., Захарьев В. М., Чернов Б. К. и др. Анализ первичной структуры и локализация гена оболочки белка в геномной РНК Х-вируса картофеля // Докл. АН СССР. Сер. В.— 1983.— 271, № 1.— С. 211—215.
34. Московец С. М., Бобир А. Д., Глушак Л. Ю., Онищенко А. Н. Вірусні хвороби с.-г. культур.— Київ: Урожай, 1975.— С. 115—122.
35. Московец С. М., Грама Д. П. Віруси і вірусні хвороби картоплі.— Київ: Наук. думка, 1973.— 166 с.
36. Московец С. М., Краев В. Г., Порембська Н. Б. др. Віруси і вірусні хвороби бобових культур на Україні.— Київ: Наук. думка, 1971.— 136 с.
37. Мунтяну С. К. Возбудитель карликовости гороха // Изв. АН МССР. Сер. биол. и хим. н.— 1985.— № 5.— С. 65.
38. Надди Ж. Э., Узунов И. С., Шмыгля В. А. Изучение вириодаэкзокортиса цитрусовых.— Изв. ТСХА, 1982.— № 4.— С. 187—189.
39. Наср Эль-Чамех, Мизенина О. А., Борисова О. В., Атабекова Т. И. Вирус мозаики хеноподиевых: выделение, характеристика, имму-

- ноферментный анализ // С.-х. биология.— 1987.— № 5.— С. 51—54.
40. Новиков В. К., Драмлян А. Х., Варицев Ю. А., Атабеков И. Г. Препаративное выделение и физико-химическая характеристика фракций, содержащих антиген вируса скручивания листьев картофеля // Там же.— С. 42—47.
 41. Общая вирусология (Под ред. Лурия С. и др.).— М.: Мир.— 1981.— 660 с.
 42. Развязкина Г. М. Вирусные заболевания злаков.— Новосибирск: Наука. Сиб-кое отд., 1975.— 291 с.
 43. Сибирякова И. И., Гнутова Р. В., Толкач В. Ф. и др. Биологические свойства местного изолята вируса некроза табака и получение специфических антисывороток // С.-х. биология, 1987.— 22, № 5.— С. 55—60.
 44. Терминологический указатель вирусов, поражающих сельскохозяйственные культуры в СССР (методические указания) (Сост.: Крылов А. В., Ларина Э. И.).— Л., 1983.— 18 с.
 45. Федотина В. Д., Лойдина Г. И., Новиков В. К., Атабеков И. Г. Некоторые свойства вируса мозаики озимой пшеницы // Plant virology Proc. of the 9th Conf. of the Czechoslovak. Plant Virologists.— Brno 1981.— P. 45—48.
 46. Френкель-Конрат Х. Химия и биология вирусов.— М.: Мир, 1972.— 336 с.
 47. Хейбл К., Зальцман Н. Р. Методы вирусологии и молекулярной биологии.— М.: Мир, 1972.— 444 с.
 48. Шелудько Ю. М. Фітовірусологія.— Київ: Вища шк., 1970.— 272 с.
 49. Шелудько Ю. М., Рейфман В. Г. Вироиды — новый класс патогенов.— М.: Наука, 1978.— 87 с.
 50. Шмыглы В. А. Изучение вироида экзокортиса цитрусовых // Изв. ТСХА.— 1984, № 4.— С. 187—189.
 51. Artyukova E. V., Krylov A. V. Physical and chemical properties of potato aucuba mosaic virus and its coat protein // Phytopathol. Z.— 1983.— Bd. 107.— S. 263—275.
 52. Atabekov J. G., Novikov V. K. Barley stripe mosaic virus // CMI/AAB Descr. Plant Viruses.— 1971.— N 4.— P. 68/1—68/4.
 53. Bancroft J. B. Brome mosaic virus // Ibid.— 1970.— N 1.— P. 3/1—3/3.
 54. Bar-Joseph M., Murrant A. F. Closterovirus group // Ibid.— 1982.— N 16.— P. 260/1—260/3.
 55. Bartels R. Potato virus A // Ibid.— 1971.— N 3.— P. 54/1—54/4.
 56. Bercks R. Potato virus X // Ibid.— 1970.— N 1.— P. 4/1—4/4.
 57. Bercks R. White clover mosaic virus // Ibid.— 1971.— N 3.— P. 41/1—41/3.
 58. Bercks R. Cactus virus X // Ibid.— 1971.— N 3.— P. 58/1—58/4.
 59. Best R. J. Tomato spotted wilt virus // Adv. Virus Res.— 1968.— New York, London: Acad. press.
 60. Biddle P. G., Tinsley T. W. Poplar mosaic virus // CMI/AAB Descr. Plant Viruses.— 1971.— N 4.— P. 75/1—75/3.
 61. Black L. M. Wound tumor virus // Ibid.— 1970.— N 2.— P. 34/1.— 34/4.
 62. Black L. M. Potato yellow dwarf virus // Ibid.— 1970.— N 2.— P. 35/1—35/4.
 63. Bock K. P. Maize streak virus // Ibid.— 1974.— N 8.— P. 133/1—133/4.

64. *Bos L., Jaspars E. M.* Alfalfa mosaic virus // — Ibid.— 1971.— N 3.— P. 46/1—46/4.
65. *Bos L.* Soybean mosaic virus // Ibid.— 1972.— N 5.— P. 93/1—93/4.
66. *Bos L.* Bean common mosaic virus // Ibid.— 1971.— N 4.— P. 73/1—73/4.
67. *Bouzoubaa S., Quillet L., Gutley H. et al.* Nucleotide sequence of beet necrotic yellow vein virus RNA-1 // *J. Gen. Virol.*— 1987.— 68, N 3.— P. 615—626.
68. *Brown F.* The classification and nomenclature of viruses: summary of results of meeting of the International Committee on Taxonomy of virus in Sendai, September 1984 // *Intervirology.*—1986.— 25, N 3.— P. 141—143.
69. *Bruening G.* Cowpea mosaic virus group // *CMI/AAB Descr. Plant Viruses*— 1978.— N 12.— P. 199/1—199/5.
70. *Brunt A. A.* Dahlia mosaic virus // Ibid.— 1971.— N 3.— P. 51/1—51/3.
71. *Brunt A. A.* Hippeastrum mosaic virus // Ibid.— 1973.— N 7.— P. 117/1—117/4.
72. *Campbell R. N.* Radish mosaic virus // Ibid.— 1973.— N 7.— P. 121/1—121/4.
73. *Cropley R., Tomlinson J.* Cherry leaf roll virus // Ibid.— 1985. N 19.— P. 306/1—306/4.
74. *Dale J. L., Symons R. H., Allen R. H.* Avocado sunblotch viroid / Ibid.— 1982.— N 16.— P. 254/1—254/4.
75. *Daviers J. W.* Geminiviruses genomes // *Microbiol. Sci.* — 1987.— 4, N 1.— P. 18—23.
76. *Delgado-Sanchez S., Grogan R. G.* Potato virus Y. // *CMI/AAB Descr. Plant Viruses.*— 1970.— N 2.— 37/1—37/4.
77. *Dias H. F.* Cucumber necrosis virus // Ibid.— 1972.— N 5.— P. 82/1—82/4.
78. *Diener T. O.* Viroids and viroids diseases. (Ed. by Wiley J and Sons — New York etc.: Acad. press.— 1979.— 252 p.
79. *Diener T. O.* Viroids // *Adv. Virus Res.*— Vol. 28.— New York etc.: Acad. press — 1983.— P. 241—285.
80. *Diener T. O., Raymer W. B.* Potato spindle tuber «virus» // *CMI/AAB Descr. Plant Viruses.*— 1971.— N 4.— P. 66/1—66/4.
81. *Duffus J. E.* The yellowing virus diseases of beet // *Adv. Virus Res.*— Vol. 18.— New York etc.: Acad. press, 1973.— P. 347—386.
82. *Duffus J. E., Russel G. E.* Serological relationship between beet western yellows and beet mild viruses // *Phytopathology.*— 1975.— 65, N 7.— P. 811—815.
83. *Fedotina V. L., Krylov A. V., Atabekov J. G.* Subviral particles in millet infected with winter wheat mosaic virus // *Arch. Phytopathol. und. Pflanzenschutz.*— 1985.— 21, N 2.— P. 111—120.
84. *Francki R. I.* Cymbidium mosaic // *CMI / AAB Descr. Plant Viruses.*— 1970.— N 2.— P. 27/1 — 27/4.
85. *Francki R. I. B.* Plant rhabdoviruses // *Adv. Virus Res.*— 1973. Vol. 18.— P. 257—345.
86. *Francki R. I. B., Boccardo G.* The reoviridae // *Reoviridae.* — New York, London: Acad. press.— 1983.— P. 505—563.
87. *Francki R. I. B., Hatta T., Milne R. G.* An atlas of plant viruses. Vol. 1.— Boca Raton, Florida: CRC press, 1985.— 284 p.
88. *Francki R. I. B., Mossop D. W., Hatta T.* Cucumber mosaic virus // *CMI/AAB. Descr. Plant Viruses.*— 1979.— N 13.— P. 213/1 — 213/6.

89. *Fribourg C. E., Jones R. A. C., Koenig R.* Andean potato mottle virus // *Ibid.*—1979.— N 13.— P. 203/1—203/4.
90. *Fulton R. W.* Prunus necrotic ringspot virus // *Ibid.*—1970.— N 1.— P. 5/1—5/3.
91. *Fulton R. W.* Prune dwarf virus // *Ibid.*—1970.— N 1.— P. 19/1 — 19/3.
92. *Fulton R. W.* Apple mosaic virus // *Ibid.*—1972.— N 5.— P. 83/1—83/4.
93. *Fulton R. W.* Ilarvirus group // *Ibid.*—1983.— N 17.— P. 275/1—275/7.
94. *Fulton R. W.* Plum (American) line pattern virus // *Ibid.*—1984.— N 18.— P. 280/1—280/5.
95. *Fulton R. W.* Tobacco streak virus // *Ibid.*—1985.— N 6.— P. 106/1—106/5.
96. *Gamez R.* Maize rayado fino virus // *Ibid.*—1980.— N 14.— P. 220/1—220/4.
97. *Gibbs A. I.* Tobacco mosaic virus group // *Ibid.*—1977.— N 11.— P. 184/1—184/5.
98. *Gibbs A. I., Harrison B. D.* Cucumber mosaic virus // *Ibid.*—1970.— N 1.— P. 1/1—1/4.
99. *Gibbs A. I., Paul H. L.* Broad bean true mosaic virus (Echted Ackerbohnenmosaic virus) // *Ibid.*—1970.— N 1.— P. 20/1—20/4.
100. *Gingery R. E., Bradfute O. E., Gordon D. T., Nault L. R.* Maize chlorotic dwarf virus // *Ibid.*—1978.— N 12.— P. 194/1—194/6.
101. *Gingery R. E., Gordon D. T., Nault L. R.* Purification and properties of an isolate of maise rayado fino virus from the United States // *Phytopathology.*—1982.— 72, N 10.— P. 1313—1318.
102. *Gordon D. T., Bradfute O. E., Gingery R. E., Myemoto J. K.* Maize chlorotic mottle virus // *CMI/AAB Descr. Plant Viruses.*—1984. N 18.— P. 284/1—284/7.
103. *Handbook of plant virus infections: Comparative diagnosis* (Ed. by E. Kurstak.— Amsterdam etc.: Elsevier: North-Holland Biomed. press, 1981.— 943 p.
104. *Harrison B. D.* Tobacco rattle virus // *Ibid.*—1970.— N 1.— P. 12/1—P. 12/4.
105. *Harrison B. D.* Potato mop-top virus // *Ibid.*—1974.— N 8.— P. 138/1—138/4.
106. *Harrison B. D.* Potato leaf roll virus // *Ibid.*—1984.— N 18.— P. 2h1/1—291/6.
107. *Harrison B. D., Murrant A. E.* Nepoviruses // *Ibid.*—1977.— N 11.— P. 185/1—185/4.
108. *Harrison B. D., Robinson D. J.* The tobnaviruses // *Adv. Virus Res.*—1978.— Vol. 23.— P. 25—77.
109. *Harrison B. D.* Advances in geminivirus research // *Ann. Rev. phytopathol.*—1985.— 23, N 1.— P. 55—82.
110. *Hewitt W. B.* Grapevine fanleaf virus // *CMI/AAB Descr. Plant Viruses.*—1970.— N 2.— P. 28/1—28/4.
111. *Hirth L., Richards K. E.* Tobacco mosaic virus: model for structure and function of simple virus // *Adv. Virus Res.*—1981.— 26.— P. 145—199.
112. *Hollings M., Huttinga H.* Tomato mosaic virus // *CMI/AAB Descr. Plant Viruses.*—1976.— N 10.— P. 156/1—156/5.
113. *Hollings M., Komuro Y., Tochinaru H.* Cucumber green mottle virus // *Ibid.*—1975.— N 9.— P. 154/1—154/4.
114. *Hollings M., Stone O. M.* Carnation ringspot virus // *Ibid.*—1970.— N 2.— P. 21/1—21/4.

115. *Hollings M., Stoune O. M.* Carnation vein mottle virus // *Ibid.*— 1971.— N 4.— P. 78/1—78/3.
116. *Hollings M., Stone O. M.* Tomato aspermy virus // *Ibid.*— 1972.— N 4.— P. 79/1—79/4.
117. *Horzinek M. C.* Comparative aspects of togavirus // *J. Gen. Virol.*— 1973.— Vol. 20.— suppl.— P. 87—103.
118. *Hull R.* Caulimovirus group // *CMI/AAB Descr. Plant Viruses.*— 1984.— N 18.— P. 295/1—295/4.
119. *Hutchison P. B., Francki R. I.* Sugarcane Fiji disease virus // *Ibid.*— 1973.— N 7.— P. 119/1—119/3.
120. *Jaspars E. M. J., Bos L.* Alfalfa mosaic virus // *Ibid.*— 1980.— N 14.— P. 229/1—229/7.
121. *Joklik W.* The reovirus particle // *Reoviridae.* — New York, — London: Acad. press, 1983.— P. 9—78.
122. *Jones A. T., Murant A. F., Stace-Smith R.* Raspberry vein chlorosis virus // *CMI / AAB Descr. Plant Viruses* — 1977. — N 11.— P. 174/1—174/4.
123. *Jones R. A. C., Fribourg C. E.* Host plant reactions, some properties and serology of wild potato mosaic virus // *Phytopathology.*— 1979.— 69 N 5.— P. 446—449.
124. *Kado C. J.* Sowbane mosaic virus // *CMI / AAB Descr. Plant Viruses.*— 1971.— N 4.— P. 64/1—64/4.
125. *Kassanis B.* Satellite virus // *Ibid.*— 1970. — N 1. — P. 15/1 — 15/3.
126. *Kassanis B.* Tobacco necrosis virus // *Ibid.*— 1970.— N 1. — P. 14/1—14/4.
127. *Kassanis B., Govier D. A.* Potato aucuba mosaic virus // *Ibid.*— 1972.— N 6.— P. 98/1—98/4.
128. *Kegler H., Shsade Ch.* Plum pox virus // *Ibid.* 1971.— N 4.— P. 70/1—70/4.
129. *Koenig R.* Hydragea ringspot virus // *Ibid.*— 1973. — N 7.— P. 11/1—114/3.
130. *Koenig R.* Carlavirus group // *Ibid.*— 1982.— N 16.— P. 259/1 — 259/4.
131. *Koenig R., Fribourg C. E., Jones R. A. C.* Symptomatological, serological and electrophoretic diversity of isolates of Andean potato latent virus from different regiones of the Andes // *Phytopathology.*— 1979.— 69, N 7.— P. 748—753.
132. *Koenig R., Lesemann D. E.* Tymovirus group // *CMI/AAB Descr. Plant Viruses.*— 1979.— N 13.— P. 214/1—214/5.
133. *Lane L. C.* Brome mosaic virus // *Ibid.*— 1977. — N 11. — P. 180/1—180/4.
134. *Lane L. C.* Brome mosaic virus group // *Ibid.*— 1979.— N 13. — P. 215/1—215/4.
135. *Lawson R. H., Hearon S. S., Civerolo E. L.* Carnation etched ring virus // *Ibid.*— 1977.— N 11.— P. 182/1—182/4.
136. *Leon P., Gamez R.* Som physicochemical properties of maize rayado fino virus // *J. Gen. Virol.*— 1981.— 56, N 1.— P. 67—75.
137. *Lister R. M.* Apple chlorotic leaf spot virus // *CMI / AAB Descr. Plant Viruses.*— 1970.— N 2.— P. 30/1—30/4.
138. *Lister R. M.* Apple stem grooving virus // *Ibid.* — 1978. — N 2.— P. 31/1—31/4.
139. *Lister R.* Tobacco rattle virus // *Intervirology.*— 1986.— 26, N 1.— P. 61—73.
140. *Martelli G. P., Quaquarelli A., Russo M.* Tomato bushy stunt virus // *Ibid.*— 1970.— N 1.— P. 2/1—2/4.

141. *Matthews R. E. F.* Turnip yellow mosaic virus // *Ibid.*— 1980.— N 14.— P. 230/1—230/6.
142. *Matthews R. E. F.* Classification and nomenclature of viruses. Fourth report of the International Committee of Viruses // *Intervirology.*— 1982.— 17, N 1—3.— P. 1—199.
143. *Milne R. G., Lovisolo O.* Maize rough dwarf and related viruses / *Adv. Virus Res.*— 1977.— 21.— P. 267—341.
144. *Mink G. I.* Peanut stunt virus // *CMI/AAB Descr. Plant Viruses.*— 1972.— N 5.— P. 92/1—92/4.
145. *Murant A. F.* Raspberry ringspot virus // *Ibid.*— 1970.— N 1.— P. 6/1—6/4.
146. *Murant A. F.* Arabis mosaic virus // *Ibid.*— 1970.— N 1.— P. 45/1—45/4.
147. *Mowat W. P.* Narcissus mosaic virus // *Ibid.*— 1971.— N 3.— P. 45/1—45/4.
148. *Murant A. F.* Strawberry latent ringspot virus // *Ibid.*— 1974.— N 8.— P. 126/1—126/4.
149. *Murant A. F., Golg R. A., Roberts I. M., Cathro J.* Carrot mottle persistent aphid-borne virus with unusual properties and particles // *J. Gen. Virol.*— 1969.— 4, N 3.— P. 392—341.
150. *Murant A. F., Waterhouse P. M., Raschke J. H., Robinson D. J.* Carrot red leaf and carrot mottle viruses; observations on the composition of the particles in single and mixed infections // *Ibid.*— 1985.— 66, N 7.— P. 1575—1579.
151. *Pflanzliche Virologie (M. Klinkowski).*— Berlin: Akad. Verl., 1977.— Bd 12.— 528 s.
152. *Pflanzliche Virologie (M. Klinkowski).*— Berlin: Akad. Verl., 1977.— Bd 3.— 389 s.
153. *Pflanzliche Virologie (M. Klinkowski).*— Berlin: Akad. Verl., 1977.— Bd 4.— 434 s.
154. *Price W. C.* Citrus tristeza virus // *CMI/AAB Descr. Plant Viruses.*— 1970.— N 2.— P. 33/1—33/3.
155. *Purcifil D. E., Hilbert E.* Tobacco etch virus // *Ibid.*— 1982.— N 16.— P. 258/1—258/5.
156. *Randles J. W., Davies C., Hatta et al.* Studies on encapsidated viroid-RNA. I Characterisation of velvet tobacco mottle virus // *Virology.*— 1981.— 108, N 1.— P. 111—122.
157. *Rochow W. E.* Barley yellow dwarf virus // *Ibid.*— 1970.— N 2.— P. 32/1—32/4.
158. *Russel G. E.* Beet yellow virus // *Ibid.*— 1970.— N 1.— P. 13/1—13/3.
159. *Salazar L. P., Harrison B. D.* Host range and properties of potato black ringspot virus // *Ann. Appl. Biol.*— 1978.— 90 N 3.— P. 375—385.
160. *Shepherd R. J.* Southern bean mosaic virus // *CMI/AAB Descr. Plant Viruses.*— 1971.— N 3.— P. 57/1—57/4.
161. *Stase-Smith R.* Tomato ringspot virus // *Ibid.*— 1984.— N 18.— P. 290/1—290/4.
162. *Stase-Smith R.* Tobacco ringspot virus // *Ibid.*— 1985.— N 19.— P. 309/1—309/6.
163. *Tamada T.* Beet necrotic yellow vein virus // *Ibid.*— 1975.— N 7.— P. 114/1—114/4.
164. The atlas of insect and plant viruses (Ed. by K. Maramorosch).— New York etc.: Acad. press, 1977.— 478 p.

165. The plant viruses. Polyhedral virions with tripartite genomes (Ed. by R. I. B. Francki).— 1985.— Vol. 1.— 309 p.
166. The plant viruses. Vol. 2. The rod-shaped viruses (Ed. by M. N.V. van Regeumortel and H. Fraenkel-Conrat). — New York : Plenum press. 1986— 424 p.
167. *Toriyama S.* Rice stripe virus // CMI/AAB Descr. Plant viruses. — 1983.— N 17.— P. 269/1—269/6.
168. *Toriyama S.* An PNA-dependent RNA-po-lymerase associated with the filamentous nucleoproteins of rice stripe virus // J. Gen. Virol.— 1986.— 67, N 7.— P. 1247—1255.
169. *Toriyama S.* Rice stripe virus : prototype of a new group of viruses that replicate in plant and insects // Microbiol. Sci. — 1986.— 3, N 11.— P. 347—351.
170. *Valenta V., Marcinca K.* Red clover mottle virus // CMI/AAB Descr. Plant viruses.— 1971.— N 4.— P. 74/1—74/3.
171. *Van Kammen A., de Jager C. P.* Cowpea mosaic virus // Ibid.— 1978.— N 12.— P. 197/1—197/4.
172. *Van Regenmortel M. H. V.* Watermelon mosaic virus // Ibid.— 1971.— N 4.— P. 63/1—63/4.
173. *Van Slogteren D. H. M.* Tulip breaking virus // Ibid.— 1971.— N 4.— P. 71/1—71/4.
174. *Varma A.* Red clover vein mosaic virus // Ibid.— 1970.— N 2.— P. 22/1—22/4.
175. *Wetter C.* Carnation latent virus // Ibid.— 1971.— N 4.— P. 61/1—61/3.
176. *Wetter S.* Potato virus M // Ibid.— 1972.— N 5. — P. 87/1—87/4.
177. *Wetter C.* Potato virus S // Ibid.— 1971.— N 3.— P. 60/1 — 60/4.
178. *Zaitlin M., Izrael H. W.* Tobacco mosaic virus // Ibid.— 1975.— N 9.— P. 151/1—151/5.

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ ГРИБОВ *

- Acremoniella Sacc. 143
 — atra (Cda) Sacc. 143, 144
 — occulta Ca. 95
 — verrucosa Tognini 143
 Acremonium Lk: Fr. 97
 — apii (Sm. et Ramsey) Gams 97
 — charticola (Lind.) Gams 97
 — diospyri (Grandall) Gams 97
 — sclerotiorum (F. et Moreau : Valenta) Gams 97
 Agonomycetales 85
 Albuginaceae 39
 Albugo 39
 — candida (Gmel. Pers.) O. Kunze 39
 — tragopogonis (Pers.) Schroet. 39
 Alternaria Nees 9, 84, 119
 — allii Nolla 122
 — alternata (Fr.) Keissl. 123, 124
 — brassicae (Berk.) Sacc. 121
 — brassicae Sacc. var. macrospora Sacc. 124
 — brassicicola Wilst. 124
 — capsici — annui Sav. et Sandu — Ville 123
 — carotae (Ell. et Lange) Stev. et Wellman 123
 — citri Ell. et Pierce 123
 — cucumerina (Ell. et Ev.) Elliott. 120
 — cucurbitae Letendre 123
 — dauci (Kuhn) Grov. et Skolko. 123
 — dauci (Kuhn.) Grov. et Skolko. sp. porri (Ell.) Neerg. 122
 Alternaria dauci sp. solani (Ell. et Mart.) Neerg. 120
 — dianthi Stev. et Hall. 123
 — glossulariae Jacz. 121
 — gossypii (Jacz.) Nisikado 123
 — helianthi (Hansf.) Tubaki et Nishihara 132
 — lini Dey 123
 — linicola Neerg. 120, 121
 — linicola Grov. et Skolko. 121
 — porri (Ell.) Cif. 123, 125
 — porri (Ell.) Saw. 122
 — f. sp. dauci (Kuhn.) Neerg. 123
 — f. sp. solani (Ell. et Mart.) Neerg. 120
 — radicina Neier. Drechs. et Eddy 122, 125
 — rudbeckia Nelen 123
 — solani (Ell. et Mart.) Sor. 120, 121
 — solani (Ell. et Mart.) Neerg. 125
 — tenuis Nees 123
 — vitis Cav. 124
 Aphanomices d By 23
 — comptostylus Drechs. 25
 — cladogamus Drechs 25
 — cochlioides Drechs. 24
 — euresches Drechs. 24
 — raphani Kendr. 25
 Aphylophorales 61
 Ascomycetes 43
 Ascochyta Lib. 55, 210
 — abelmoshi Hart.
 — arachidis Woronich. 213
 — batatae Choehr et Djurinsky
 — betae Prill. et Delacr. 213
 — boltshauseri Sacc. 213
 — brassicae — rapae Bond.— Mont
 — capsici Bond.— Mont. 213
 — citrullina Sm. 213
 — cucumis Fautr. et Roum. 57, 213
 — fabae Speg 214
 — fagopyri Bres. var. tulensis Bond.
 — fragaria Sacc. 213
 — helianthi Abramov 212
 — hortorum (Speg.) Sm.

* Курсивом набраны синонимы.

- lentis Wassil. 213
- *linicola* Naum. et Wassil. 212
- *lupinicola* Petrak. 213
- *lycopersici* Brun. 223
- *melonis* Pot. 213
- *onobrychidis* Bond. Mont. 213
- *padi* Lib. 197
- *phaseolorum* Sacc. 213
- *pinodes* (Berk. et Blox.) Jones 210
- *pisi* Lib. 210, 211, 212, 213
- *pisicola* Sacc. 211
- *rabiei* Labr. 213
- *rusticana* Kab. et Bub. 213
- *sojicola* Abramov 211
- *sorghii* Sacc. 213
- *trifolii* Bond. et Trussova 213
- *viciae* Lib. 213
- *zeina* Sacc 213
- Asterocystis radices* De Wild. 20
- Aureobasidium* Viala et Boy. 113
- *caulivorum* (Kirchn.) Cooke 194
- *pullulans* (DB.) Arn. 113
- var. *lini* (Laff.) Cooke 114
- *vitis* Viala et Boy. 113
- Basidiomycetes* 58
- Beauveria* 84
- Bipolaris oryzae* (Breda de Haan) Shoem. 130
- *sorokiniana* (Sacc.) Shoem. 127
- *turcica* Shoem. 130
- Blastocladales* 19
- Blumerella jaapii* (Rehm.) Arx 197
- Botrytis* Mich. 100
- *alli* Munn 102
- *anthophila* Bond. 102
- *byssodea* Walk. 102
- *cinerea* Pers. 100, 104, 220
- f. *lini* v. Beyama et Kingm. 101
- *destructor* Berk. 31
- *erospyri* Brizi
- *fabae* Sardina 102
- *septospora* El—Helaly 102
- *squamosa* Walk. 102
- Botryodiplodia phaseoli* (Maubl.) Thir. 221
- Botryosporium* Cda 103
- *diffusum* Cda 103
- Botryotinia* Whetz. 100
- *allii* (Budd. et Wakef.) Seav. 102
- *ficarium* P. Henn. 100
- *fuekeliana* (DB.) Whet. 100
- *ranunculi* Henneb. et Grov. 100
- *squamosa* Vien.—Bourg. 102
- Brachysporium trifolii* Kauf. 119
- Bremia* Regel 34
- *lactucae* Regel 34
- Caecoma alliorum* Lk pr. p. 74
- Cadophora* Langerb. et Melin 94
- *fastigiata* Lagern. et Melin 94
- Calonectria graminicola* Wr. 183
- Capnodium salicinum* Mont. 145
- Cephalosporium* Cda 95
- *asteris* Dows. 95
- *charticola* Lindl. 97
- *diospyri* Grandall 97
- *malorum* Kidd. et Beaum. 97
- *sclerotigenum* F. et R. Moreau 97
- Cercospora* Fress. 55, 135
- *apii* Fres. 139
- *armoraciae* Sacc. 139
- *betae* (Rabenh.) Frank. 135, 200
- *beticola* Sacc. 135, 137
- *bolleana* (Thuem.) Speg. 139
- *canabina* Wakef. 139
- *capsici* Held. et Wolf. 139
- *carotae* (Cass.) Kasn. et Siem. 137
- *concor* (Casp.) Sacc. 138
- *daizu* Miura 137
- *fragariae* Lob. 137
- *helianthi* Ell. et Ev. 136, 137
- *helvola* Sacc. 139
- *heterosperma* Bres. 138
- *kaki* Ell. et Ev. 139
- *medicaginis* Ell. et Ev. 138
- *moricola* Cooke 139
- *pachypus* Ell. et Kell. 137
- *ribicola* Ell. et Ev. 138
- *ricinella* Sacc. et Berl. 193
- *sojina* Hara 137, 138, 139
- *stolziana* Magn. 139
- *viticola* (Ces.) Sacc. 139, 147
- *vitis* (Lev.) Sacc. 139
- *vitis* Lev. 139, 147, 185
- *zebrina* Pass. 139
- Cercosporaella* Sacc. 55, 112
- *herpotrichoides* Fron. 112
- *incospicua* (Wint.) Koch. 112
- *persicae* Sacc. 112
- *valerianae* Siemaszko 112
- Chytridiales* 19, 20
- Chytridium brassicae* Wor. 20
- Chytridiomycetes*
- Cladosporium* Lk 84, 116
- *carpophilum* Thuem. 118
- *cucumerinum* Ell. et Arth. 116, 121

- *cueumeris* Frank 116
- *fulvum* Cooke 144
- *gossypii* Jacz.
- *griseo-olivaceum* Pidopl. et Deniak 118
- *herbarum* (Pers.) Lk 117, 118, 119
- *linicola* Pidopl. et Deniak
- *maydis* Miy. 22
- *transchellii* var. *semenicola* Pidopl. et Bilai 118
- *viticolum* Ces. 139
- Clasterosporium Schw. 134
- *amygdalearum* Sacc. 134
- *carpopylum* Aderh. 134
- Clathrospora diplospora (Ell. et Ev.) Wehm. 123
- *elynae* Rab. 123
- Clavariaceae 61
- Clavicipitales Nannf. 50
- Clavicipitaceae (Lind.) Earle 50
- Claviceps Tul. 50
- *microcephala* (Wallr.) Tul. 50
- *purpurea* (Fr.) Tul. 50
- Clavariaceae 61
- Coccomyces hiemalis Higg. 197
- Cochliobolus Drechs. 54
- *carbonum* Nees. 131
- *heterostrophus* Drechs. 54, 131
- *miyabeanus* (Ito et Kuribay.) Drechs. 130
- *sativus* (Ito et Kuribay.) Drechs. et Dastur. 54, 127
- Colletotrichum Sacc. 187, 195
- *antramantarium* (Berk. et Br.) Taub. 190
- *brioniae* Maire 189
- *canlicola* Heald. et Wolf. 189
- *corni* (Woronich.) Vassil. 191
- *cucurbitarum* Berk. et Br. 191
- *glossulariae* Jacz. 192
- *gossypii* Southw. 190
- *hibisci* Poll. 191
- *impomoeae* Cam. 191
- *lagenarium* (Pass.) Ell. et Halst. 189
- *lagenarium* (Pass.) Sacc. et Rom. 189
- *lindemuthianum* (Sacc. et Mang.) Br. et Cav. 188, 189, 191, 194, 196
- *lini* Mans. et Boll. 189
- *lini* (Westerd.) Tochin. 189
- *linicola* Petybr. et Laff. 189
- *mali* Woronich. 191
- *oligochaetum* (Sacc.) Cav. 189
- *orbiculare* (Berk. et Mont) Arx 189
- *pisi* Pat. 188
- *phomoides* (Sacc.) Chest. 191
- *tabium* (Hall.) Pethybr. 191
- *truncatum* (Schw.) Andrus et Moore 188
- *valerianae* Kwashm. 192
- *vitis* 200
- *zeae* Lob. 192
- Coniothyrium Cda 220
- *diploidiella* Speg.) Sacc. 220, 221
- *foliorum* Bond. 220
- Corynespora Güss. 141
- *cassicola* (Berk. et Curt.) Well. 142
- *melonis* (Cooke) Lind. 142
- Coryneum beyerinkii Oud. 134
- Cronartium Fr. 75
- *ribicola* Dietr. 75
- Curvularia Boed. 84, 119
- *inaequalis* (Shear.) Boed. 119
- *lunata* (Wakk.) Boed. 119
- *sigmoidea* (Cav.) Hara 140
- *trifolii* (Kauffm.) Boed. 119
- *tuberculata* Sain. 119
- Cylindrocarpon Wr. 84, 183
- *destructans* (Zinss.) Sholten 183, 185
- *heteronema* (Berk. et Br.) Wr. 184
- *mali* (Allesch.) Wr. 184
- — *var. flavus* Wr. 184
- *radicicola* Wr. 183
- Cylindrosporium Ung. 55, 197
- *cydonia* (Mont.) Schoschiaschwili 198
- *fragaria* (Br. et Har.) Vassil. 198
- *hiemalis* Higg. 197
- *juglandis* Wolf. 198
- *lutescens* Higg. 197
- *maculans* (Bereng.) Jacz. 198
- *mespili* Woronich. 198
- *mori* (Lev.) Berl. 198
- *padi* Karst. 197, 198
- *padi* (Lib.) Karst. 198
- *prunophorae* Higg. 197
- *tubeufianum* Allesch. 197
- Cytospora Ehrenb. 217
- *capitata* (Sacc.) et Shulz. 217, 218, 219, 222
- *microspora* (Cda) Rabenh. 219
- *pupica* Sacc. 218
- *rosarum* Grev. 218
- *schulzeri* Sacc. et Syd. 217
- *sydowi* Gutn. 218
- *vitis* Mont. 218

- Cystopus candidus* Pers. 39
 Dematiaceae 85, 113
Dematium pullulans DB. 113
Deuteromycetes 83, 85
Deuterophoma tracheiphilla 203
Diaporthe lupini Harkn. 206
 — *phaseolorum* Sacc. var. *sojae* Wehm. 207
 — *pungens* Nitschke 207
 — *sarmenticola* Sacc. 207
 — *vexans* Sacc. 205
Didimaria perforans (Ell. et Ev.) Dandeno 195
Didymella Sacc. 57
 — *brioniae* (Auersw.) Rehm. 57, 213
 — *applanata* Niesl. 58
 — *melonis* Pass. 57
Didymellina Burt. 140
Diplodia Fr. 222
 — *citrullina* Gross.
 — *malorum* Fuck. 222
 — *maydis* Sacc. 222
 — *zeae* (Schw.) Lev. 222
Diplodina West. 223
 — *destructiva* (Plowr.) Perrak 223
Doratomyces Cda 146
 — *stemonitis* (Pers.: Fr.) Mot. et Sm. 146
 Dothideales 53
Drechslera Ito 84, 127
 — *avenae* (Eidam.) Sharif Ito et Kurib. 129
 — *carbonum* Ulstr. 131
 — *graminea* (Rab.) 128, 130, 141
 — *maydis* (Nisicado) Subram. 54, 131
 — *oryzae* (V. Breda de Haan) Subram. 130
 — *sorokinians* (Sacc.) Subram. 54, 127
 — *teres* (Sacc.) Shoem., Ito 129
 — *turcica* (Pass.) Subram. et Jain. 130, 131, 132
Echinobryum Cda 147
Embellisia Simmons 132
 — *alii* (Campaniel) E. Simmons 132, 134
 — *chlamydospora* (Hoes et al.) E. Simmons 133
 — *helianthi* (Hansf.) Pidopl. 132
 — *hyacinthi* de Hoog, Muller 134
 Entomophthorales 40
Epicoccum Lk 186
 — *neglectum* Desm. 186
 — *purpurascens* Ehrenb. 186
 Erysiphales 46
 Erysiphaceae 46
Erysiphe Lk 46
 — *betae* (Vanha) Weltzien
 — *cichoracearum* DC 49, 93, 94
 — — *f. cucurbitacearum* Pot. 49
 — *communis* (Wallr.) Grev.
 — — *f. betae* Jacz. 48
 — — *f. brassicae* Hamarl 49
 — — *f. fagopyri* Jacz. 49
 — — *f. glycine* Jacz. 49
 — — *f. gossypii* Zaprom. 48
 — — *s. lini* Jacz. 48
 — — *f. medicaginis* Dietr. 49
 — — *f. pisi* Dietr. 49
 — — *f. solani* — *lycopersici* Jacz. 49
 — — *f. trifolii* Rabh. 49
 — *graminis* DC 49, 94, 96, 97
 — — *f. avenae* Em. March. 47
 — — *f. hordei* Em. March. 47
 — — *f. secalis* Em. March. 46
 — — *f. tritici* Em. March. 46
 — *solani* Vanha. 94
 Euascomycetidae 45, 46, 51
 Euoidium 49
Exobasidiopsis caulivora (Kikchn.) Karak 197
 — *viciae* Karak 197
Fabraca fragariae Kleb. 195
Fulvia Ciferri 144
 — *fulva* (Cooke) Ciferri 144, 216
Fumago Pers. 145
 — *vagans* Pers. 145
 Fungi Imperfecti 83
Fusarium Lk: Fr. 25, 84, 147, 148, 183
 — *acuminatum* (Ell. et Ev.) Booth 154
 — *argillaceum* (Fr.) Sacc. 178
 — *arthrosporioides* Booth 153
 — *avenaceum* (Fr.) Sacc. 142, 150, 153—155, 162—168, 174, 177, 180, 187
 — — *var. de tonianum* (Sacc.) Raillo 150
 — *buharicum* (Jacz.) Raillo 164
 — *bulbigenum* Cooke et Massall 168
 — *caudatum* Wr. 152, 160
 — — *var. filiferum* Raillo 154
 — *chlamydosporum* (Wr. et Rg.) Booth 166
 — *citriforme* Jamalainen 166
 — *compactum* (Wr.) Raillo 160
 — *concolor* (Reink.) Booth 152
 — *conglutinans* Wr. 168
 — — *var. betae* Stewart. 172

- culmorum (Sm.) Sacc. 163
- — *var. cereale* (Cke.) 160
- *equiseti* (Corda) Sacc. 152, 153
- — *subsp. ossicolum* (Berk. et Curt.) Raillo 162
- — *var. bullatum* (Sherb.) Wr. 155
- *farina* Schw. 166
- *flocciferum* Corda 157
- *gibbosum* App. et Wr. emend Bilai 152
- — *var. acuminatum* (Ell. et Ev.) Bilai 154
- — *var. ballatum* Sherb. 155
- — *var. bullatum* (Sherb.) Bilai 154
- *graminearum* Schwabe 155, 156 164, 166, 167, 168, 174, 176
- heteronema* Berk. et Br. 184
- *heterosporum* Nees 147
- — *var. negundinis* (Sherb.) Raillo 157
- *javanicum* Koord 176
- — *var. ensiforme* Wr. et Rg. 176
- — *var. radicola* Wr. 177
- *lactis* Pir. et Rib. 174, 175
- *lateritium* Nees 158, 160, 167, 177
- — *f. sp. ciceri* (Padw.) Erw. 158
- — — *var. buxi* Booth 158
- — — *var. longum* Wr. 159
- — — *var. majus* Wr. 158
- — — *var. minus* Wr. 158
- — — *var. mori* Desm. 158
- — — *var. stilboides* (Wr.) Bilai 158
- — — *var. uncinatum* Wr. 158
- *lini* Boll. 172
- *mali* Alesch. 184
- *martii* App. et Wr. 177
- — *var. minus* Sherb. 177
- *phaseoli* Burk 177
- *pisi* Jones 177
- *macroceras* Wr. et Rg. 165
- *merismoides* Cda 182
- *moniliforme* Sheld. 172
- — *var. lacticolor* Raillo 174
- — *var. lactis* (Pir. et Rib.) Bilai 171, 174
- — *var. majus* Wr. et Rg. 172
- — *subsp. majus* (Wr. et Rg.) Raillo 172
- — *var. subglutinans* Wr. et Rg. 174
- *neoceras* Wr. et Rg. 174
- *nivale* (Fr.) ces. 182
- *orobanches* Jacz. 172
- *orthoceras* App. et Wr. 168, 172
- — *var. apii* (Nels. et Cochr.) Wr. et Rg. 172
- — *var. longins* (Sherb.) Wr. 168, 172
- — *var. pisi* Lindford 172
- *ossicolum* (Berk. et Curt.) Sacc. 162
- *oxysporum* Schlecht. emend. Snyder et Hans. 168, 170
- — *var. cepae* (Harz.) Raillo 168
- — *var. orthoceras* (App. et Wr.) Bilai 172
- — *f. spinaceae sub. sec. Pseudo-martiella* Raillo 181
- — *var. redolens* Gord. 181
- — *var. redolens* Booth 181
- *poae* (Pk.) Wr. 166
- *redolens* Wr. 181
- — *var. solani* Sherb. 181
- — *var. spinaceae* Wr. 181
- *reticulatum* Mont. 157
- *sambucinum* Fuck. 107, 160—164, 167, 177, 180
- — *var. cereale* (Cooke) Raillo 160
- — *var. coeruleum* Booth 163
- — *var. minus* Wr. 164
- — *var. ossicolum* (Berk. et Curt.) Bilai 160
- — *var. sublunatum* (Rg.) Bilai 162
- *scirpi* Lamb. et Fautr. 152
- — *var. acuminatum* (Ell. et Ev.) Wr. 153
- — *susp. acuminatum* (Ell. et Ev.) Raillo 155
- — *var. caudatum* Wr. 152, 160
- — *var. filiferum* (Preuss.) Wr. 154
- *semitectum* Berk. et Rav. 152
- *solani* (Mart.) App. et Wr. 12, 177, 180
- — *var. argillaceum* (Fr.) Bilai 178
- — *var. coeruleum* (Lib.) Bilai 180
- — *var. redolense* (Wr.) Bilai 181
- *spinaceae* Sherb. 181
- *sporotrichiella* Bilai 166
- — *var. poae* (Pk.) Wr. emend Bilai 166
- — *var. sporotrichioides* Sherb. *var. minus* Wr. 166, 170
- — *var. sporotrichioides* (Sherb.) Bilai 168

- — var. *tricinctum* (Cda) Bilai 169
- — var. *tricinctum* (Cda) Wr., Booth. 166
- *sporotrichioides* (Sherb.) Bilai 166
- *stilbiodes* (Wr.) Booth 161
- *sublunatum* 161
- *sulfureum* (Schlecht.) Booth 161
- *tabacinum* (Beyama) Gams
- *detonianum* Sacc. 150
- *tricinctum* (Cda) Wr., Booth 166
- *tricinctum* (Cda) Sacc. 166
- *vasinfectum* Atk. 168
- *ventricosum* Booth 178
- *wollenweberii* Rallo 152
- Fusicladium* *carpophilum* (Thuem.) Oud. 118
- *pirinum* (Lib.) Fuck. 54
- Fusisporium* *mori* Mont. 198
- Gaeumannomyces* Riess 53
- *graminis* (Sacc.) V. Arx. et M. Oliv. 53
- Geotrichum* Lk 84, 91
- *candidum* Lk emend J. Carm. 91
- Gibberella* *acuminata* Wr. 154
- *baccata* (Wallr.) Sacc. 158
- — var. *major* Wr.
- — var. *moricola* (De Not.) Wr.
- *fujikuroi* (Saw.) Wr. 174
- — var. *subglutinans* Erwards 174
- *gordonia* Booth 158
- *intricans* Wr. 155
- *pulicaris* (Fr.) Sacc. 160
- — var. *minor* Wr.
- *saubinetii* (Mont.) Sacc. 155
- *stilboides* Gordon : Booth 160
- Gliocladium* Cda 97
- *beticola* Pidopl. 98
- *cholodny* Pidopl. 98
- *roseum* (Lk) Bain. 98, 99
- *salmonicolor* Raillo 98
- *verticilloides* Pidopl. 98
- Gloeosporium* Desm. et Mont. 192, 195
- *ampelinum* (DB.) Jacz. 192, 194, 195
- *ampelophagum* (Pass.) Sacc. 192
- *caulivorum* Kirchn. 196
- *culvatum* Oud. 193
- *cucurbitarum* Berk. 189
- *epicarpium* Thuem. 194
- *graminicolum* Ell. et Ev.
- *lagenarium* (Pass.) Sacc. et Roum 189
- *ribis* (Lib.) Mont. et Desm. 193
- — f. *nigri* Kleb. 193
- — f. *rubri* Kleb. 193
- — f. *grossulariae* Kleb. 193
- *trifolii* Peck. 196
- *trifoliorum* Rotuers. 193
- *perenans* Zeller et Childs. 194
- *piperatum* Ell. et Ev. emend Higg. 194
- *venetum* Speg. 194
- Glomerella* Ces. et de Not 188
- *gossypii* Ed. 191
- Gnomonia* *leptostyla* (Fr.) Ces. et de Not. 195
- Graphium* Cda 145
- *cubanicum* Sczerqin — Parfenenko 146
- *guttuliferum* Pidopl. 146
- *persica* Keadze 146
- *stilboideum* Cda 146
- *ulmi* Schwarz 146
- Griphosphaeria* *nivalis* Mull. et Arx. 183
- Harsia* Costantin 143
- Helicobasidium* *purpureum* (Tul.) Pat 87
- Helminthosporium* Lk et Fr. 12
- *avenae* Eidam 129, 141
- *carbonum* Ulstr 131
- *gramineum* Rabenh. 128
- *echinulatum* Berk. 141
- *helianthi* Hansf. 132
- *hordei* Eidam 129
- *maydis* Nisikado et Miy 131
- *oryzae* Breda de Haan 130
- *papaveris* Sawada
- *sativum* pam. King et Bakke 127
- *sigmoideum* Cav. 140
- *solani* Dur. et Mont. 126
- *teres* Sacc. 129
- *turcicum* Pass. 130
- Hemiascomycetidae* 45
- Helotiales* *hormodendrum* Bon. 51
- Heterobasidiomycetidae* 59
- Heterosporium* Klotzsch. 140
- *avenae* Oud. 140
- *betae* Dows. 141
- *circinale* Klotzsch.
- *dianthi* Sacc. et Roum 142
- *echinulatum* (Berk.) Cooke 141
- *hordei* Bub. 141
- *maydis* Lob. 141

- *phlei* Greg. 141
- *syringae* Kleb. 141
- *variabile* Cke. 141
- Holobasidiomycetes* 59, 61
- Hymenomyces* 61
- Hyphomyces asclepiadiz* Zerova 180
- *ipomoeae* (Hals.) Wr. 177
- *solani* Rke et Berth. 179
- Kabatiella* Bub. 196
- *caulivora* (Kirchn.) Karak. 193, 196, 197
- *lini* (Laff.) Karak. 114
- *nigricans* (Atk. et Edg.) Karak. 196
- Kuskia oryzae* Huds. 95
- Lagenidiales* 23
- Lecytophora* Nannf. 94
- Leptomytales* 23
- Leptosphaeria heterospora* Niessl. 123
- *rostrupii* Lind. 202
- *salvini* Cat. 140
- Leveillula* Arn. 92
- *taurica* Arn. 92
- Loculoascomycetes* 45
- Loculoascomycetidae* 53
- Macrophoma cucurbitacearum* Trav. 213
- *décorticans* Allesch. 213
- *hennebergi* (Kuhn.) Berl. et Vogl. 215
- *sheldoni* Robig
- Macrophomina* (Maubl.) Ashby 87, 221
- *phaseoli* (Maubl.) Ashby 221
- *phaseolina* (Tassi) Goid. 221
- Macrosporium allii* Nolla 122
- *alliorum* Cooke et Mass. 124
- *brassicae* Berk. 121
- *carotae* Ell. et Langl. 123
- *commune* Rabehn. 124
- *cucumerinum* Ell. et Ev. 120
- *dauci* (Kuhn.) Rostr. 123
- *gossypii* Jacz. 121
- *parasiticum* Thuem. '124
- *porri* Ell. 122
- *sarcina* Berk. 124
- *solani* Ell. et Mart. 120
- Margarinomyces* Laxa 94
- Marssonina* Magn. 195
- *juglandis* (Lib.) Mayn. 195
- *mali* (Henn.) Ito 195
- *panattoniana* (Berl.) Magn. 195
- *potentillae* (Desm.) Magn. f. *fragaria* (Lib.) Ohl. 195
- *rosae* (Lib.) Died 195
- *secalis* Oud. 108
- Melampsora* Cast. 73
- *allii* — *populina* Kleb. 74
- *lini* (Pers.) Lev. 73, 151
- — *var. liniperda* Koern. 73
- *liniperda* Koern. Palm. 73
- Melampsoraceae* 73
- Melanconiaceae* 85, 187
- Melanconiales* 187
- Monilia* Pers. 84, 88
- *cinerea* Bon. 89, 198
- — *f. mali* (Worm.) A. Harrison 89
- *follicola* Woronich. 88
- *fructigena* 88, 89
- *laxa* Sacc. 89
- *pistaciae* Zapromet. 88
- Monilinia cinerea* (Schroet.) Honey
- *cydoniae* (Schell.) Whetz.
- *fructigena* (Aderh. et Ruhl.) Honey 89
- Moniliaceae* 85, 88
- Moniliales* 85, 88
- Moniliopsis follicola* (Woronich.) Siem. 88
- Monoblephariales* 19
- Monopodium uredopsis* Delacr. 143
- *verrucosum* Morozzk. 143
- Mucoraceae* 41
- Mucorales* 40, 41
- Mucor* Mich. emend Ehrenb. 41
- *mucedo* Fres. emend. Bref. 41, 146
- *stolonifer* Ehrenb. 42
- *vulgaris* Mich. 42
- Mycochytridiales* 22
- Mycosphaerellaceae* 55
- Mycelia sterilia* 85
- Mycosphaerella* Johans. 55, 110
- *allicina* Auersw. 55
- *brassicicola* (Duby) Catt. 55
- *cannabis* Rche. 208
- *circumvaga* Mig. 57
- *citrullina* (C. O. Sm.) Grossenb. 57
- *fragaria* (Tul.) Sacc. 111
- *linorum* (Wr.) Carsia-Rada 55
- *melonis* (Pass.) Chin. et L. Walk 57
- *phaseolina* (Desm.) Sacc. 137
- *phaseolorum* Simaschko 57
- *pinodes* (Berk. et Blox) Mig. 211
- *tabifica* Prill. et Delacr. 200
- *tassiana* (de N.) Joh. 117
- *vitis* (Rabenh.) Schroet. 57

- Myrothecium* Tode 187
 — *roridum* Tode 187
Nakatea Hara 139
 — *sigmoidea* (Cav.) Subram. 139
Nectria galligena Bres. 185
 — *radicicola* Gerl. et Nils. 184
Nigrospora Zimm. 95
 — *gallarum* (Moll.) Potlajtschuk 95
 — *gossypii* Jacz. 95
 — *maydis* (Garov.) Jechova 95
 — *musae* Mc Len et Jacz. 95
 — *oryzae* (Berk. et Br.) Petch. 95
Oedocephalum Preuss. 91
 — *beticola* Oud. 92
Olpidiaceae 19, 20
Olpidium A. Br. 20
 — *brassicae* (Woron.) Dang. 20
 — *borzii* de Wild. 20
 — *radicicola* de Wild. 20
 — *radicis* de Wild. 20
Oidiopsis Scalia 92
 — *taurica* Salm. 92
Oidium Sacc. 93
 — *fragariae* Harz. 94
 — *dianthi* Jacz. 94
 — *lactis* Fress. 91
 — *lini* Bond. 94
 — *lycopersicum* Cooke et Mass. 94
 — *monilioides* Lk 94
 — *solani* auct. 94
 — *tabaki* Thuem. 94
 — *tuckeri* Berk. 93
Oomyces 23
Oospora Wallr. 90
 — *betae* Delacr. 91
 — *lactis* (Fress.) Sacc. 91
 — *lactis* — *parasitica* Pritch. et Port. 91
 — *pustulans* Owen. et Wak. 90, 91
 — *verticilloides* Sacc. 91
Ophiocladium *hordei* Cav. 96
Ophiobolus Riess. 53
 — *graminis* Sacc. 53
 — *heterotrophus* Drechs. 54
 — *porphyrogonus* (Tode) Sacc. 201
Ophiostoma *ulmi* (Buis.) Nannf. 146
Ovosphaerella *lapathi* Laibach. 96
Ovularia Sacc. 96
 — *brassicae* Bres. et Allesch. 97
 — *cucurbitae* Sacc. 97
 hordei (Cav.) Sprague 96
 — *medicaginis* Br. et Cav. 97
 — *monosporia* (West.) Sacc. 97
 — *oblique* (Cooke) Oud. 96
 — *vitis* Rich. 97
Pellicularia *filamentosa* Sprague 85
Penicillium *roseum* Lk 98
Peridermium *strobi* Kleb. 75
Peronospora Cda 30
 — *aestivalis* Syd. 33
 — *arborescens* (Berk.) dBy. 33
 — *brassicae* Gäum. 32
 — *cubensis* (Berk. et Curt.) 32
 — *destructor* (Berk.) Fr. 31
 — *effusa* (Grov.) Tul. 33
 — *fabae* Jacz. et Serg. 34
 — *farinosa* (Fr.) Fr. 33
 — *lentis* Gaum. 33
 — *lepidii* (Mc Alp.) Wilson
 — *manschurica* (N. Naum.) Syd. 32
 — *pisi* Syd. 33
 — *ruegeriae* Gäum. 34
 — *rumicis* Cda 33
 — *schachtii* Fuck. 33
 — *schleideniana* Cornu 31
 — *tabacina* Adam 30
 — *trifolii-hybridi* Gäum. 34
 — *viciae-sativae* Gäum. 34
Peronosporales 23, 25
Peronosporaceae 23, 30
Peronoplasmodium Berl. 35
 — *cubensis* (Berk. et Curt.) 35
 — *humuli* Miy. et Tak. 35
Pestalotia de Not. 199
 — *adusta* Ellet. Ev. 200
 — *breviseta* Sacc. 200
 — *granati* Hussein. 200
 — *malorum* Elenk. et Ohl. 200
 — *theae* 200
 — *thumenii* Speg. 199
Phaeostagonosporopsis *zeae* Woronich. 222
Phialophora Medlar 84, 94
 — *asteris* (Dows.) Burge et Isaak 95
 — *atra* Beyma 95
 — *cinerescens* (Wr.) van Beyma 94
 — *malorum* (Kidd. et Beaum.) Mc Coloch 95
Phloeosporella *mori* (Lev.) Sacc
 — *moricola* (Pass.) Sacc.
 — *padi* (Lib.) Arx. 197
Phoma Fr. 55, 200
 — *amygdali* Oud. 204
 — *apiicola* Kleb.
 — *betae* Fr. 200
 — *condifolia* Brun. 206
 — *destructiva* Plowr. 223

- *diplodiella* Speg. 220
- *exigua* Desm. 201
- *f. linicola* (Naum. et Vass.) Maas. 201
- *fructicola* Siemaszko 205
- *henebergii* Kuhn. 215
- *jaczewskii* Speschn. 204
- *lingam* (Tode) Desm. 204
- *negeriana* Thuem. 205
- *pomi* Pass. 204
- *punicae* Tassi 204
- *rostrupii* Sacc. 202, 205, 206
- *sanguinolenta* Rostr. 202
- *solani* Halst. 205
- *solanicola* Priel. et Delacr. 202
- *sphaerocarpa* Rostr. 200
- *tracheiphila* Allesh. 203, 204
- *unicova* Berk. et Curt.
- *vinifera* Cooke 206
- *viticola* Sacc. 206
- *vitis* Bon. 204
- Phomopsis* Sacc. 204
- *ambigua* Trav. 207
- *cinerescens* (Sacc.) Trav. 207
- *cordifolia* (Brun.) Died. 206
- *dauci* Arx. 206
- *juglandina* (Sacc.) Hoehn. 207
- *leptostromiformis* (Kuhn.) Bub. 206
- *mori* Woronich. 206
- *osmanthi* Dzhalag. 207
- *ribesia* (Sacc.) Died. 207
- *sarmentella* (Sacc.) Trav. 207
- *sojae* Lehm. 207
- *solani* Grove 206
- *tulasnei* Sacc. 206
- *vexans* (Sacc. et Syd.) Hart. 205
- *viticola* Sacc. 206
- Phyllytaena maculans* Fautr. 206
- Phyllosticta* Pers. 55, 207
- *acetosa* Sacc. 210
- *alliicola* Lob 210
- *avenae* Lob. 209
- *betae* Oudem 200
- *brassicae* West. 210
- *cannabis* Speg. 208, 209, 210
- *caricae* Massal.
- *cucurbitacearum* Sacc. 210
- *cydoniae* (Desm.) Allesch.
- *dianthi* Westl.
- *glycineum* Tehon. et Deniels
- *gossypina* Ell. et Mart. 210
- *helianthi* Ell. et Ev. 208
- *hortormu* Speg. 205
- *humuli* Sacc. et Speg. 208, 209
- *lupulina* Kab. et Bub. 209
- *lycopersici* Peck. 210
- *medicaginis* Sacc. 210
- *nicotianae* Ell. et Ev. 210
- *onobrychidis* Panass 210
- *sojaecola* Massal. 209
- *solani* Ell. et Mart. 210
- *sorghina* Sacc. 210
- *spinaciae* Zimm. 210
- *tabafica* Prill. 200
- *trifoliorum* Barb. 210
- *zeina* Panasenka 210
- Physoderma* Wallr. 22
- *maydis* Miy. 22
- *zeae-maydis* Shav. 22
- Physodermiaceae* 22
- Phytophthoraceae* 23, 28
- Phytophthora* dBy 9, 28
- *cactorum* (Leb. et Cohn.) Schroet. 29
- *capsici* Leonian 29
- *cinnamoni* Rands 29
- *citricola* Saw. 29
- *citrophthora* (Sm. et Sn.) Leonian 29
- *fragaria* Hickman 29
- *infestans* dBy, 9, 28, 139
- *parasitica* Dastur 29
- *phaseoli* Thaxt. 29
- Piricularia* Sacc. 109
- *grisea* (Cooke) Sacc. 110
- *oryzae* Cav. 109
- Plasmodiophorales* 14
- Plasmodiophoraceae* 14
- Plasmodiophoromycetes* 14
- Plasmodiophora* Woron. 14
- *brassicae* Woron. 14, 15
- Plasmopara* Schroet. 9, 36
- *halstedtii* Berl. et Toni 36, 37
- *ribicola* Schroet. 36
- *viticola* Berl. et de Toni 36
- Pleosporaceae* 53
- Pleospora betae* (Berl.) Newod. 200
- *infectoria* Fuck. 123
- Pleosphaerulina sojiicola* Miura 209
- Polymyxa* Led. 18
- *betae* Keskin 18
- Polyspora lini* Laff. 114
- Pseudocercospora* Speg. 147
- *vitis* (Lev.) Speg. 35, 147
- Pseudoodium* 47
- Pseudoperonospora* Rostow. 34
- *cubensis* Rostow. 35
- *humuli* (Miy. et Tak.) E. Wils. 35
- Pseudoplea trifolii* (Rostr.) Petri 125

- Pseudopeziza ribis* Kleb. 193
Pseudostemphilium chlamydosporium Hoes Bruch. et Shaw. 133
— *radicinum* (Meier, Drechs. et Eddy) Subram. 122, 133
Puccinia Pers. 9, 78
— *allii* (DC) Rudolph. 82
— *anomala* Rostr. 80
— *coronata* Cda 80
— *coronifera* Kleb. 80
— *glumarum* Eriks. et Henn. 79
— *graminis* Pers. 78, 81
— *helianthi* Schwein. 81
— *hordei* Otth. 80
— *lolii* Niels 80
— *maydis* Bereng. 81
— *simplex* (Koern.) Eriks. et Heenn. 80
— *sorgi* Schev. 81
— *striiformis* West. 79
Pucciniaceae 76
Pullularia pullulans Berk. 113
Pycnidiales 200
Pyrenomyces 46
Pyrenophora avenae Ito et Kuri-
bay. 130
— *graminea* Ito et Kuribay. 128
— *teres* (Died) Drechs. 129
Pythiaceae 25
Pythium Pringsh. 25
— *aphanidermatum* (Edson) Fitzp.
27
— *aristosporum* Vanterpool 26
— *arrhenomanes* Drechs. 26
— *artotrogus* (Mont.) dBy. 27
— *debarianum* Hess 26
— *hypogynum* M. Midd. 26
— *irregulare* Buis. 27
— *mamilatum* Meurs.
— *monospermum* Pringsh. 27
— *oligandrum* Drechs.
— *paroecandrum* Drechs. 27
— *periplocum* Drechs. 26
— *polymorphon* Sid.
— *pulchrum* Midn. 27
— *tardicrescens* Vanterpool 26
— *ultimum* Trow 27
— *vitis* Serb. 27
Ramularia Ung. 55, 110
— *ampelophaga* Pass. 192
— *betae* Rostr. 110, 111
— *destructans* Zins 183
— *graminicilum* Ell. et Ev.
— *hordei* Mc Alpine 111
— *macrospora* Wr. 183
— *medicaginis* Bond. et Lebed. 111
— *onobrichidis* Allesch. 111
— *rhei* Allesch. 111
— *tulasnei* Sacc. 111
Rhacodiella Peyr. 185
— *vitis* Sterenberg 185
Rhizoctonia DC 85
— *aderholdii* (Ruhl.) Kolosh. 86,
92
— *bataticola* Jacz. 221
— *bataticola* (Taub.) Butl. 221
— *craccorum* (Pers.) DC 87
— *medicaginis* DC 87
— *solani* Kuhn. 85
— *vilaceae* Tul. 87
— *zeae* Voorh. 86
Rhizopus Ehrenb. 41
— *arrihus* Fisch. 42
— *nigricans* Ehrenb. 42
— *nodosus* Namysl. 42
— *oryzae* Went et Pringle 42
— *stolonifer* Bain. 42
Phynchosporium graminicola He-
in. 108
Saprolegniaceae 23
Saprolegniales 23
Sclerospora Schrot. 7
— *graminicola* (Sacc.) Schrot. 37.
— var. *setariae-italicae* Tra-
verso 37
— *graminicola* Schrot. 37
— *macrospora* Sacc. 38
— *maydis* (Racib.) Butl. 38
— *secalina* N. Naum 38
Sclerotiniaceae 51
Sclerotium melophthorum Prill.
et Delacr. 116
Sclerotinia Fuck. 51
— *bulborum* Kleb.
— *bulborum* Wakk.
— *compactum* DC 51
— *libertiana* Fuck. 51
— *minutum* Desm.
— *sclerotiorum* (Lib.) dBy 51
Sclerotium Tode 87, 221
— *bataticola* Taub. 87, 221
— *cepivorum* Berk. 88
— *oryzae* Catt. 140
— *rolfsii* Sacc. 88
Septogloem mori Br. et Cav. 198
Septonema vitis Lev. 147
Septoria Fr. 55, 214
— *amygdali* Woronich. 217
— *appi* (Br. et Cav.) Chest. 214,
217
— *avenae* Frank 216
— *cari* Brezsch. 214
— *carotae* Nagorny 217
— *carvi* Syd. 217

- cucurbitacearum Sacc. 217
- fragariae Desm. 217
- *glumarum* Pass. 215
- graminum Desm. 215, 216
- grossulariae (Lib.) West. 217
- hordei Jacz. 216
- humuli West. 216, 217, 221
- *humulina* Bond. 216
- lycopersici Speg. 216
- *linicola* (Speg.) Garb. 217
- *linicola* (Speg.) Yarassini 57
- *mori* Lev. 198
- *moricola* Pass. 198
- *nodorum* Berk. 215
- onobrichidis Bond. 217
- *padl* Lasch 197
- *padi* (Lib.) Thuem. 197
- panici — miliacei Xybina
- pastinacina Sacc. 214
- pastinaceae Westend. 214
- petroselini Desm. 214, 217
- pisi West. 217
- rhapontici Thuem. 217
- ribis Desm.
- rosae Desm. 217
- rubi West. 217
- tritici Rob. et Desm. 215
- umbelliferum Desm. 214
- Sorosporium Rudolph. 67
- *holci-sorgi* (Riv.) Noecz 68
- pinici-miliacei (Pers.) Tak. 67
- reilianum (Kuhn.) Mc Alp. 68
- — f. *zeae* Gesch. 68
- — f. *sorgi* Gesch. 68
- *sorgi* Lk 67
- Sphaceloma ampelinum* DB. 192
- Sphacelotheca dBy 66
- *cruenta* (Kuhn.) Potter 67
- *panici-miliacei* (Pers.) Bub. 67
- *reiliana* Clint. 66
- *relliana* (Kuhn.) Clint. 68
- *sorgi* (Lk) Clint. 67
- *sorokiniana* Cif. 67
- Sphaeria purpurea Fr. 50
- Sphaeropsidaceae 200
- Sphaeropsidales 85, 200
- Sphaeropsis malorum Peck. 222
- Spodiopodium atrovirens Harx. et Sacc.
- Spongospora Brunch. 16
- subterranea (Wallr.) Lagerh.
- — var. *subterranea* Toms. 16, 17
- solani Brunch. 16
- Sporotrichum malorum* Kidd. et Beaum. 95
- *maydis* Garov. 95
- *poae* Peek. 166
- Stagonospora avenae Sm. et Ramsb. 216
- Stemphilium Wallr. 124
- allii Oud. 125
- botryosum Wallr. 124
- cannabinum (Bachtin et Gutner) M. Chochr. 126
- *radicinum* (M. D. et E.) Neerg. 122
- sarciniforme (Gav.) Wiltsh. 125
- solani Weber 125
- Stigmia Sacc. 134
- *carophila* (Lev.) Ell. 134, 141
- hippophales A. Zukov. sp. nov. 135
- Stilbellaceae 145
- Stysanus stemonitis* (Pers.) Cda 146
- Synchytriaceae 19, 21
- Synchytrium D. B. et Woron. 21
- endobioticum (Schilb.) Perc. 21
- Teliosporomycetidae 59, 60, 62
- Thielaviopsis Went. 84, 114
- *basicola* (Berk. et Br.) Ferr. 115, 144
- — f. *gossypii* Zaprom. 115
- Thyrostroma Hohnel 134
- Thyrostromella Syd. 134
- Tilletia Tul. 68
- *caries* (DC.) Tul. 69, 70, 117
- controversa Kuhn. 69
- foetida (Bauer) Liro
- intermedia (Gassner) Savul. 69, 70
- *levis* Kuhn. 69, 70
- *secalis* (Corda) Kuhn. 69
- *separata* Kze 69
- *tritici* (Bierk.) Wint. 69, 70
- *triticoide* Savul. 69, 70
- Tilletiaceae 61, 69
- Trichometasphaeria turcica Luttr. 130
- Trichocladium 84
- Trichothecium Lk 108
- *griseum* Cooke 110
- *roseum* Lk 108
- Tubercularia Tode 185
- *acinorum* Cav. 185
- *rubi* Rabenh. 185
- *tritici* (Koern.) Liro 71
- Tuberculariaceae 85, 147
- Tuburcinia hordei* Cif. 72
- Typhula Fr. et Karst. 61
- *graminum* Karst. 61
- *incarnata* Jasch.: Fr. 61

- *itiana* Imai 61
- Ucinula necator Buril 193
- Uredinales 73
- Uromyces Lk. 76
 - *betæ* (Pers.) Lev. 76
 - *fabæ* (Pers.) dBy 77
 - *medicaginis* Pass. 77
 - *medicaginia-falcatae* (DC) Wint. 77
 - *pisi* (Pers.) Schroet. 77
 - *striatus* Schroet. 77
 - *trifolii-repentis* (Cast.) Liro 78
- Urocystis Rabenh. 71
 - *cephalæ* Frost. 72
 - *hordei* (Cif.) Pidopl. 72
 - *occulta* (Wallr.) Rabenh. 72
 - *tritici* Koern. 71
- Ustilaginaceae 60, 62
- Ustilagogenales 60, 62
- Ustilago (Pers.) Roussel 62
 - *avena* (Pers.) Jens. 65
 - *cruenta* Kuhn. 67
 - *hordei* (Pers.) Lagerh. 63
 - *kollezi* Will. 65
 - *levis* (Kell. et Sw.) Magn. 65
 - *maydis* (DC) Cda 64
 - *nuda* (Jens.) Rostr.
 - *panici-miliacei* (Pers.) Wint. 67
 - *reiliana* Kuhn. 68
 - *sorgi* Pass. 67
 - *tritici* (Pers.) Jens. 62
 - *vavilovi* Jacz. 66
 - *zeæ* (Beckm.) Ung. 64
- Uredinales 60
- Vakrabeeja sigmoidea* (Cav.) Sub-ram. 140
- *sigmoideum* Cav. 140
- Valsa Nits 217
 - *rasarum* de Not 219
 - *vitis* (Schw.) Fuck. 218
- Vermicularia atramentaria Berk. et Br. 191
- *polytricha* Cooke
- *truncata* Schw.
- Verticillium Nees 104, 105
 - *albo* — *atrum* Rke et Berth. 106
 - *cornicolor* Mschvidobadze 107
 - *dahliae* Kleb. 104, 107
 - *foexii* v. Beyma 107
 - *ibericum* Mschvidovadze 107
 - *lateritium* Berk. 107
 - *lycopersici* Pitchard. et Porte 107
 - *malorum* (Kidd. et Beaum.) Mc Coloch. 95
 - *nigrescens* Pethybr. 107
 - *nubilum* Pethybr. 107
 - *prolificans* Pidopl.
 - *wilworini* (Gueg.) Vestern. et Luijk 95
- Venturia Ces. et de Not. 54
 - *carpophila* E. E. Fisch. 118
 - *cerasi* Aderh.
 - *cucumerinum* Linf.
 - *inaequalis* Wint.
 - *pirina* Aderh. 54, 118, 134, 218
- Venturiaceae
- Whetzelinia (Lib.) dBy 51
- Wetzelinia sclerotiorum (Lib.) dBy 51, 52
- Zygomycetes 40

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ БАКТЕРИЙ

- aberrans (*Xanthomonas campestris* pv. a.) 279
 aceris (*Pseudomonas syringae* pv. a.) 240
 acetii (*Acetobacter*) 226
 acetii (*Acetobacter* a. subsp. II-quefaciens) 226
Acetobacter 225
Acetobacteraceae 225, 226
 acetoethylicus (*Aerobacillus*) 310
 acetoethylicum (*Bacillus*) 310
 acetoethylicum (*Bacillus polymyxa* var. a.) 310
 aeruginum (*Bacterium*) 230
 aerosporus (*Bacillus*) 311
 aeruginosa (*Pseudomonas*) 227, 228, 230, 231
 aeruginosum (*Bacterium*) 230
 aeruginosus (*Bacillus*) 230
 agglomerans (*Enterobacter*) 300
Agrobacterium 225
 agropyri (*Agrobacterium*) 318
 agropyri (*Aplanobacter*) 318
 agropyri (*Bacterium*) 318
 agropyri (*Corynebacterium*) 318
 agropyri (*Empedobacter*) 318
 agropyri (*Phytomonas*) 318
 agropyri (*Pseudobacterium*) 318
 alangii (*Xanthomonas campestris* pv. a.) 279
 albilineans (*Agrobacterium*) 265
 albilineans (*Bacterium*) 265
 albilineans (*Phytomonas*) 265
 albilineans (*Pseudomonas*) 265
 albilineans (*Xanthomonas*) 265
 albilineans (*Xanthomonas* a. var. paspali) 265
 alboprecipitans (*Pseudomonas*) 261
 alfalfae (*Bacterium*) 269
 alfalfae (*Phytomonas*) 269
 alfalfae (*Pseudomonas*) 269
 alfalfae (*Xanthomonas campestris* pv. a.) 269
 alliicola (*Phytomonas*) 228, 234
 allicola (*Pseudomonas*) 228, 229, 234
 amaranthicola (*Xanthomonas campestris* pv. a.) 279
 amorphophalli (*Xanthomonas campestris* pv. a.) 279
 ampelina (*Xanthomonas*) 265, 325
 Ampelopsorae (*Bacterium*) 286
 amygdali (*Pseudomonas*) 261
 amylobacter (*Bacillus*) 314
 amylobacter (*Metallobacter*) 314
 amylovora (*Erwinia*) 239, 289, 291, 292, 293, 295, 299, 325
 amylovora (*Erwinia* a. var. quercina) 303
 amylovora (*Erwinia* a. var. salicis) 304
 amylovorus (*Bacillus*) 290
 amylovorus (*Bacterium*) 290
 amylovorus (*Micrococcus*) 290
 anaerogenes (*Enterobacter pigmentes* a.) 300
 anandensis (*Xanthomonas*) 277
 andropogonis (*Pseudomonas*) 261
 ananas (*Bacillus*) 296
 ananas (*Erwinia*) 292, 293, 295, 296
 ananas (*Pectobacterium*) 296
 ananas (*Erwinia herbicola* var. a.) 296
 antirrhini (*Bacterium*) 240
 antirrhini (*Phytomonas*) 240
 antirrhini (*Pseudomonas*) 240
 antirrhini (*Pseudomonas syringae* pv. a.) 240
 antirrhini (*Xanthomonas*) 240
 apii (*Phytomonas*) 241
 apii (*Pseudomonas*) 241
 apii (*Pseudomonas syringae* pv. a.) 241
 aprivorus (*Bacillus*) 297
 aptata (*Phytomonas*) 241
 aptata (*Pseudomonas*) 241
 aptata (*Pseudomonas syringae* pv. a.) 241
 aptatum (*Bacterium*) 241
 araliavora (*Erwinia*) 296

- araliavorus (Bacillus) 296
 arecae (Xanthomonas campestris pv. a.) 279
 argemones (Xanthomonas campestris pv. a.) 279
 armoraciae (Xanthomonas campestris pv. a.) 279
 aroideae (Bacillus) 297
 aroideae (Bacterium) 298
 aroideae (Erwinia) 298
 aroideae (Pectobacterium) 298
 arracaciae (Xanthomonas campestris pv. a.) 279
 Arthrobacter 316, 319
 asplenii (Phytomonas) 261
 asplenii (Pseudomonas) 261
 asteracearum (Bacillus) 296
 asteracearum (Erwinia) 296
 asterospora (Asteria) 311
 asterosporus (Aerobacillus) 311
 asterosporus (Bacillus) 311
 aterrimus (Bacillus) 313
 aterrimus (Bacillus subtilis var. a.) 313
 atrofaciens (Bacterium) 242
 atrofaciens (Phytomonas) 242
 atrofaciens (Pseudomonas) 242
 atrofaciens (Pseudomonas syringae pv. a.) 241
 atropurpurea (Bacterium coronafaciens var. a.) 243
 atropurpurea (Phytomonas coronafaciens var. a.) 243
 atropurpurea (Pseudomonas syringae pv. a.) 243
 atroseptica (Erwinia carotovora subsp. a.) 290, 297, 298
 aurantiaca (Pseudomonas) 228
 avenae (Bacillus) 244
 avenae (Phytomonas) 244
 avenae (Pseudomonas) 244, 261
 axonopodis (Xanthomonas) 266
 azadirachtae (Xanthomonas campestris pv. a.) 279
 baccaranii (Bacillus) 299
 Bacillaceae 225
 Bacillus 225
 badrii (Xanthomonas campestris pv. b.) 279
 barbareae (Xanthomonas campestris pv. b.) 269
 barkeri (Berridge 1924) Clara 1934, 238
 bauhinae (Xanthomonas campestris pv. b.) 279
 begoniae (Bacterium) 270
 begoniae (Pseudomonas) 270
 begoniae (Phytomonas) 270
 begoniae (Phytomonas flava b.) 270
 begoniae (Xanthomonas campestris pv. b.) 270
 berberidis (Bacterium) 243
 berberidis (Phytomonas) 243
 berberidis (Pseudomonas) 243
 berberidis (Pseudomonas syringae pv. b.) 243
 betae (Bacillus) 297
 betae (Erwinia) 297
 betanigrificans (Bacillus) 310
 betavascularum (Erwinia carotovora subsp. b.) 298
 beticola (Bacillus) 303
 beticola (Bacterium) 266, 303
 beticola (Phytomonas) 266
 beticola (Pseudomonas) 266
 beticola (Xanthomonas) 226, 266
 beticolum (Bacterium) 266
 betivora (Erwinia) 298
 betivorum (Bacterium) 298
 betivorus (Bacillus) 297
 beticola (Xanthomonas campestris pv. b.) 279
 biophyti (Xanthomonas campestris pv. b.) 279
 blepharidis (Xanthomonas campestris pv. b.) 279
 Bradyrhizobium 285
 burgeri (Bacillus) 297
 bussei (Bacillus) 297
 bussei (Erwinia) 297
 butyricum (Clostridium) 314
 butyricum (Bacillus) 314
 butyricum (Corynebacterium b. var. phytopathogenicum) 314, 315
 cacticida (Erwinia) 297
 cacticidus (Bacillus) 297
 cajani (Xanthomonas campestris pv. c.) 279
 campestris (Bacterium) 268
 campestris (Bacillus) 268
 campestris (Phytomonas) 268
 campestris (Pseudomonas) 268
 campestris (Xanthomonas) 265, 268
 campestris (Xanthomonas c. pv. campestris) 233, 268
 cancerogena (Erwinia) 299
 cannabina (Pseudomonas syringae pv. c.) 243
 cannabis (Xanthomonas campestris pv. c.) 279

- carissae (*Xanthomonas campestris* pv. c.) 279
 cornegiana (*Erwinia*) 306
 carotae (*Phytomonas*) 270
 carotae (*Pseudomonas*) 270
 carotae (*Xanthomonas campestris* pv. c.) 270
 carotovora (*Erwinia*) 239, 290, 292, 293, 295, 297, 299
 carotovora (*Erwinia* c. f. sp. parthenii) 299
 carotovora (*Erwinia* c. subsp. carotovora) 233, 234, 297, 298
 carotovora (*Erwinia* c. var. paradisiaca) 299
 carotovora (*Erwinia* c. var. zaeae) 299
 carotovorum (*Bacterium*) 298
 carotovorum (*Pectobacterium*) 298
 carotovorum (*Pectobacterium* c. var. graminarum) 299
 carotovorum (*Bacterium* c. f. sp. parthenii) 299
 carotovorus (*Bacillus*) 297
 caryophylli (*Pseudomonas*) 229, 231, 325
 cassavae (*Xanthomonas campestris* pv. c.) 279
 cassava (*Erwinia*) 300
 cassiae (*Xanthomonas campestris* pv. c.) 280
 cattleyae (*Bacterium*) 262
 cattleyae (*Phytomonas*) 262
 cattleyae (*Pseudomonas*) 262
 celebensis (*Xanthomonas campestris* pv. c.) 280
 centellae (*Xanthomonas campestris* pv. c.) 280
 capacia (*Pseudomonas*) 229, 231, 232, 237, 262
 cepivora (*Aplanobacter*) 297
 cepivora (*Phytomonas*) 298
 cepivorum (*Bacterium*) 298
 capivorus (*Bacillus*) 297
 cerasi (*Bacterium*) 237
 cerasi (*Phytomonas*) 237
 cerasi (*Bacterium*) 277
 cerasi (*Phytomonas* c. var. prunicola) 237
 cerasi (*Pseudomonas* c. var. prunicola) 238
 cerasus (*Bacillus*) 237
 cerasus (*Pseudomonas*) 238
 Cerealia (*Pseudomonas*) 310
 cerealinum (*Bacterium*) 310
 cerealium (*Bacillus*) 310
 chrysanthemi (*Erwinia*) 290, 292, 293, 295
 chrysanthemi (*Erwinia* carotovora var. c.) 299
 chrysanthemi (*Pectobacterium*) 299
 chrysanthemi (*Pectobacterium* carotovorum f. sp. c.) 299
 chrysanthemi (*Pectobacterium* carotovorum var. c.) 299
 chrysanthemi (*Pectobacterium* parthenii var. c.) 299
 ciccaronei (*Pseudomonas syringae* pv. c.) 243
 cichorii (*Bacterium*) 232
 cichorii (*Phytomonas*) 232
 cichorii (*Pseudomonas*) 232
 cissicola (*Aplanobacter*) 262
 cissicola (*Pseudomonas*) 262
 citrarefaciens (*Bacterium*) 237
 citrarefaciens (*Pseudomonas*) 238
 citri (*Bacillus*) 270
 citri (*Bacterium*) 270
 citri (*Phytomonas*) 270
 citri (*Pseudomonas*) 270
 citri (*Xanthomonas campestris* pv. c.) 270
 citrimaculans (*Erwinia*) 300
 citriputeale (*Bacterium*) 237
 citriputeale (*Phytomonas*) 237
 citriputealis (*Pseudomonas*) 238
 Clavibacter 225, 316, 318
 clerdendri (*Xanthomonas campestris* pv. c.) 280
 clitoriae (*Xanthomonas campestris* pv. c.) 280
 Clostridium 225, 314
 convoluuli (*Xanthomonas campestris* pv. c.) 280
 coracanae (*Xanthomonas campestris* pv. c.) 280
 coriandri (*Xanthomonas campestris* pv. c.) 280
 coronafaciens (*Bacterium*) 244
 coronafaciens (*Phytomonas*) 244
 coronafaciens (*Pseudomonas syringae* pv. c.) 244
 coronafaciens (*Pseudomonas* c. var. atropurpurea) 243
 corrugata (*Pseudomonas*) 262
 corylina (*Pseudomonas*) 271
 corylina (*Xanthomonas campestris* pv. c.) 271
 corylina (*Xanthomonas*) 271
 Corynebacterium 225, 316
 croci (*Bacillus*) 297
 croci (*Erwinia*) 298
 cubonianum (*Bacillus*) 251
 cubonianus (*Bacterium*) 251
 cucurbitae (*Bacterium*) 271

- cucurbitae (Phytomonas) 271
 cucurbitae (Pseudomonas) 271
 cucurbitae (Xanthomonas) 271
 cucurbitae (Xanthomonas campestris pv. c.) 271
 Curtobacter 318
 Curtobacterium 225, 321
 cyamopisidii (Xanthomonas campestris pv. c.) 280
 cynodontis (Clavibacter xyli subsp. c.) 225, 316
 cypripedii (Bacillus) 297
 cypripedii (Erwinia) 292, 293, 295, 298, 306
 cytolytica (Erwinia) 298
 dahliae (Bacillus) 297
 dahliae (Erwinia) 298
 delphini (Bacillus) 244
 delphini (Bacterium) 244
 delphinii (Pectobacterium) 298
 delphinii (Phytomonas) 244
 delphinii (Pseudomonas) 244
 delphinii (Pseudomonas syringae pv. d.) 244
 deraceae (Bacillus) 297
 deraceae (Erwinia) 298
 desmodii (Xanthomonas campestris pv. d.) 280
 desmodiigangetici (Xanthomonas campestris pv. d.) 280
 desmodiilaxiflori (Xanthomonas campestris pv. d.) 280
 desmodiitotundifolii (Xanthomonas campestris pv. d.) 280
 destructans (Bacterium) 298
 destructans (Phytomonas) 298
 destructans (Pseudomonas) 298
 dieffenbachiae (Bacterium) 271
 dieffenbachiae (Erwinia) 299
 dieffenbachiae (Phytomonas) 271
 dieffenbachiae (Xanthomonas) 271
 dieffenbachiae (Xanthomonas campestris pv. d.) 271
 diminuta (Pseudomonas) 227
 diptheriae (Corynebacterium) 317
 dissolvens (Erwinia) 306
 durantae (Xanthomonas campestris pv. d.) 280
 dysoxyl (Pseudomonas syringae pv. d.) 245
 edgeworthiae (Bacillus) 299
 edgeworthiae (Erwinia) 299
 endiviae (Phytomonas) 232
 endiviae (Pseudomonas) 232
 Enterobacter 289
 Enterobacteriaceae 225, 289
 eriobotryae (Bacterium) 245
 eriobotryae (Phytomonas) 245
 eriobotryae (Pseudomonas) 245
 eriobotryae (Pseudomonas syringae pv. e.) 245
 erivanense (Bacillus) 299
 erivanense (Bacterium) 299
 erivanensis (Bacillus) 299
 erivanensis (Erwinia) 299
 Erwinia 225, 233, 289, 290, 292, 293, 295, 306
 erythrinae (Xanthomonas campestris pv. e.) 280
 esculenti (Xanthomonas campestris pv. e.) 280
 Esherichia 289
 eucalypti (Xanthomonas campestris pv. e.) 280
 euphorbiae (Xanthomonas campestris pv. e.) 280
 exitiosa (Phytomonas) 278
 exitiosa (Pseudomonas) 278
 exitiosum (Bacterium) 278
 fascicularis (Xanthomonas campestris pv. f.) 280
 fascians (Bacterium) 323
 fascians (Corynebacterium) 323
 fascians (Phytomonas) 323
 fascians (Pseudobacterium) 323
 fascians (Rhodococcus) 323, 324
 fici (Xanthomonas campestris pv. f.) 281
 flaccumfaciens (Bacterium) 321
 flaccumfaciens (Corynebacterium) 323
 flaccumfaciens (Curtobacterium) 321
 flaccumfaciens (Phytomonas) 321
 flaccumfaciens (Pseudomonas) 321
 flaccumfaciens (Corynebacterium f. subsp. betae) 321
 flaccumfaciens (Corynebacterium f. subsp. flaccumfaciens) 321
 flaccumfaciens (Corynebacterium f. subsp. oortii) 322
 flavozonatum (Bacterium) 270
 flavozonatum (Xanthomonas) 270
 fluorescens (Bacillus) 230
 fluorescens (Bacterium) 232
 fluorescens (Pseudomonas) 230, 232, 233
 fluorescens (Bacillus f. liquefaciens) 232
 fluorescens (Liquidomonas) 232
 fluorescens (Pseudomonas f. var. napi) 233
 fluoro-violaceus (Pseudomonas) 233
 formosanum (Bacterium) 232

- p>
fragariae (
- Xanthomonas*
-) 268
-
- Fratureia 227
-
- garcae (
- Pseudomonas syringae*
- pv. g.) 261
-
- gladioli (
- Bacterium*
-) 234
-
- gladioli (
- Phytomonas*
-) 234
-
- gladioli (
- Pseudomonas*
-) 229, 234, 262
-
- gladioli (
- Pseudomonas*
- g. pv. allicola) 234
-
- globigii (
- Bacillus*
-) 313
-
- Gluconobacter 226
-
- glycinea (
- Phytomonas*
-) 246
-
- glycinea (
- Pseudomonas*
-) 246
-
- glycinea (
- Pseudomonas syringae*
- pv. g.) 229, 246
-
- glycines (
- Bacterium*
-) 272
-
- glycines (
- Phytomonas*
-) 272
-
- glycines (
- Pseudomonas*
-) 272
-
- glycines (
- Xanthomonas campestris*
- pv. g.) 272
-
- glycineum (
- Bacterium*
-) 246
-
- graminis (
- Xanthomonas campestris*
- pv. g.) 281
-
- guizotiae (
- Xanthomonas campestris*
- pv. g.) 281
-
- gummisudans (
- Xanthomonas campestris*
- pv. g.) 281
-
- gypsophilae (
- Agrobacterium*
-) 299
-
- hederea (
- Xanthomonas campestris*
- pv. h.) 281
-
- helianthi (
- Bacterium*
-) 248
-
- helianthi (
- Phytomonas*
-) 248
-
- helianthi (
- Pseudomonas*
-) 248
-
- helianthi (
- Bacterium*
- h. var. tuberosi) 248
-
- helianthi (
- Phytomonas*
- h. var. tuberosi) 248
-
- helianthi (
- Pseudomonas syringae*
- pv. h.) 248
-
- heliotropii (
- Xanthomonas campestris*
- pv. h.) 281
-
- herbicola (
- Bacterium*
-) 299, 300
-
- herbicola (
- Erwinia*
-) 292, 293, 300
-
- herbicola (
- Pseudomonas*
-) 300
-
- herbicola (
- Bacterium*
- h. aureum) 300
-
- herbicola (
- Erwinia*
- h. var. ananas) 296
-
- herbicola (
- Erwinia*
- h. var. herbicola) 300
-
- hibisci (
- Bacterium*
-) 237
-
- hibisci (
- Phytomonas*
-) 237
-
- hibisci (
- Pseudomonas*
-) 238
-
- holci (
- Bacterium*
-) 237
-
- holci (
- Phytomonas*
-) 237
-
- holci (
- Pseudomonas*
-) 238
-
- holcicola (
- Bacterium*
-) 273
-
- holcicola (
- Phytomonas*
-) 273
-
- holcicola (
- Pseudomonas*
-) 273
-
- holcicola (
- Xanthomonas*
-) 273
-
- holcicola (
- Xanthomonas campestris*
- pv. h.) 273
-
- hordei (
- Xanthomonas campestris*
- pv. h.) 281
-
- horticola (
- Erwinia*
-) 225, 300
-
- hyacinthi (
- Bacillus*
-) 273, 297
-
- hyacinthi (
- Bacterium*
-) 273
-
- hyacinthi (
- Phytomonas*
-) 273
-
- hyacinthi (
- Pseudomonas*
-) 273
-
- hyacinthi (
- Bacillus*
-) 273, 297
-
- hyacinthi (
- Xanthomonas*
-) 273
-
- hyacinthi (
- Xanthomonas campestris*
- pv. h.) 273, 325
-
- hyacinthi (
- Bacillus*
- h. septicus) 297
-
- hyacinthi (
- Bacterium*
- h. septicus) 298
-
- hyacinthus (
- Erwinia*
- h. septicus) 298
-
- ilicis (
- Arthrobacter*
-) 316
-
- incanae (
- Phytomonas*
-) 273
-
- incanae (
- Xanthomonas*
-) 273
-
- incanae (
- Xanthomonas campestris*
- pv. i.) 273
-
- insidiosa (
- Burcholderiella*
-) 318
-
- insidiosa (
- Erwinia*
-) 318
-
- insidiosa (
- Phytomonas*
-) 318
-
- insidiosum (
- Aplanobacter*
-) 318
-
- insidiosum (
- Bacterium*
-) 318
-
- insidiosum (
- Corynebacterium*
-) 318
-
- insidiosum (
- Mycobacterium*
-) 318
-
- insidiosum (
- Clavibacter michiganense*
- subsp. i.) 316
-
- insidiosum (
- Corynebacterium michiganense*
- subsp. i.) 318
-
- ionidii (
- Xanthomonas campestris*
- pv. i.) 281
-
- iranicum (
- Corynebacterium*
-) 318
-
- iranicum (
- Clavibacter*
-) 316
-
- ixiae (
- Bacillus*
-) 301
-
- ixiae (
- Erwinia*
-) 301
-
- jaggeri (
- Bacterium*
-) 241
-
- jaggeri (
- Phytomonas*
-) 241
-
- jaggeri (
- Pseudomonas*
-) 241
-
- japonica (
- Pseudomonas striafaciens*
- var. j.) 248
-
- japonica (
- Pseudomonas syringae*
- pv. j.) 248
-
- juglandis (
- Bacillus*
-) 274
-
- juglandis (
- Bacterium*
-) 274
-
- juglandis (
- Phytomonas*
-) 274
-
- juglandis (
- Pseudomonas*
-) 274
-
- juglandis (
- Xanthomonas*
-) 274

- juglandis (*Xanthomonas campestris* pv. j.) 274
 khayae (*Xanthomonas campestris* pv. k.) 281
Klebsiella 289
 lachrymans (*Bacillus*) 248
 lachrymans (*Bacterium*) 248
 lachrymans (*Phytomonas*) 248
 lachrymans (*Pseudomonas*) 248
 lachrymans (*Pseudomonas syringae* pv. l.) 229, 248, 249
 lactis (*Chlorobacterium*) 230
 lantanæ (*Xanthomonas campestris* pv. l.) 281
 lapsa (*Phytomonas*) 249
 lapsa (*Pseudomonas*) 249
 lapsa (*Pseudomonas syringae* pv. l.) 249
 lathyri (*Erwinia*) 300
 laureliæ (*Xanthomonas campestris* pv. l.) 281
 lawsoniæ (*Xanthomonas campestris* pv. l.) 281
 leeana (*Xanthomonas campestris* pv. l.) 281
 leguminophila (*Phytomonas vignæ* var. l.) 238
 lespedezæ (*Xanthomonas campestris* pv. l.) 281
 lilii (*Bacillus*) 302
 lilii (*Erwinia*) 302
 liquefaciens (*Acetobacter*) 226
 liquefaciens (*Acetobacter aceti* subsp. l.) 226
 liquifaciens (*Gluconoacetobacter*) 226
 liquefaciens (*Gluconobacter*) 226
 liquefaciens (*Bacillus fluorescens* l.) 232
 lupini (*Pseudomonas*) 225, 235
 maccullochianum (*Bacterium*) 250
 macerans (*Aerobacillus*) 310
 macerans (*Bacillus*) 310
 macerans (*Clostridium*) 310
 macerans (*Zymobacillus*) 310
 macerans (*Bacterium*) 310
 maculicola (*Bacterium*) 250
 maculicola (*Phytomonas*) 250
 maculicola (*Pseudomonas syringae* pv. m.) 250
 maculicolum (*Bacterium*) 250
 maculifolii gardeniæ (*Xanthomonas campestris* pv. m.) 281
 macullochianum (*Bacterium*) 250
 mallei (*Pseudomonas*) 227
 mallotivora (*Erwinia*) 292, 293, 295
 maltophilia (*Pseudomonas*) 227, 230, 265
 malvacearum (*Bacillus*) 274
 malvacearum (*Bacterium*) 274
 malvacearum (*Phytomonas*) 274
 malvacearum (*Pseudomonas*) 274
 malvacearum (*Xanthomonas campestris* pv. m.) 274
 mangiferae (*Bacillus*) 299
 mangiferae (*Bacterium*) 300
 mangiferae-indicæ (*Xanthomonas campestris* pv. m.) 281
 manihotis (*Xanthomonas campestris* pv. m.) 265, 281
 marginalis (*Pseudomonas* m. pv. alfalfæ) 234
 marginalis (*Pseudomonas* m. pv. marginalis) 234
 marginata (*Phytomonas*) 234
 marginata (*Pseudomonas*) 234
 marginatum (*Bacterium*) 234
 martyniicola (*Xanthomonas campestris* pv. m.) 281
 matthiolæ (*Bacterium*) 237
 matthiolæ (*Phytomonas*) 237
 medicaginis (*Bacterium* m. var. phaseolicola) 254
 medicaginis (*Phytomonas* m. var. phaseolicola) 254
 medicaginis (*Pseudomonas* m. var. phaseolicola) 254
 medicaginis (*Xanthomonas* m. var. phaseolicola) 254
 melanogenes (*Bacillus*) 297
 melhusii (*Xanthomonas campestris* pv. m.) 281
 mellea (*Phytomonas*) 251
 mellea (*Pseudomonas syringae* pv. m.) 251
 melleum (*Pseudomonas*) 251
 melonis (*Bacillus*) 297
 melonis (*Erwinia*) 298
 melonis (*Bacterium*) 298
 melonis (*Pectobacterium*) 298
 merremiæ (*Xanthomonas campestris* pv. m.) 281
 mesentericus (*Bacillus*) 313
 michiganense (*Aplanobacter*) 319
 michiganense (*Bacterium*) 319
 michiganense (*Corynebacterium*) 319
 michiganense (*Phytomonas*) 319
 michiganense (*Pseudomonas*) 319
 michiganense (*Clavibacter* m. subsp. insidiosum) 316
 michiganense (*Clavibacter* m. subsp. michiganense) 316

- michiganense (Clavibacter m. subsp. tessellarium) 316
 michiganense (Clavibacter m. subsp. neoraskente) 316
 michiganense (Clavibacter m. subsp. sepedonicum) 316
 michiganense (Corynebacterium m. subsp. insidiosum) 318
 michiganense (Corynebacterium m. subsp. michiganense) 316
 michiganense (Corynebacterium m. subsp. sepedonicum) 320
 michiganense (Mycobacterium flavum subsp. m.) 319
 milletiae (Bacillus) 299
 milletiae (Bacterium) 300
 milletiae (Erwinia) 300
 mongiferae (Erwinia) 300
 mori (Bacillus) 251
 mori (Bacterium) 251
 mori (Phytomonas) 251
 mori (Pseudomonas) 251
 mori (Pseudomonas syringae pv. m.) 251
 mors-prunorum (Agrobacterium) 252
 morsprunorum (Bacterium) 252
 morsprunorum (Phytomonas) 252
 morsprunorum (Pseudomonas) 252
 morsprunorum (Pseudomonas syringae pv. m.) 229, 252
 multivora (Erwinia) 302
 musacearum (Xanthomonas campestris pv. m.) 281
 musae (Bacillus) 236
 musarum (Bacillus) 236
 nakataecorchori (Xanthomonas campestris pv. n.) 282
 natto (Bacillus) 313
 navicula (Amylobacter) 314
 navicula (Bacillus) 314
 navicula (Bacterium) 314
 nicotianae (Bacillus) 236
 nicotianae (Erwinia) 236
 niger (Bacillus) 313
 niger (Bacillus subtilis var. n.) 313
 nigrifluens (Erwinia) 306
 nigromaculans (Xanthomonas campestris pv. n.) 282
 nimipressuralis (Erwinia) 302
 nodoantrum (Bacterium) 307
 oleae (Bacillus) 256
 oleae (Bacterium) 256
 oleae (Bac. o. tuberculosis) 256
 olitoril (Xanthomonas campestris pv. o.) 282
 omnivorum (Bacillus) 297
 oortii (Corynebacterium flaccumfaciens subsp. o.) 322
 oortii (Curtobacterium flaccumfaciens pv. o.) 322
 oryzae (Bacterium) 275
 oryzae (Phytomonas) 275
 oryzae (Pseudomonas) 275
 oryzae (Xanthomonas) 275
 oryzae (Xanthomonas campestris pv. o.) 275
 oryzicola (Xanthomonas) 275
 oryzicola (Xanthomonas campestris pv. o.) 275
 panici (Bacterium) 252
 panici (Phytomonas) 252
 panici (Pseudomonas) 252
 panici (Xanthomonas) 252
 panici (Pseudomonas syringae pv. p.) 252
 panici-miliacei (Bacterium) 252
 panici-miliacei (Pseudomonas) 252
 papavericola (Bacterium) 275
 papavericola (Phytomonas) 275
 papavericola (Xanthomonas) 275
 papavericola (Xanthomonas campestris pv. p.) 275
 papaveris (Bacillus) 297
 papaveris (Bacterium) 298
 papaveris (Erwinia) 298
 papulans (Pseudomonas syringae pv. p.) 253
 paradisiaca (Erwinia) 299
 paraherbicola (Pseudomonas) 300
 parthenii (Erwinia carotovora f. sp. p.) 299
 parthenii (Pectobacterium) 299
 parthenii (Pectobacterium p. var. chrysanthemi) 299
 passiflorae (Phytomonas) 253
 passiflorae (Pseudomonas) 253
 passiflorae (Pseudomonas syringae pv. p.) 253
 passiflorae (Xanthomonas campestris pv. p.) 282
 pastinaceae (Pseudomonas marginalis pv. p.)
 patelii (Xanthomonas campestris pv. p.) 282
 Pectobacterium 225, 307
 pedalii (Xanthomonas campestris pv. p.) 282
 pelargonii (Bacterium) 275
 pelargonii (Phytomonas) 275
 pelargonii (Pseudomonas) 275
 pelargonii (Xanthomonas) 275

- pelargonii (*Xanthomonas campestris* pv. p.) 275
 persicae (*Pseudomonas syringae* pv. p.) 253
 phaseolis (*Bacillus*) 276
 phaseoli (*Bacterium*) 270
 phaseoli (*Phytomonas*) 276
 phaseoli (*Pseudomonas*) 276
 phaseoli (*Xanthomonas*) 276
 phaseoli (*Bacterium* p. var. *sojense*) 272
 phaseoli (*Phytomonas* p. var. *sojense*) 272
 phaseoli (*Xanthomonas campestris* pv. p.) 276
 phaseoli (*Xanthomonas* p. var. *sojense*) 272
 phaseolicola (*Pseudomonas*) 254
 phaseolicola (*Pseudomonas syringae* pv. p.) 229, 254
 phaseolicola (*Bacterium medicaginis* var. p.) 254
 phaseolicola (*Phytomonas medicaginis* var. p.) 254
 phaseolicola (*Pseudomonas medicaginis* var. p.) 254
 phaseolicola (*Xanthomonas medicaginis* var. p.) 254
 phleipratensis (*Xanthomonas campestris* pv. ph.) 282
 phormicola (*Xanthomonas campestris* pv. ph.) 282
 phyllanthi (*Xanthomonas campestris* pv. ph.) 282
 Phylobacterium 285
 physalidicola (*Xanthomonas campestris* pv. ph.) 282
 physalidis (*Xanthomonas campestris* pv. ph.) 282
 phytophthora (*Erwinia*) 298
 phytophthorum (*Bacterium*) 298
 phytophthorum (*Pectobacterium*) 298
 phytophthorus (*Bacillus*) 298
 pisi (*Bacterium*) 255
 pisi (*Pseudomonas*) 255
 pisi (*Phytomonas*) 255
 pisi (*Pseudomonas syringae* pv. p.) 229, 255
 pisi (*Xanthomonas campestris* pv. p.) 282
 plantaginis (*Xanthomonas campestris* pv. p.) 282
 poinsettiae (*Bacterium*) 323
 poinsettiae (*Phytomonas*) 323
 poinsettiae (*Corynebacterium flaccumfaciens* pv. p.) 322, 323
 poinsettiae (*Curtobacterium flaccumfaciens* pv. p.) 322
 poinsetticola (*Xanthomonas campestris* pv. p.) 282
 polycolor (*Pseudomonas*) 230
 polymyxa (*Aerobacillus*) 311
 polymyxa (*Clostridium*) 311
 polymyxa (*Bacillus*) 311
 polymyxa (*Granulobacter*) 311
 populi (*Aplanobacter*) 284
 populi (*Bacillus*) 311, 312
 populi (*Xanthomonas*) 284
 Providencia 289
 prillieuxianus (*Bacillus*) 256
 primulae (*Phytomonas*) 255
 primulae (*Pseudomonas*) 255
 primulae (*Pseudomonas syringae* pv. p.) 255
 pruni (*Bacillus*) 277
 pruni (*Bacterium*) 277
 pruni (*Phytomonas*) 277
 pruni (*Pseudomonas*) 277
 pruni (*Xanthomonas*) 277
 pruni (*Xanthomonas campestris* pv. p.) 239, 277
 prunicola (*Phytomonas*) 237
 prunicola (*Pseudomonas*) 238
 prunicola (*Phytomonas cerasi* var. p.) 237
 prunicola (*Pseudomonas cerasi* var. p.) 238
 Proteus 281
 Pseudomonadaceae 225, 227
 Pseudomonas 225, 227, 229, 229, 230
 pueratae (*Bacterium*) 254
 pueratae (*Phytomonas*) 254
 punctulans (*Bacterium*) 259
 punctulans (*Phytomonas*) 259
 punctulans (*Pseudomonas*) 238, 259
 punicae (*Xanthomonas campestris* pv. p.) 282
 puniceum (*Clostridium*) 315
 pyocyanea (*Pseudomonas*) 230
 pyocyaneum (*Bacterium*) 230
 pyocyaneus (*Bacillus*) 230
 pyocianus (*Micrococcus*) 230
 quercicola (*Erwinia*) 306
 quercina (*Erwinia*) 292, 293, 295, 303
 radiobacter (*Agrobacterium*) 245, 285
 radiobacter (*Agrobacterium* r. pv. *rhizogenes*) 288
 radiobacter (*Agrobacterium* r. var. *rhizogenes*) 288
 radiobacter (*Agrobacterium* r. pv. *tumefaciens*) 286

- radiobacter (*Agrobacterium* r. var. *tumefaciens*) 286
 raphani (*Xanthomonas campestris* pv. r.) 282
 rathayi (*Agrobacterium*) 319
 rathayi (*Aplanobacter*) 319
 rathayi (*Bacterium*) 319
 rathayi (*Clavibacter*) 316
 rathayi (*Corynebacterium*) 319
 rathayi (*Erwinia*) 319
 rathayi (*Pseudobacterium*) 319
 rathayi (*Phytomonas*) 319
 rhapontici (*Erwinia*) 292, 293, 295, 306
 rhenavum (*Flavobacterium*) 300
 Rhizobiaceae 225, 284
 Rhizobium 284
 rhizogenes (*Agrobacterium*) 285, 288
 rhizogenes (*Bacterium*) 288
 rhizogenes (*Phytomonas*) 288
 rhizogenes (*Pseudomonas*) 288
 rhizogenes (*Agrobacterium radio-*
bacter pv. r.) 288
 rhizogenes (*Agrobacterium radio-*
bacter var. r.) 288
 Rhodococcus 225, 318, 323
 rhynchoisiae (*Xanthomonas*
campestris pv. r.) 282
 ribicola (*Pseudomonas syringae* pv.
 r.) 256
 ricini (*Bacterium*) 277
 ricini (*Phytomonas*) 277
 ricini (*Xanthomonas*) 277
 ricini (*Xanthomonas campestris*
 pv. r.) 265, 277
 ricinicola (*Bacterium*) 277
 ricinicola (*Phytomonas*) 277
 ricinicola (*Pseudomonas*) 277
 ricinicola (*Xanthomonas*) 277
 Rickettsia 225
 rimaefaciens (*Pseudomonas*) 238
 rubi (*Agrobacterium*) 285, 288
 rubrifaciens (*Erwinia*) 290, 292
 293, 295, 306
 rubrilineans (*Bacterium*) 263
 rubrilineans (*Phytomonas*) 263
 rubrilineans (*Pseudomonas*) 262
 rubrilineans (*Xanthomonas*) 263
 rubrisubalbicans (*Bacterium*) 263
 rubrisubalbicans (*Phytomonas*) 263
 rubrisubalbicans (*Pseudomonas*)
 263
 rubrisubalbicans (*Xanthomonas*)
 263
 sacchari (*Erwinia*) 306
 saliciperda (*Pseudomonas*) 304
 salicis (*Bacterium*) 304
 salicis (*Erwinia*) 292, 293, 295, 304
 salicis (*Phytomonas*) 304
 salicis (*Pseudobacterium*) 304
 salicis (*Erwinia amylovora* var. s.)
 304
 savastanoi (*Agrobacterium*) 256
 savastanoi (*Bacterium*) 256
 savastanoi (*Phytomonas*) 256
 savastanoi (*Pseudomonas*) 256
 savastanoi (*Pseudomonas syrin-*
gae pv. s.) 230, 256
 scabiegene (*Erwinia*) 306
 schaeykiliensis (*Aerobacillus*) 310
 secalis (*Xanthomonas campestris*
 pv. s.) 282
 sependonica (*Phytomonas*) 320
 sepedonicum (*Aplanobacter*) 320
 sepedonicum (*Bacterium*) 320
 sepedonicum (*Corynebacterium*)
 236, 320
 sepedonicum (*Mycobacterium*) 320
 sepedonicum (*Pseudomonas*) 320
 sepedonicum (*Clavibacter michi-*
ganense subsp. s.) 316
 sepedonicum (*Corynebacterium*
michiganense subsp. s.) 320
 serbinowi (*Bacillus*) 303
 serbinowi (*Erwinia*) 303
 sesami (*Bacillus*) 236
 sesami (*Bacterium*) 257
 sesami (*Phytomonas*) 257
 sesami (*Pseudomonas*) 257
 sesami (*Pseudomonas syringae* pv.
 s.) 257
 sesami (*Xanthomonas campestris*
 pv. s.) 282
 sesamicola (*Bacterium*) 257
 sesamicola (*Phytomonas*) 257
 sesbaniae (*Xanthomonas campe-*
stris pv. s.) 282
 sojae (*Bacterium*) 246
 sojae (*Phytomonas*) 246
 sojae (*Pseudomonas*) 246
 sojense (*Bacterium phaseoli* var.
 s.) 272
 sojense (*Phytomonas phaseoli* var.
 s.) 272
 sojense (*Xanthomonas phaseoli* var.
 s.) 272
 solanacearum (*Bacillus*) 236
 solanacearum (*Bacterium*) 236
 solanacearum (*Phytomonas*) 236
 solanacearum (*Pseudomonas*) 227,
 230, 236, 237
 solanacearum (*Xanthomonas*) 236
 solanisapra (*Erwinia*) 298

- solanisaprum (Bacterium) 298
 solanisaprus (Bacillus) 298
 soli (Bacillus) 310
 spermacoces (Xanthomonas campestris pv. s.) 282
 spongiosa (Phytomonas) 237
 spongiosa (Pseudomonas) 238
 spongiosum (Bacterium) 237
 spongiosus (Bacillus) 237
 stewartii (Erwinia) 289, 292, 293, 295, 305, 325
 stewartii (Pseudomonas) 305
 stizolobii (Aplanobacter) 261
 stizolobii (Pseudomonas) 261
 striafaciens (Bacterium) 257
 striafaciens (Phytomonas) 257
 striafaciens (Pseudomonas) 257
 striafaciens (Pseudomonas syringae pv. s.) 257, 300
 subtilis (Bacillus) 313
 subtilis (Bacillus s. var. niger) 313
 syringae (Bacterium) 237
 syringae (Phytomonas) 237
 syringae (Pseudomonas) 229, 237, 291
 syringae (Pseudomonas s. pv. syringae) 229, 239, 240
 tabaca (Phytomonas) 257
 tabacae (Phytomonas) 257
 tabaci (Pseudomonas) 251, 257
 tabacum (Bacterium) 258
 tabaci (Pseudomonas syringae pv. t.) 229, 257, 258
 tagetis (Pseudomonas syringae pv. t.) 258
 tamarindi (Xanthomonas campestris pv. t.) 283
 taraxani (Xanthomonas campestris pv. t.) 283
 tardicrescens (Xanthomonas campestris pv. t.) 283
 tessellarius (Clavibacter michiganense subsp. t.) 316
 theae (Bacillus) 259
 theae (Pseudomonas syringae pv. t.) 259
 theicola (Xanthomonas campestris pv. t.) 283
 thirumalacharii (Xanthomonas campestris pv. t.) 283
 tomato (Bacterium) 259
 tomato (Phytomonas) 259
 tomato (Pseudomonas) 259
 tomato (Pseudomonas syringae pv. t.) 229, 259
 tonelliana (Pseudomonas) 238
 toxica (Erwinia) 225, 306
 tracheiphila (Erwinia) 292, 293, 295, 305
 tracheiphilum (Bacterium) 305
 tracheiphilus (Bacillus) 305
 tracheiphilus (Bacillus t. f. cucumis) 305
 translucens (Bacterium) 277
 translucens (Phytomonas) 277
 translucens (Pseudomonas) 277
 translucens (Xanthomonas) 278
 translucens (Xanthomonas campestris pv. t.) 277
 tribuli (Xanthomonas campestris pv. t.) 283
 trichodesmae (Xanthomonas campestris pv. t.) 283
 trifolii (Pseudomonas) 300
 trifolii (Xanthomonas) 300
 trifoliorum (Bacterium) 237
 trifoliorum (Phytomonas) 237
 trifoliorum (Pseudomonas) 238
 tritici (Agrobacterium) 320
 tritici (Bacterium) 320
 tritici (Clavibacter) 316
 tritici (Corynebacterium) 320, 325
 tritici (Phytomonas) 320
 tritici (Pseudomonas) 320
 tuberculosis (Bacillus oleae t.) 256
 tuberosi (Phytomonas helianthi var. t.) 248
 tumefaciens (Agrobacterium) 295
 tumefaciens (Bacillus) 286
 tumefaciens (Bacterium) 286
 tumefaciens (Phytomonas) 286
 tumefaciens (Pseudomonas) 286
 tumefaciens (Agrobacterium radiobacter. var. t.) 286
 tumefaciens (Agrobacterium radiobacter pv. t.) 286
 typhi (Bacterium t. flavum) 300
 ulmi (Micrococcus) 304
 ulmi (Pseudomonas syringae pv. u.) 261
 undolosa (Xanthomonas campestris pv. p.) 283
 upsalii (Xanthomonas campestris pv. u.) 283
 uredovora (Erwinia) 292, 293, 295, 306
 utiformica (Bacterium) 237
 utiformica (Phytomonas) 237
 utiformica (Pseudomonas) 238
 uvae (Bacterium) 306
 uvae (Erwinia) 306
 vagans (Bacillus) 310
 valachia (Erwinia) 306

- vasculorum (*Xanthomonas campestris* pv. v.) 283
- vendrelli (*Bacillus*) 230
- vendrelli (*Pseudomonas*) 230
- vernoniae (*Xanthomonas campestris* pv. v.) 283
- vesicatoria (*Phytomonas*) 278
- vesicatoria (*Pseudomonas*) 278
- vesicatoria (*Xanthomonas*) 278
- vesicatoria (*Xanthomonas campestris* pv. v.) 278
- vesicatorium (*Bacterium*) 278
- vesicularis (*Pseudomonas*) 227
- viburni (*Bacterium*) 260
- viburni (*Phytomonas*) 259
- viburni (*Pseudomonas*) 260
- viburni (*Pseudomonas syringae* pv. v.) 259
- vignae (*Bacterium*) 237
- vignae (*Phytomonas*) 237
- vignae (*Pseudomonas*) 238
- vignae (*Phytomonas* v. var. *leguminophila*) 238
- vignaeradiatae (*Xanthomonas campestris* pv. v.) 283
- vignicola (*Xanthomonas campestris* pv. v.) 278
- vignicola (*Xanthomonas*) 278
- viridifaciens (*Bacterium*) 237
- viridifaciens (*Phytomonas*) 238
- viridifaciens (*Pseudomonas*) 238
- viridiflava (*Phytomonas*) 260
- viridiflava (*Pseudomonas*) 230, 260
- viridiflavum (*Bacterium*) 260
- vitians (*Xanthomonas campestris* pv. v.) 283
- viticola (*Xanthomonas campestris* pv. v.) 283
- vitiscarnosae (*Xanthomonas campestris* pv. v.) 283
- vitiswoodrowii (*Xanthomonas campestris* pv. v.) 283
- vitivora (*Erwinia*) 300
- vitivorus (*Bacillus*) 299
- vulgatus (*Bacillus*) 313
- woodsii (*Bacterium*) 263
- woodsii (*Phytomonas*) 263
- woodsii (*Pseudomonas*) 263
- Xanthomonas* 225, 227, 264
- xyli (*Clavibacter* x. subsp. *cynodontis*) 225, 316
- xyli (*Clavibacter* x. subsp. *xyli*) 225, 316, 317
- Yersinia 289
- zantedeschiae (*Xanthomonas campestris* pv. z.) 283
- zinniae (*Xanthomonas campestris* pv. z.) 283
- Zoogloea 227

УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ НАЗВАНИЙ ВИРУСОВ И ВИРОИДОВ

- Бессимптомный вирус гороха (комовирус) 476
- Болгарский латентный вирус винограда (неповирус) 440
- Бромовирусы 452
- Вироид бледности плодов огурца 461
- веретенovidности клубней картофеля 461
 - желтопятнистого вырождения кокосовой пальмы 463
 - — хмеля 463
 - — хризантемы 463
 - кустистости верхушки томата 464
 - солнечных пятенавокадо 463
 - хлоротической крапчатости хризантемы 464
 - экзокортиса цитрусовых 464
- Вироиды 461
- Вирус аспермии томатов (кукумовирус) 449
- аукуба-мозаики картофеля (потексвирус) 427
 - болезни Фиджи сахарного тростника (фидживирус) 383, 384
 - — кушения злаков (фидживирус) 383
 - бороздчатости древесины винограда (кlostеровирус) 405
 - — яблони (кlostеровирус) 405
 - временного пожелтения риса (рабдовирус) 386
 - голубой карликовости аррентерума (фидживирус) 383
 - — овса (группа вируса тонкой штриховатости кукурузы) 400
 - гравированных колец гвоздики (каулимовирус) 378, 380
 - — лилий свиного (группа вируса тонкой штриховатости кукурузы) 400
 - гравировки табака (потивирус) 414
 - датского линейного узора сливы (иларвирус) 453
 - дегенерации нарцисса (потивирус) 413
 - деревянистости пассифлоры (потивирус) 413
 - деформирующей мозаики гороха (группа вируса деформирующей мозаики гороха) 445
 - *Desmodium* (комовирус) 476
 - желтой мозаики дерева какао (тимовирус) 395
 - — — картофеля (геминивирус) 475
 - — — *Kennedya** (тимовирус) 395
 - — — клевера (потексвирус) 424
 - — — маша (геминивирус) 382
 - — — стальнойника (тимовирус) 395
 - — — турнепса (тимовирус) 393, 394, 395
 - — — фасоли (потивирус) 413, 416
 - — карликовости картофеля (рабдовирус) 385, 386
 - — — лука (потивирус) 413, 416
 - — — свеклы (кlostеровирус) 404
 - — — томатов (геминивирус) 382
 - — — ячменя (лютеевирус) 396, 397, 398
 - — — полосатой мозаики ячменя (рабдовирус) 386
 - — — полосатости поррея (потивирус) 413
 - — пятнистости кассии (бромовирус) 475

* Здесь и далее латинские названия растений выделены полужирным шрифтом.

- — — шелковицы (неповирус) 440
- — крапчатости арахиса (тимовирус) 395
- — — канны (рабдовирус) 475
- — — риса (собемовирус) 401
- — — цикория (неповирус) 439
- — — *Desmodium* (тимовирус) 395
- — сетчатости *Lychnis* (гордеивирус) 460
- — — *Sonchus* (рабдовирус) 385
- штриховатой мозаики ячменя (рабдовирус) 475
- желтухи бобовых (лютеовирус) 397
- желтухи клевера (клостеровирус) 405
- — лопуха (клостеровирус) 404
- — свеклы (клостеровирус) 404 405
- — трастощета (тимовирус) 475
- — жилок клевера (потивирус) 413
- — — осота (рабдовирус) 385
- — листьев моркови (клостеровирус) 404
- — — пшеницы (клостеровирус) 405
- западной желтухи свеклы (лютеовирус) 397
- звездчатой мозаики *Petunia* (томбусвирус) 400
- зеленой крапчатой мозаики огурца (тобамовирус) 431, 432
- — крапчатости гороха (комовирус) 476
- золотистой мозаики томатов (геминивирус) 382
- — — фасоли (геминивирус) 382
- индонезийской карликовости сои (лютеовирус) 397
- итальянской кольцевой пятнистости гвоздики (томбусвирус) 399
- карликовости арахиса (кукумовирус) 449, 451
- — панголы (фидживирус) 383
- — пшеницы (геминивирус) 382
- — риса (фитореовирус) 383
- — сливы (иларвирус) 453, 454
- — сои (лютеовирус) 397
- колумбийского дурмана (потивирус) 413
- кольцевой крапчатости сирени (иларвирус) 453
- — — *Desmodium alata* (потивирус) 476
- — пятнистости гвоздики (диантовирус) 434
- — — гортензии (потексвирус) 424, 428, 429
- — — дынного дерева (потивирус) 413
- — — кофейного дерева (рабдовирус) 386
- — — малины (неповирус) 440, 441
- — — табака (неповирус) 439, 440
- — — томатов (неповирус) 440, 441
- — — *Cymbidium* (томбусвирус) 339
- — — *Lychnis* (гордеивирус) 460
- — — *Odontoglossum* (тобамовирус) 431
- короткоузлия винограда (невирус) 440, 441
- крапчатой карликовости баклажана (рабдовирус) 385
- — морщинистости артишока (томбусвирус) 399
- — — баклажана (томбусвирус) 400
- крапчатости андийского картофеля (комовирус) 435, 436
- — арахиса (потивирус) 413
- — белладонны (тимовирус) 395
- — бобов фасоли (комовирус) 435
- — вяза (иларвирус) 453
- — вельветового табака (группа вируса вельветового табака) 446
- — ежи сборной (собемовирус) 401
- — жилок гвоздики (потивирус) 413, 417
- — красного клевера (комовирус) 436, 437
- — листьев щирцы (потивирус) 413
- — моркови (тогавирус) 392
- — норичника (тимовирус) 395
- — паслена горького (тимовирус) 395
- — подорожника (тимовирус) 395
- — фиалки (потексвирус) 425
- красностистости моркови (лютеовирус) 397

- — подземного клевера (лютеовирус) 397
- курчавой карликовости картофеля (рабдовирус) 387
- курчавости листьев верхушки свеклы (геминивирус) 382
- — кабачка (геминивирус) 475
- — табака (геминивирус) 382
- кустистой карликовости томатов (томбусвирус) 399, 400
- линейного узора сливы (американский) (иларвирус) 453
- марокканского перца (собемовирус) 476
- мозаики арбуза I (потивирус) 414, 417
- — 2 (потивирус) 414
- баклажана (тимовирус) 395
- — бамии (тимовирус) 395
- — белены (потивирус) 413
- — белого клевера (потексвирус) 425
- — бородатого ириса (потивирус) 413
- — георгины (каулимовирус) 478, 479
- — глицинии (комовирус) 435
- — голубинного гороха (комовирус) 435
- — гороха, передающийся семенами (потивирус) 413
- — дикого огурца (тимовирус) 395
- — дынного дерева (потексвирус) 425
- — дынной груши (потексвирус) 425
- — жилок вистерии (потивирус) 414
- — кабачка (комовирус) 436
- — кардамона (потивирус) 476
- — коммелины (потивирус) 413
- — конопли (тобамовирус) 431
- — коровьего гороха (комовирус) 435, 436
- — коровьего гороха (Blackeye) (потивирус) 413
- — — — —, передающийся тлями (потивирус) 413
- — костра (бромовирус) 452
- — красного жасмина (тобамовирус) 431
- — крупного проса (потивирус) 413
- — кукурузы (рабдовирус) 386
- — лаконоса (потивирус) 413
- — латука (потивирус) 413
- — лисохвоста (потексвирус) 424
- — люцерны (группа вируса мозаики люцерны) 459
- — маниока (потивирус) 413
- — мирабилиса (каулимовирус) 379
- — молочая (геминивирус) 382
- — нарцисса (потексвирус) 425, 434
- — норичника (каулимовирус) 379
- — нотоскордума (потивирус) 413
- — огурца (кукумовирус) 449
- — озимой пшеницы (группа вируса полосатости риса) 461
- — пастернака (потивирус) 413
- — перепелиного гороха (комовирус) 435
- — пуансеттии (тимовирус) 475
- — подорожника (тобамовирус) 431
- — редиса (комовирус) 436, 438
- — розы (иларвирус) 453
- — сахарного тростника (потивирус) 414
- — свеклы (потивирус) 413, 418, 419
- — сельдерея (потивирус) 413
- — сесбании (комовирус) 476
- — сои (потивирус) 414, 420
- — тамарильо (потивирус) 414
- — томата (тобамовирус) 431
- — тополя (карлавирус) 409, 410
- — турнепса (потивирус) 414
- — фасоли сорта Азуки (потивирус) 413
- — физалиса (тимовирус) 395
- — маревых (собемовирус) 401
- — хмеля (карлавирус) 409
- — цветной капусты (каулимовирус) 378, 379
- — цимбидиума (потексвирус) 424, 429, 430
- — элевзины (рабдовирус) 386
- — яблони (иларвирус) 453, 457
- — — Туларе (иларвирус) 453
- — ятрофы (геминивирус) 475
- — *I. yupochoeris* (тобамовирус) 476
- морщинистой мозаики фасоли (комовирус) 435

- морщинистости земляники (раб- довирус) 386
- — листьев хлопчатника (ге- минивирус) 475
- — сои (геминивирус) 475
- — цитрусовых (иларвирус 453
- нандины домашней (кlostеро- вирус) 476
- некроза жилок сетчатой дыни (карлавирус) 409
- — кофейного дерева (непови- рус) 440
- — овсяницы (кlostеро-вирус) 405
- — табака (некро-вирус) 402, 403
- некротического пожелтения жилок свеклы* (тобамовирус) 432, 433
- некротической желтухи брок- коли (рабдовирус) 385
- — — латука (рабдовирус) 385
- — кольцевой пятнистости *Prun- us* (иларвирус) 453, 458
- — мозаики донника (дианто- вирус) 476
- — — земляного ореха (тимови- рус) 475
- — — красного клевера (диан- товирус) 434
- — пятнистости гвоздики (кло- стеро-вирус) 404
- обыкновенной мозаики мани- ока (потексвирус) 424
- — — фасоли (потивирус) 413, 421, 422
- окаймления жилок земляники (каулимовирус) 379
- окрашивания конских бобов (комовирус) 435
- опунции *Sammon's* (тобамо- вирус) 431
- пестролепестности тюльпана (потивирус) 414, 422, 423
- пестролистности *Citrus* (илар- вирус) 453
- погремковости табака (тобра- вирус) 448
- пожелтения жилок клевера (потивирус) 413
- — — *Clitoria* (тимовирус) 395
- — — полосатости ежи сборной (по- тивирус) 413
- — кукурузы (геминивирус) 381, 382
- — овса (рабдовирус) 386
- — риса (группа вируса по- лосатости риса) 461
- — табака (иларвирус) 453
- прижилковой мозаики крас- ного клевера (карлавирус) 409
- псевдокурчавости томата (ге- минивирус) 475
- пятнистого увядания томатов (группа вируса пятнистого увя- дания томатов) 398
- раневых опухолей клевера (фи- тореовирус) 383
- раннего побурения гороха (тобравирус) 448
- резкой крапчатости *Plantago* (потексвирус) 425
- — мозаики перца (потивирус) 413
- розеточной мозаики персика (неповирус) 440
- розеточности турнепса (собе- мовирус) 401
- русской мозаики озимой пше- ницы (рабдовирус) 386
- северной мозаики злаков (раб- довирус) 386
- скручивания верхушечных ли- стьев паслена (геминивирус) 475
- — листьев гороха (лютеови- рус) 397
- — — картофеля (лютеовирус) 397, 399
- — — *Pelargonium* (томбусви- рус) 400
- — — черешни (неповирус) 439, 443
- слабого пожелтения свеклы (лютеовирус) 397, 398
- слабой крапчатости коровьего гороха (карлавирус) 409
- — — гороха (комовирус) 476
- — — ириса (потивирус) 413
- стерильной карликовости овса (фидживирус) 383
- суровой мозаики ириса (поти- вирус) 413
- — — коровьего гороха (ко- мовирус) 435
- табачной мозаики (тобамови- рус) 431

* В настоящее время этот и не- которые другие вирусы относят к группе фуру-вирусов

- тонкой штриховатости кукурузы (группа вируса тонкой штриховатости кукурузы) 403
- тонколистности моркови (потивирус) 413
- травянистой карликовости риса (группа вируса полосатости риса) 461
- тристещи *Citrus* (кlostеровирус) 405, 406
- хлороза жилок малины (рабдовирус) 386, 389
- хлоротической карликовости кукурузы (группа вируса хлоротической карликовости кукурузы) 392, 393
- — кольцевой пятнистости *Rubus* (иларвирус) 453, 454
- — крапчатости арахиса (пoтексвирус) 476
- — — злаков (рабдовирус) 386
- — — коровьего гороха (бромовирус) 452
- — — сои (каулимовирус) 475
- — — полосатости овса (геминивирус) 475
- — — пятнистости имбиря (собо-мовирус) 476
- — — листьев сирени (кlostеровирус) 405
- — — яблоки (кlostеровирус) 407
- — штриховатости банана (рабдовирус) 475
- — — пшеницы (рабдовирус) 386
- — хойя бланка риса (группа вируса полосатости риса) 461
- хромовой мозаики винограда (неповирус) 440
- черной кольцевой пятнистости картофеля (неповирус) 440, 443
- — — томата (неповирус) 440, 443
- черно-полосатой карликовости риса (фидживирус) 383
- шарки сливы (потивирус) 413
- шероховатой карликовости кукурузы (фидживирус) 383
- шнуровидности черники (собо-мовирус) 401
- — *Datura* (потивирус) 413
- штриховатой мозаики пшеницы (потивирус) 438
- — — хлорис (геминивирус) 382
- — — ячменя (гордеивирус) 460
- штриховатости астрагала (рабдовирус) 475
- — гороха (карлавирус) 409
- — ежи сборной (потивирус) 413
- — *Digitaria* (рабдовирус) 386
- щетковидности верхушки картофеля (тобамовирус) 433
- южной мозаики фасоли (собо-мовирус) 400, 401
- энциций райграсса (фидживирус) 383
- — люцерны (рабдовирус) 386
- эндивия (рабдовирус) 386
- 2 кактуса (карлавирус) 409
- 4 огурца (тобамовирус) 431
- Геминивирусы 381
- Гордеивирусы 460
- Группа вируса деформирующей мозаики гороха 444
- — крапчатости вельветового табака* 446
- — мозаики люцерны 459
- — полосатости риса 461
- — пятнистого увядания томата 389
- — тонкой штриховатости кукурузы 403
- — хлоротической карликовости кукурузы 392
- Диантовирусы 434
- Иларвирусы 453
- Карлавирусы 409
- Каулимовирусы 378
- Кlostеровирусы 409
- Комовирусы 435
- Кукумовирусы 449
- Латентный вирус андийского картофеля (тимовирус) 395, 396
- — весенней красавицы (бромовирус) 476
- — гвоздики (карлавирус) 409
- — дынной груши (карлавирус) 409
- — желтушника (тимовирус) 395
- — жимолости (карлавирус) 409
- — кольцевой пятнистости земляники (неповирус) 444
- — — мирабели (неповирус) 440
- — — *Hibiscus* (неповирус) 440

* В настоящее время вирус отнесен к группе собомовирусов (*Sobemovirus*)

- — клевера инкарнатного (неповирус) 440
- — маниока (геминивирус) 382
- — моркови (рабдовирус) 386
- — петрушки (рабдовирус) 386
- — оливы 1 (неповирус) 476
- — хмеля (карлавирус) 409
- — хрена (каулимовирус) 379
- — шелковицы (карлавирус) 409
- — шпината (иларвирус) 453
- — *Melilotus* (рабдовирус) 386
- — *Nerine* (карлавирус) 409
- Лютеовирусы 396
- Некровирусы 402
- Неповирусы 439
- Полулатентный вирус Роа (гор-деивирус) 460
- Потексвирусы 424
- Потивирусы 413
- Рабдовирусы 384
- Реовирусы 382
- Собемовирусы 400
- Тимовирусы 393
- Тобамовирусы 431
- Тобравирусы 446
- Тогавирусы 392
- Томбусвирусы 393
- Фидживирусы 383
- Фитореовирусы 382

- А-вирус арракачи (неповирус) 439
- — картофеля (потивирус) 414, 424
- — хмеля (иларвирус) 453
- В-вирус хмеля (иларвирус) 453
- — хризантемы (карлавирус) 409
- С-вирус уллокуса (комовирус) 476
- М-вирус картофеля (карлавирус) 409, 411
- С-вирус картофеля (карлавирус) 409, 412
- Т-вирус картофеля (клостеровирус) 408
- U-2 вирус табака (тобамовирус) 431
- Х-вирус кактуса (потексвирус) 424, 429, 430
- — картофеля (потексвирус) 424, 425, 426
- — лилии (потексвирус) 425
- — подорожника (потексвирус) 425
- — *Commelina* (потексвирус) 424
- — *Nerine* (потексвирус) 425
- У-вирус картофеля (потивирус) 413, 414

УКАЗАТЕЛЬ МЕЖДУНАРОДНЫХ НАЗВАНИЙ ВИРУСОВ И ВИРОИДОВ РАСТЕНИЙ

- Alfalfa mosaic virus (Alfalfa mosaic virus group) 459
- Alfalfa mosaic virus group 459
- Amaranthus leaf mottle virus (potyvirus) 413
- Andean potato latent virus (tymovirus) 394, 396
- — mottle virus (comovirus) 435, 436
- Apple chlorotic leaf spot virus (closterovirus) 407
- mosaic virus (ilarvirus) 453, 457
- stem grooving virus (closterovirus) 405
- Arabis mosaic virus (nepovirus) 439, 442
- Arracacha virus A (nepovirus) 439
- Arrhenatherum blue dwarf virus (fijivirus) 383
- Artichoke Italian latent virus (nepovirus) 439
- mottled crinkle virus (tombusvirus) 399
- yellow ringspot virus (nepovirus) 439
- Azuki bean mosaic virus (potyvirus) 413
- Avocado sun blotch viroid 463
- Banana streak virus (rhabdovirus) 475
- Barley stripe mosaic virus (hordeivirus) 460
- yellow dwarf virus (luteovirus) 396, 397
- — striate mosaic virus (rhabdovirus) 475
- Bean common mosaic virus (potyvirus) 413, 421, 422
- enation dwarf virus (geminivirus) 475
- golden mosaic virus (geminivirus) 382
- pod mottle virus (comovirus) 435
- rugose mosaic virus (comovirus) 435
- yellow mosaic virus (potyvirus) 413, 416
- Bearded iris mosaic virus (potyvirus) 413
- Beet curly top virus (geminivirus) 382
- leaf curl virus (rhabdovirus) 386
- mild yellowing virus (luteovirus) 397, 398
- mosaic virus (potyvirus) 413, 418, 419
- necrotic yellow vein mosaic virus (tobamovirus) 432
- western yellows virus (luteovirus) 397
- yellow stunt virus (closterovirus) 404
- yellows virus (closterovirus) 404, 405
- Belladonna mottle virus (tymovirus) 395
- Bermuda grass etches line virus
- maize rayado fino virus group 403
- Bidens mottle virus (potyvirus) 413
- Blackeye cowpea mosaic virus (potyvirus) 313
- Blueberry leaf mottle virus (nepovirus) 439
- red ringspot virus (caulimovirus) 475
- shoestring virus (sobemovirus) 401
- Boussingaultia mosaic virus (potyvirus) 424
- Broad bean mottle virus (bromovirus) 452
- — stain virus (comovirus) 435
- — true mosaic virus (comovirus) 437
- — yellow band virus (tobamovirus) 476

- Broccoli necrotic yellows virus (rhabdovirus) 385
 Brome mosaic virus (bromovirus) 452
 Bromovirus 452
 Burdock yellows virus (closterovirus) 404
 Cacao yellow mosaic virus (tymovirus) 395
 Cactus virus X (potexvirus) 424, 429, 430
 — virus 2 (carlavirus) 409
 Canna yellow mottle virus (rhabdovirus) 476
 Caper latent virus (carlavirus) 476
 Cardamon mosaic virus (potyvirus) 476
 Carlavirus 409
 Carnation etched ring virus (caulimovirus) 378, 380
 — italian ringspot virus (tombusvirus) 399
 — latent virus (carlavirus) 409
 — necrotic fleck virus (closterovirus) 404
 — ringspot virus (dianthovirus) 434, 435
 — vein mottle virus (potyvirus) 413, 417
 Carrot latent virus (rhabdovirus) 386
 — mottle virus (togaviridae) 392
 — red leaf virus (luteovirus) 397
 — thin leaf virus (potyvirus) 413
 — yellow leaf virus (closterovirus) 404
 Cassava common mosaic virus (potexvirus) 424
 — green mottle virus (nepovirus) 476
 — latent virus (geminivirus) 382
 Cassia yellow blotch virus (bromovirus) 476
 Cauliflower mosaic virus (caulimovirus) 378, 379
 Caulimovirus 378
 Celery mosaic virus (potyvirus) 413
 Cereal chlorotic mottle virus (rhabdovirus) 386
 — striate virus (rhabdovirus) 386
 — tillering disease virus (fijivirus) 383
 Cherry leaf roll virus (nepovirus) 439, 443
 — rugose mosaic virus (ilarvirus) 453
 Chicory yellow mottle virus (nepovirus) 439
 Chloris striate mosaic virus (geminivirus) 382
 Chrysanthemum virus B (carlavirus) 409
 Chrysanthemum chlorotic mottle viroid 464
 Chrysanthemum frutescens virus (rhabdovirus) 386
 Chrysanthemum stunt viroid 463
 Citrus exocortis viroid 464
 Citrus leaf rugose virus (ilarvirus) 453
 — tristeza virus (closterovirus) 405, 406
 — variegation virus (ilarvirus) 453
 Clitoria yellow vein virus (tymovirus) 395
 Closterovirus 404
 Clover yellow mosaic virus (potexvirus) 424
 — yellow vein virus (potyvirus) 413
 — yellows virus (closterovirus) 405
 Cockfoot mottle virus (sobemovirus) 401
 — streak virus (potyvirus) 413
 Cocoa necrosis virus (nepovirus) 440
 Coconut cadang-cadang viroid 463
 Coffee ringspot virus (rhabdovirus) 386
 Colocasia bobone disease virus (rhabdovirus) 386
 Colombian datura virus (potyvirus) 413
 Commelina mosaic virus (potyvirus) 413
 — virus X (potexvirus) 424
 Comovirus 435
 Cotton leaf crumpled disease virus (geminivirus) 475
 Cow parsnip mosaic virus (rhabdovirus) 386
 Cowpea aphid-borne mosaic (potyvirus) 413
 — chlorotic mottle virus (brumovirus) 452
 — mild mottle virus (carlavirus) 409
 — mosaic virus (comovirus) 435, 436
 — severe mosaic virus (comovirus) 435
 Crimson clover latent virus (nepovirus) 440

- Cucumber green mottle mosaic virus (tobamovirus) 431, 432
 — mosaic virus (cucumovirus) 449
 — pale fruit viroid 461
 — virus 4 (tobamovirus) 431
 Cucumovirus 449
 Cymbidium mosaic virus (potexvirus) 424, 429
 — ringspot virus (tombusvirus) 399
 Cynara virus (rhabdovirus) 386
 Cynodon chlorotic streak virus (rhabdovirus) 475
 Dahlia mosaic virus (caulimovirus) 378, 380
 Dasheen mosaic virus (potyvirus) 413
 Datura shoestring virus (potyvirus) 413
 Desmodium yellow mottle virus (tymovirus) 395
 — virus (comovirus) 476
 Dianthovirus 434
 Digitaria striate virus (rhabdovirus) 386
 Dioscorea alata ring mottle virus (potyvirus) 476
 Dulcamara mottle virus (tymovirus) 395
 Eggplant mosaic virus (tymovirus) 395
 — mottled crinkle virus (tombusvirus) 400
 — — dwarf virus (rhabdovirus) 385
 Elderberry virus (carlavirus) 409
 Elm mottle virus (ilarvirus) 453
 Endive rhabdovirus (rhabdovirus) 386
 Erysimum latent virus (tymovirus) 395
 Euphorbia mosaic virus (geminivirus) 382
 Festuca necrosis virus (closterovirus) 405
 Figwort mosaic virus (caulimovirus) 379
 Fiji disease virus (fijivirus) 383, 384
 Fijivirus 383
 Finger millet mosaic virus (rhabdovirus) 386
 Foxtail mosaic virus (potexvirus) 424
 Frangipant mosaic virus (tobamovirus) 431
 Geminivirus 381
 Ginger chlorotic fleck virus (sobemovirus) 476
 Glycine mosaic virus (comovirus) 435
 Gomphrena virus (rhabdovirus) 386
 Grapevine Bulgarian latent virus (nepovirus) 440
 — chrome mosaic virus (nepovirus) 440
 — fanleaf virus (nepovirus) 440, 441
 — stem-pitting associated virus (closterovirus) 405
 Groundnut chlorotic mottle virus (potexvirus) 476
 Guinea grass mosaic virus (potyvirus) 413
 Helenium virus S (carlavirus) 409
 Henbane mosaic virus (potyvirus) 413
 Hibiscus latent ringspot virus (nepovirus) 440
 Hippeastrum mosaic virus (potyvirus) 413, 417
 Hop virus A (ilarvirus) 453
 — virus B (ilarvirus) 453
 — latent virus (carlavirus) 409
 — mosaic virus (carlavirus) 409
 — stunt viroid 463
 Hordeivirus 460
 Horsegram yellow mosaic virus (geminivirus) 475
 Horseradish latent virus (caulimovirus) 379
 Hydrangea ringspot virus (potexvirus) 424, 428, 429
 Hypochoeris mosaic virus (tobamovirus) 476
 Indonesian soybean dwarf virus (luteovirus) 397
 Iris mild mosaic virus (potyvirus) 413
 — severe mosaic virus (potyvirus) 413
 Jatropha mosaic virus (geminivirus) 475
 Kennedia yellow mosaic virus (tymovirus) 395
 Leek yellow stripe virus (potyvirus) 413
 Legume yellows virus (luteovirus) 397
 Lettuce mosaic virus (potyvirus) 413
 — necrotic yellows virus (rhabdovirus) 385
 Lilac chlorotic leafspot virus (closterovirus) 405

- mottle virus (carlavirus) 409
- ring mottle virus (ilarvirus) 453
- Lily** symptomless virus (carlavirus) 409
- virus X (potexvirus) 424
- Lolium** enation virus (fijivirus) 383
- Lonicera** latent virus (carlavirus) 409
- Lotus** streak virus (rhabdovirus) 475
- Lucerne** Australian latent virus (nepovirus) 440
- enation virus (rhabdovirus) 386
- **Lychnis** ringspot virus (hordevirus) 460
- Maize** chlorotic dwarf virus (Maize chlorotic dwarf virus group) 392 393
- — — group 392
- dwarf mosaic virus (potyvirus) 414
- mosaic virus (rhabdovirus) 386
- rayado fino virus maize rayado fino virus group 403
- — — group 403
- rough dwarf virus (fijivirus) 383
- streak virus (geminivirus) 382
- stripe virus rice stripe virus group 461
- yellows virus (luteovirus) 397
- Marrocan** papper virus (sobemovirus) 476
- Mellilotus** latent virus (rhabdovirus) 386
- Mirabilis** mosaic virus (caulimovirus) 379
- Mulberry** latent virus (carlavirus) 409
- ringspot virus (nepovirus) 440
- Mungbean** yellow mosaic virus (geminivirus) 382
- Muskmelon** vein necrosis virus (carlavirus) 409
- Myrobalan** latent ringspot virus (nepovirus) 440
- Nandina domestica** virus (closterovirus) 476
- Narcissus** degeneration virus (potyvirus) 413
- latent virus (carlavirus) 409
- mosaic virus (potexvirus) 425
- Necrovirus** 402
- Nepovirus** 439
- Nerine** latent virus (carlavirus) 409
- virus X (potexvirus) 425
- North American** plum line pattern virus (ilarvirus) 453
- Northern cereal** mosaic virus (rhabdovirus) 386
- Nothoscordum** mosaic virus (potyvirus) 413
- Oat** blue dwarf virus maize rayado fino virus group 403
- chlorotic stripe virus (geminivirus) 475
- sterile dwarf virus (fijivirus) 383
- striate virus (rhabdovirus) 386
- Odontoglossum** ringspot virus (tobamovirus) 431
- Okra** mosaic virus (tymovirus) 395
- Olive** latent virus 1 (nepovirus) 476
- Onion** yellow dwarf virus (potyvirus) 413, 416
- Ononis** yellow mosaic virus (tymovirus) 395
- Pangola** stunt virus (fijivirus) 383
- Papaya** mosaic virus (potexvirus) 413
- ringspot virus (potyvirus) 413
- Parsley** latent virus (rhabdovirus) 386
- Parsnip** mosaic virus (potyvirus) 413
- Paspalum** striate mosaic virus (geminivirus) 382
- Passiflora** latent virus (carlavirus) 409
- Passionfruit** yellow virus (tymovirus) 475
- woodiness virus (potyvirus) 413
- Pea** early-browning virus (tobravirus) 448
- enation mosaic virus pea enation mosaic virus group 445
- — — group 444
- leaf roll virus (luteovirus) 397
- mild mosaic virus (comovirus) 476
- mosaic virus (potyvirus) 413
- green mottle virus (comovirus) 476
- seed-borne mosaic virus (potyvirus) 413
- streak virus (carlavirus) 409
- symptomless virus (comovirus) 476
- Peach** rosette mosaic virus (nepovirus) 440
- Peanut** chlorotic ring mottle virus (potyvirus) 476
- mild mottle virus (potyvirus) 476

- mottle virus (potyvirus) 413
- stunt virus (comovirus) 449, 451
- stripe virus (potyvirus) 476
- yellow mottle virus (tymovirus) 395
- Pelargonium** leaf curl virus (tombusvirus) 400
- vein clearing virus (rhabdovirus) 386
- Pepino** latent virus (carlavirus) 409
- mosaic virus (potexvirus) 425
- Pepper** mottle virus (potyvirus) 413
- severe mosaic virus (potyvirus) 413
- veinal mottle virus (potyvirus) 413
- Petunia** asteroid mosaic virus (tombusvirus) 400
- Physalis** mosaic virus (tymovirus) 395
- Phytoreovirus** 382
- Pisum** virus (rhabdovirus) 386
- Pittosporum** vein yellowing virus (rhabdovirus) 386
- Plantago** mottle virus (tymovirus) 395
- severe mottle virus (potexvirus) 425
- virus X (potexvirus) 425
- Plum** (American) line pattern virus (ilarvirus) 454
- pox virus (potyvirus) 413, 423
- Poa** semilatifolius virus (hordeivirus) 460
- Poinsettia** mosaic virus (tymovirus) 475
- Pokeweed** mosaic virus (potyvirus) 413
- Poplar** mosaic virus (carlavirus) 409, 410
- Potato** virus A (potyvirus) 414, 424
- aucuba mosaic virus (potexvirus) 427
- black ringspot virus (nepovirus) 440, 443
- leaf roll virus (luteovirus) 397, 399
- virus M (carlavirus) 409, 411
- mop top virus (tobamovirus) 433
- spindle tuber viroid 462
- virus S (carlavirus) 409, 412
- virus T (closterovirus) 408
- virus X (potexvirus) 424, 425, 426
- virus Y (potyvirus) 414
- yellow dwarf virus (rhabdovirus) 385, 386
- — mosaic virus (geminivirus) 475
- Potexvirus** 424
- Potyvirus** 423
- Prune** dwarf virus (ilarvirus) 453, 454
- Prunus** necrotic ringspot virus (ilarvirus) 453, 458
- Qual** pea mosaic virus (comovirus) 435
- Radish** mosaic virus (comovirus) 436, 438
- Raphanus** virus (rhabdovirus) 386
- Raspberry** ringspot virus (nepovirus) 440, 441
- vein chlorosis virus (rhabdovirus) 386, 389
- Red clover** mottle virus (comovirus) 436, 437
- necrotic mosaic virus (dianthovirus) 434
- — vein mosaic virus (carlavirus) 409
- Ribgrass** mosaic virus (tobamovirus) 431
- Rice** black streaked dwarf virus (ijivirus) 383
- dwarf virus (phytoreovirus) 383
- grassy stunt virus rice stripe virus group 461
- hoja blanca virus rice stripe virus group 461
- stripe virus rice stripe virus group 461
- — — group
- transitory yellowing virus (rhabdovirus) 386
- yellow mottle virus (sobemovirus) 401
- Russian** winter wheat mosaic virus (rhabdovirus) 386
- Sammon's** opuntia virus (tobamovirus) 431
- Scrophularia** mottle virus (tymovirus) 395
- Sesbania** mosaic virus (comovirus) 476
- Shallot** latent virus (carlavirus) 409
- Sobemovirus** 400
- Solanum** apical leaf curl virus (geminivirus) 475
- yellows virus (luteovirus) 397
- Sonchus** virus (rhabdovirus) 385
- yellow net virus (rhabdovirus) 385
- Sorghum** stunt mosaic virus (rhabdovirus) 386

- Southern bean mosaic virus (sobemovirus) 400, 401
- Sowbane mosaic virus (sobemovirus) 401
- Sowthistle yellow vein virus (rhabdovirus) 385
- Soybean chlorotic mottle virus (caulimovirus) 475
- crinkle virus (geminivirus) 475
- dwarf virus (luteovirus) 397
- mosaic virus (potyvirus) 414, 420
- Spinach latent virus (ilarvirus) 453
- Spring beauty latent virus (bromovirus) 476
- Squash leaf curl virus (geminivirus) 475
- mosaic virus (comovirus) 436
- Strawberry crinkle virus (rhabdovirus) 386
- latent ringspot virus (nepovirus) 444
- vein banding virus (caulimovirus) 379
- Subterranean clover red leaf virus (luteovirus) 397
- Sugar beet yellows virus (closterovirus) 404, 405
- Sugarcane mosaic virus (potyvirus) 414
- Sunhemp mosaic virus (tobamovirus) 431
- Sweet clover necrotic mosaic virus (dianthovirus) 436
- potato caulimo-like virus (caulimovirus) 475
- Tamarillo mosaic virus (potyvirus) 414
- Tobacco etch virus (potyvirus) 414
- leafcurl virus (geminivirus) 382
- mosaic virus (tobamovirus) 431, 432
- necrosis virus (necrovirus) 402, 403
- necrotic dwarf virus (luteovirus) 397
- rattle virus (tobravirus) 448
- ringspot virus (nepovirus) 439, 440
- streak virus (ilarvirus) 453
- yellow dwarf virus (geminivirus) 382
- Tobamovirus 431
- Tobravirus 446
- Togaviridae 392
- Tomato aspermy virus (cucumovirus) 449
- black ring virus (nepovirus) 440, 443
- bushy stunt virus (tombusvirus) 339, 400
- golden mosaic virus (geminivirus) 382
- leaf curl virus (geminivirus) 382
- mosaic virus (tobamovirus) 431
- pseudo-curl virus (geminivirus) 475
- ringspot virus (nepovirus) 440, 441
- spotted wilt virus tomato spotted wilt virus group 389
- — — group 389
- yellow dwarf virus (geminivirus) 382
- — leafcurl virus (geminivirus) 382
- — mosaic virus (geminivirus) 382
- Tombusvirus 383
- Tulare apple mosaic virus (ilarvirus) 453
- Turnip yellow mosaic virus (tymovirus) 394, 395
- yellows virus (luteovirus) 397
- Tymovirus 393
- Ullucus virus C (comovirus) 476
- Velvet tobacco mottle virus Velvet tobacco mottle virus group 446
- — — group 446
- Viola mottle virus (potexvirus) 425
- Voandzeia necrotic mosaic virus (tymovirus) 475
- Watermelon mosaic virus 1 (potyvirus) 414, 417
- — — 2 potyvirus 414
- Wheat (American) striate mosaic virus (rhabdovirus) 385
- chlorotic streak virus (rhabdovirus) 386
- dwarf virus (geminivirus) 382
- striate mosaic virus (rhabdovirus) 385
- yellow leaf virus (closterovirus) 405
- White clover mosaic virus (potexvirus) 425
- Wild cucumber mosaic virus (tymovirus) 395
- Wisteria wein mosaic virus (potyvirus) 414
- Wound tumor virus (phytoreovirus) 383

УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ И ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ

- Абрикос обыкновенный (*Armeni-
asa vulgaris*), 89, 107, 118, 134,
176, 185, 252, 277, 373, 408,
423, 456
- Авокадо американское (*Persea
americana*) 463
- Агератум (*Ageratum* sp.) 381
- Айва продолговатая (*Cydonia ob-
longa*) 118, 198, 205, 218, 408
- Аконит (*Aconitum* sp.) 245, 327
- Алыча, слива разлогая (*Prunus
divaricata*) 286, 423
- Анакардиум западный (*Anacardi-
um occidentale*) 281
- Ананас крупнохохолковый (*Ana-
pas comosus*) 296, 371
- Апельсин кислый (*Citrus auran-
tium*) 407
- сладкий (*C. sinensis*) 407
- Арбуз обыкновенный (*Citrullus
vulgaris*) 26, 35, 189, 206, 213,
217, 249, 417
- Аргемона (*Argemone* sp.) 279
- Арракча (*Argemone xanthoriza*)
279, 439
- Арахис подземный (*Arachis hy-
pogaea*) 87, 213, 391, 449, 451,
476
- Артишок посевной (*Cynara scol-
ymus*) 34, 439
- Африканская масличная пальма
(*Elaeis guineensis*) 463
- Африканское просо, пеннлизатум
сизый (*Pennisetum glaucum*)
393
- Баклажан синий (*Solanum melon-
gena*) 104, 191, 192, 201, 205,
236, 237, 241, 258, 331, 391,
459
- Бальзамин садовый (*Impatiens bal-
samina*) 236
- Бамбук обыкновенный (*Bambusa
vulgaris*) 283
- Банан (*Musa* sp.) 236, 475
- Барбарис (*Berberis* sp.) 243
- Барвинок травянистый (*Vinca her-
bacea*) 343, 370, 372
- Бархатцы прямостоячие (*Tagetes
erecta*) 259
- Батат (*Ipomoea batatas*) 110, 192,
213, 475
- Баугиния (*Bauhinia* sp.) 270
- Бегония (*Begonia* sp.) 270
- Беламканда (*Belamcanda* sp.) 283
- Береза (*Betula* sp.) 286
- Биофитум чувствительный (*Biop-
hytum sensitivum*) 279
- Блефарис (*Blepharis* sp.) 279
- Бобы конские (*Vicia faba*) 34,
101, 213, 235, 241, 248, 286,
401, 416, 418, 435, 436, 437,
445, 451, 476
- Бодяк полевой (*Cirsium arvense*)
327
- Боярышник (*Crataegus* sp.) 198,
218
- Брюква (*Brassica napus* v. *rapi-
fera*) 49, 269
- Бук (*Fagus* sp.) 301, 303
- Бусеник обыкновенный (*Coix lac-
ryma*) 283
- Валериана лекарственная (*Vale-
riana officinalis*) 110, 112, 192
- Василек (*Centaurea* sp.) 327
- Вербена (*Verbena* sp.) 380
- Вероника (*Veronica* sp.) 283, 398
- Вигна (*Vigna* sp.) 255, 258, 260,
283, 322, 401, 403, 421, 422
- Вика посевная (*Vicia sativa*) 25,
26, 27, 34, 102, 176, 197,
210, 243
- Виноград виноносный (*Vitis vi-
nifera*) 27, 57, 87, 93, 124, 139,
147, 173, 176, 185, 192, 200, 204,
206, 217, 220, 223, 283, 286,
308, 400, 401, 440, 449, 454
- Вишня антипка (*Prunus mahaleb*)
458

- обыкновенная (*P. cerasus*) 286
 Вьюнок полевой (*Convolvulus arvensis*) 280, 331, 360, 473
 Вяз (*Ulmus* sp.) 357, 453
 Гвизотия абиссинская (*Quisotia abyssinica*) 281
 Гвоздика бородатая (*Dianthus barbatus*) 380, 409
 — садовая (*D. caryophyllus*) 94, 123, 141, 163, 231, 263, 380, 409, 417, 434
 Гевея (*Hevea* sp.) 177
 Гелиотроп (*Heliotropium* sp.) 281,
 Георгина (*Dahlia* sp.) 380, 381
 Гербера (*Gerbera* sp.) 233, 234, 391
 Гиацинт (*Hyacinthus* sp.) 134, 233, 273, 302
 Гибелия лисохвостая (*Goebelia alopecuroides*) 360
 Гипохерис, пазник (*Hypchoeris* sp.) 476
 Гиппеаструм (*Hippeastrum* sp.) 417
 Гладиолус (*Gladiolus* sp.) 141, 234, 281, 302, 335, 370, 416, 449
 Глициния (*Wisteria* sp.) 435
 Голубика (*Vaccinium uliginosum*) 475
 Гомфрена головчатая (*Gomphrena globosa*) 396, 400, 411, 418, 421, 427, 428
 Горох посевной (*Pisum sativum*) 25, 26, 27, 33, 49, 77, 101, 102, 125, 144, 176, 181, 187, 188, 210, 217, 234, 235, 255, 258, 278, 279, 280, 282, 363, 391, 396, 411, 416, 418, 445, 446, 448, 449, 459, 476
 Горошек (*Vicia* sp.) 255
 Гортензия крупнолистная (*Hydrangea macrophylla*) 327, 428, 429
 Горчица белая (*Sinapis alba*) 398
 — полевая (*S. arvensis*) 39, 421
 — черная (*Brassica nigra*) 386
 Граб (*Carpinus* sp.) 314
 Гранат обыкновенный (*Punica granatum*) 282
 Грейпфрут (*Citrus paradisi*) 407
 Гречиха (*Fagopyrum* sp.) 49, 201, 473
 Груша (*Pyrus* sp.) 54, 89, 118, 185, 207, 219, 240, 248, 286, 291, 357, 408
 Гуар (*Cyamopsis* sp.) 280, 453, 455
 Дельфиниум (*Delphinium* sp.) 232, 244, 245
 Джут (*Corchorus olitorius*) 115, 176, 280, 282
 Дикий картофель (*Solanum* sp.) 418
 Диффенбахия расписная (*Dieffenbachia picta*) 271
 Долихос (*Dolichos* sp.) 420, 475
 Донник (*Melilotus* sp.) 235, 269, 318, 416, 445, 476
 — белый (*M. albus*) 383
 — желтый (*M. luteus*) 418
 Дуб (*Quercus* sp.) 29, 146, 184, 218, 240, 301, 306, 312
 Дуранта (*Duranta* sp.) 280
 Дурман обыкновенный (*Datura stramonium*) 22, 396, 399, 400, 408, 426, 429, 430
 — индийский (*D. metel*) 411, 427, 428
 Дурнишник зобовидный (*Xanthium strumarium*) 82, 279
 Душистый горошек (*Lathyrus odoratus*) 401, 445, 446
 Дыня посевная (*Cucumis melo*) 26, 35, 49, 91, 106, 142, 213, 217, 249, 259, 305, 306, 417
 Евпаториум, посконник китайский (*Eupatorium chinense*) 475
 Ежа сборная (*Dactylis glomerata*) 281, 319
 Ежевика сизая (*Rubus caesius*) 453
 Елевзина (*Eleusina* sp.) 180
 Жасмин (*Jasminum* sp.) 240
 Женьшень (*Panax ginseng*) 296
 Жерушник (*Rorippa* sp.) 269
 Земляника (*Fragaria* sp.) 29, 42, 43, 94, 106, 109, 120, 137, 189, 195, 198, 213, 217, 234, 248, 266, 268, 370, 389, 444, 453
 Зорька (*Lychnis* sp.) 460
 Ива белая (*Salix alba*) 286, 313
 Иксора (*Ixora* sp.) 281
 Ильм (*Ulmus* sp.) 146, 261, 305
 Имбирь лекарственный (*Zingiber officinale*) 303, 476
 Инжир обыкновенный (*Ficus carica*) 139, 207, 281
 Ирис (*Iris* sp.) 233, 234, 235, 283
 Кабачок обыкновенный (*Cucurbita pepo*) 306, 313, 343, 436
 Какао дерево (*Theobroma cacao*) 177
 Календула лекарственная (*Calendula officinalis*) 391

- Калина обыкновенная (*Viburnum opulus*) 260
 Камелия японская (*Camelia japonica*) 475
 — китайская (*C. sinensis*) 283
 Калла (*Zantedeschia aethiopica*) 233, 234, 283, 450
 Каперсы (*Cappari sp.*) 476
 Капуста огородная (*Brassica oleraceae*) 14, 20, 26, 27, 31, 39, 49, 56, 85, 86, 101, 121, 125, 201, 210, 233, 250, 268, 269, 279, 282, 327, 379, 380, 394, 398, 421, 449
 — китайская (*B. chinensis*) 396
 Картофель (*Solanum tuberosum*) 16, 21, 25, 26, 27, 28, 29, 42, 43, 85, 87, 90, 94, 104, 106, 107, 120, 144, 154, 160, 162, 163, 171, 177, 180, 181, 184, 187, 191, 201, 202, 206, 210, 221, 231, 233, 234, 236, 237, 241, 242, 297, 302, 308, 311, 313, 316, 320, 321, 329, 330, 331, 371, 386, 387, 391, 399, 411, 412, 414, 415, 424, 425, 427, 433, 440, 443, 447, 449, 462, 475
 Кассия (*Cassia sp.*) 280, 476
 Кедр (*Cedrus sp.*) 75
 Кизил (*Cornus sp.*) 107, 192
 Кисличка (*Oxalis sp.*) 81
 Китайская астра садовая (*Callistephus chinensis*) 95, 296, 297, 326, 327, 329, 354, 370, 372, 386, 450
 Клевер (*Trifolium sp.*) 25, 26, 34, 49, 77, 78, 85, 87, 113, 119, 120, 139, 144, 176, 210, 235, 241, 261, 318, 370, 421, 445, 451
 — гибридный (*T. hybridum*) 139, 327
 — луговой (*T. pratense*) 102, 113, 119, 126, 139, 154, 176, 181, 193, 196, 210, 386, 411, 435, 436, 437
 — подземный (*T. subterraneum*) 139, 176
 — ползучий (*T. repens*) 126, 139, 176, 210, 213
 — пурпурный (*T. incarnatum*) 383, 440
 Клейтония виргинская (*Cleytonia virginica*) 476
 — пронзеннолистная (*C. perforata*) 397
 Клен (*Acer sp.*) 240
 Клеродендрон (*Clerodendron sp.*) 280
 Клещевина обыкновенная (*Ricinus communis*) 139, 277
 Клитория (*Clitoria sp.*) 280
 Козлобородник (*Tragopogon sp.*) 327, 386
 Кокосовая пальма (*Cocos nucifera*) 283, 463
 Колоказия (*Colocasia sp.*) 473
 Конопля посевная (*Cannabis sativa*) 101, 126, 139, 154, 186, 208, 243, 279
 Кориандр посевной (*Coriandrum sativum*) 110, 280, 392
 Коровий горох (*Vigna inquilicata*, *V. sinensis*) 278, 391, 435, 449, 451, 452, 453, 455
 Костер безостый (*Bromus inermis*) 110, 243, 281, 452
 Кофейное дерево (*Coffea arabica*) 177, 440
 Кресс-салат (*Lepidium sativum*) 360, 473
 Крестовник обыкновенный (*Senecio vulgaris*) 327, 398
 Крушина ломкая (*Frangula alnus*) 80
 Крыжовник отклоненный (*Grossularia reclinata*) 36, 75, 192, 193, 207, 223
 Кукуруза обыкновенная (*Zea mays*) 22, 26, 27, 38, 43, 64, 81, 86, 87, 90, 91, 95, 108, 110, 118, 130, 141, 144, 155, 160, 162, 164, 176, 186, 192, 210, 213, 222, 250, 261, 263, 265, 273, 283, 305, 306, 313, 314, 318, 382, 393, 397, 403, 449, 461
 Кунжут индийский (*Sesamum indicum*) 257, 282
 Лайм настоящий (*Citrus aurantiifolia*) 407
 — сладкий (*C. limetta*) 407
 Латанта сводочная (*Lantana camara*) 281
 Лаурелия новозеландская (*Laurelia novae-zelandiae*) 281
 Лебеда (*Atriplex sp.*) 240
 Левкой однолетний (*Matthiola annua*) 269, 273, 329
 Лелия (*Laelia sp.*) 302
 Лен (*Linum sp.*) 20, 27, 48, 56, 73, 85, 86, 94, 101, 106, 114, 115, 117, 121, 154, 171, 181,

- 189, 190, 201, 212, 217, 223, 282, 310
- Леспедеца (*Lespedeza* sp.) 281
- Лилия (*Lilium* sp.) 112, 227, 302, 423, 449
- Лисохвост луговой (*Alopecurus pratensis*) 261, 281
- Лобелия садовая (*Lobelia erinus*) 383
- Лук репчатый (*Allium cepa*) 31, 55, 72, 74, 82, 88, 101, 102, 123, 125, 170, 231, 233, 235, 416, 449
- Люпин (*Lupinus* sp.) 25, 26, 27, 85, 101, 102, 125, 176, 184, 188, 201, 206, 213, 235, 248, 255, 277, 282, 327, 391, 420, 445, 449, 451, 459
- Люцерна посевная (*Medicago sativa*) 27, 33, 49, 57, 77, 78, 85, 87, 97, 101, 102, 106, 110, 111, 120, 125, 138, 176, 181, 184, 187, 188, 210, 213, 234, 269, 318, 327, 371, 440, 445, 451, 459
- Лядвенец (*Lotus* sp.) 475
- Мак (*Papaver* sp.) 120, 275
- Малина (*Rubus* sp.) 227, 371
- обыкновенная (*R. idaeus*) 43, 58, 146, 185, 194, 199, 217, 389, 440, 441, 453
- Манго индийский (*Mandifera indica*) 281
- Маниок, манихот (*Manihot* sp.) 176, 279, 281, 282, 476
- Маргаритка многолетняя (*Bellis perennis*) 327, 329
- Мартиния (*Martinia* sp.) 281
- Марь амарантовая (*Chenopodium amaranticolor*) 409, 411, 417, 421, 427, 428, 431, 432, 434
- белая (*Ch. album*) 412, 420
- рисовая (*Ch. quinoa*) 396, 406, 409, 411, 417, 418, 420, 432, 434
- сизая (*Ch. glaucum*) 432
- стенная (*Ch. murale*) 432
- Маслина европейская (*Olea europaea*) 207, 256
- Махорка (*Nicotiana rustica*) 343, 386, 388, 418, 449, 473
- Маш, фасоль золотистая (*Phaseolus aureus*) 101, 102, 115, 176, 213
- Мукуна (*Mucuna* sp.) 282
- Миндаль (*Amygdalus* sp.) 134, 177, 204, 217, 240, 261, 308
- Молочай (*Euphorbia* sp.) 77, 280, 282, 323, 360
- Морковь посевная (*Daucus sativus*) 27, 36, 86, 101, 122, 125, 137, 184, 201, 202, 206, 217, 231, 233, 234, 235, 270, 286, 308, 316, 327, 392, 449
- Мушмула японская (*Eriobotrya japonica*) 198, 207, 245
- Мыльнянка (*Saponaria* sp.) 327, 380
- Мята полевая (*Mentha arvensis*) 110
- Мятлик луговой (*Poa pratensis*) 460
- Нандина домашняя (*Nandina domestica*) 476
- Нарцисс (*Narcissus* sp.) 107, 110, 141, 233, 416, 434
- Настурция (*Tropaeolum* sp.) 241, 283
- Нектарина (*Prunus persica* var. *nectarina*) 458
- Нут обыкновенный (*Cicer arietinum*) 235, 255, 280
- Облепиха (*Hippophae* sp.) 135, 141
- Овес посевной (*Avena sativa*) 20, 25, 26, 38, 47, 61, 65, 79, 80, 112, 117, 118, 127, 129, 139, 140, 162, 175, 209, 213, 243, 244, 257, 261, 363, 370, 379, 475
- Овсяница (*Festuca* sp.) 281
- Огурец посевной (*Cucumis sativus*) 20, 27, 35, 49, 57, 86, 101, 106, 116, 120, 123, 142, 144, 154, 210, 248, 249, 271, 306, 396, 417, 432, 449, 450, 461
- Одуванчик двурогий (*Taraxacum bicoque*) 87, 203
- лекарственный (*T. officinale*) 327
- Олеандр (*Nerium* sp.) 240, 286
- Опунция (*Opuntia* sp.) 306, 371, 430
- Орех грецкий (*Juglans regia*) 29, 194, 195, 196, 198, 207, 240, 274, 306
- Орешник (*Corylus* sp.) 471
- Осот полевой (*Sonchus arvensis*) 87, 327
- Остролодочник волосистый (*Oxytropis pilosa*) 327
- Пажитник (*Trigonella* sp.) 269
- Пальма ареки (*Areca catechu*) 279

- Паслен** рогатый (*Solanum rostratum*) 412
 — сладко-горький (*S. dulcamara*) 22, 88, 101
 — черный (*S. nigrum*) 87, 101, 465, 475
- Пастернак** посевной (*Pastinaca sativa*) 36
- Пастушья** сумка обыкновенная (*Capsella bursa-pastoris*) 87, 269, 386, 398
- Патиссон** (*Cucurbita pepo*) 249
- Пеларгония** (*Pelargonium* sp.) 275
- Первоцвет** (*Primula* sp.) 327
- Перец** бетель (*Piper bettle*) 279
 — стручковый однолетний (*Capsicum annuum*) 29, 123, 139, 194, 213, 236, 241, 282, 392, 427, 449, 459, 476
- Перистошети́нный** пурпурный (*Pennisetum purpureum*) 283
- Персик** обыкновенный (*Prunus persica*) 253, 308, 357, 370, 371, 408, 440, 454, 456, 458
- Петрушка** посевная (*Petroselinum sativum*) 36, 217, 260, 327, 449
- Петуния** (*Petunia* sp.) 258, 343, 396
- Пиретрум** (*Piretrum* sp.) 383
- Плющ** обыкновенный (*Hedera helix*) 281
- Повилика** (*Cuscuta* sp.) 281, 327, 356
- Подорожник** (*Plantago* sp.) 282, 327, 398
- Подсолнечник** обыкновенный (*Helianthus annuus*) 43, 51, 81, 101, 109, 132, 136, 175, 176, 208, 212, 236, 248, 286, 372, 453
- Примула** (*Primula* sp.) 255
- Просо** (*Panicum* sp.) 26, 68, 118, 146, 210, 252, 253, 265, 283, 370, 382, 393
- Птицемлечник** (*Ornithogalum* sp.) 80
- Пшеница** (*Triticum* sp.) 26, 27, 38, 46, 47, 50, 53, 61, 62, 69, 71, 79, 94, 112, 117, 120, 127, 139, 154, 155, 162, 164, 175, 182, 187, 213, 215, 233, 234, 235, 242, 244, 248, 278, 282, 283, 308, 319, 320, 329, 330, 339, 344, 353, 359, 362, 368, 370, 393, 397, 452, 461
- Пырей** ползучий (*Agropyrum repens*) 62, 110, 243, 363, 364
- Райграс** (*Lolium* sp.) 243
 — английский (*L. perenne*) 281
 — итальянский (*L. multiflorum*) 281
- Рапс** (*Brassica napus*) 101
- Ревень** (*Rheum* sp.) 110, 111, 198, 217, 306
- Редис** посевной (*Raphanus sativus* var. *radicula*) 25, 26, 27, 85, 124, 269, 282, 316, 436, 438
- Редька** посевная (*R. sativus* var. *sativus*) 39, 124, 269, 398, 473
- Резуха** шершавая (*Arabis hirsuta*) 439, 442
- Репа** (*Brassica rapa*) 39, 49, 86, 97, 213, 269
- Рис** посевной (*Oryza sativa*) 27, 38, 109, 110, 130, 140, 248, 275, 397, 461, 476
- Рожь** (*Secale cereale*) 26, 38, 46, 50, 61, 66, 69, 72, 79, 94, 110, 112, 117, 127, 139, 140, 162, 164, 175, 182, 213, 235, 244, 248, 282, 283, 363, 364, 370, 397
- Роза** (*Rosa* sp.) 195, 199, 217, 453, 457, 458
- Ромашка** аптечная (*Matricaria chamomilla*) 110, 327
 — непахнущая (*M. inodora*) 327
 — садовая (*Leucanthemum vulgare*) 386
- Рудбекия** (*Rudbeckia* sp.) 123, 386
- Рябина** обыкновенная (*Sorbus aucuparia*) 218, 219, 457
- Салат**, латук посевной (*Lactuca sativa*) 20, 25, 27, 34, 195, 201, 231, 232, 233, 241, 327, 391, 398, 449, 450
- Сахарный** тростник (*Saccharum officinarum*) 250, 263, 265, 283, 306, 317, 371, 382, 384
- Свекла** (*Beta* sp.) 234, 241, 266, 286, 298, 306, 314, 321, 401, 405, 409, 418, 432
 — кормовая (*B. vulgaris* var. *marcoris*) 76, 141
 — сахарная (*B. vulgaris* var. *altissima*) 18, 24, 26, 33, 43, 48, 76, 85, 86, 87, 91, 92, 101, 107, 108, 110, 117, 135, 141, 162, 177, 200, 233, 241, 297, 308, 313, 398, 449

- Свиной, цинодон пальчатый (*Cynodon dactylon*) 317, 475
- Сельдерей пахучий (*Apium graveolens*) 97, 122, 217, 231, 233, 241, 392, 449
- Сесбания (*Sesbania* sp.) 476
- Синяк обыкновенный (*Echium vulgare*) 327
- Сирень (*Syringa* sp.) 238, 240, 313, 453
- Скерда двухлетняя (*Crepis biennis*) 327
- Скополия (*Scopolia* sp.) 462
- Слива домашняя (*Prunus domestica*) 89, 107, 197, 204, 218, 240, 247, 252, 286, 308, 400, 408, 423, 453, 454, 456, 458
- Смолевка широколистная (*Silene latifolia*) 383
- Смородина золотистая (*Ribes aureum*) 256
- красная (*R. rubrum*) 36, 138, 193, 207, 217, 220, 286
- черная (*R. nigrum*) 36, 75, 138, 193, 207, 217, 220
- Сорго (*Sorghum* sp.) 22, 26, 27, 38, 66, 67, 68, 94, 95, 117, 210, 213, 261, 263, 265, 273, 283, 452
- Соя культурная (*Glycine hispida*) 26, 32, 49, 57, 101, 102, 107, 109, 117, 137, 184, 187, 207, 209, 221, 238, 246, 247, 255, 258, 260, 272, 401, 420, 445, 451, 453, 459, 475
- Спаржа лекарственная (*Asparagus officinalis* var. *albilis*) 87, 181
- Спондиас (*Spondias* sp.) 281
- Страстоцвет (*Passiflora* sp.) 253, 281, 475
- Суданская трава (*Sorghum sudanense*) 262, 263, 273
- Сурепка обыкновенная (*Barbarea vulgaris*) 269
- Табак вельветовый (*Nicotiana velutina*) 446, 451
- дебни (*N. debney*) 408, 411, 412
- клейкий (*N. glutinosa*) 386, 396, 406, 409, 431
- кливлендский (*N. clevelandii*) 396, 418
- настоящий (*N. tabacum*) 20, 22, 26, 27, 86, 87, 94, 106, 115, 120, 210, 236, 237, 251, 257, 258, 271, 282, 326, 343, 353, 372, 391, 396, 421, 431, 432, 439, 440, 447, 449, 453, 455
- Тиковое дерево (*Tecono gravidis*) 281
- Тимофеевка луговая (*Phleum pratense*) 110, 144, 281, 282
- Томарин индийский (*Tomarindus indianus*) 280, 282
- Томат обыкновенный, помидор съедобный (*Lycopersicon esculentum*) 20, 22, 25, 26, 27, 28, 29, 42, 49, 85, 86, 90, 91, 94, 101, 104, 106, 107, 125, 144, 154, 163, 187, 192, 201, 210, 223, 234, 237, 240, 242, 258, 259, 260, 262, 278, 282, 286, 319, 330, 331, 343, 357, 391, 400, 424, 440, 441, 443, 449, 450, 451, 453, 462, 464, 475
- Тополь (*Populus* sp.) 74, 240, 284, 286, 299, 303, 312, 313, 318, 410
- Триумфетта (*Triumfetta* sp.) 283
- Турнепс (*Brassica rapa* var. *rapifera*) 316, 421
- Тюльпан (*Tulipa* sp.) 29, 233, 423, 449, 476
- Тыква обыкновенная (*Cucurbita pepo*) 26, 35, 49, 88, 97, 123, 189, 210, 217, 223, 249, 271, 305, 313, 396, 417, 475
- Укроп пахучий (*Anethum graveolens*) 122
- Фасоль обыкновенная (*Phaseolus vulgaris*) 25, 26, 27, 29, 57, 85, 87, 101, 102, 115, 125, 187, 188, 207, 213, 235, 243, 251, 254, 260, 269, 276, 277, 279, 321, 322, 391, 403, 406, 408, 416, 421, 422, 431, 435, 449, 451, 459, 475
- Фенхель обыкновенный (*Foeniculum vulgare*) 280
- Физалис (*Physalis* sp.) 22, 282, 399, 465
- Филант (*Phyllanthus* sp.) 282, 283
- Флокс метельчатый (*Phlox paniculata*) 327
- Фрезия (*Fresia* sp.) 134
- Хинное дерево (*Cincona* sp.) 29
- Хлопчатник (*Gossypium* sp.) 26, 27, 48, 86, 87, 101, 104, 115, 121, 154, 162, 164, 171, 176, 182, 187, 274, 286, 299, 313, 475

- Хмель обыкновенный (*Humulus lupulus*) 35, 87, 101, 106, 207, 208, 209, 217, 453, 458, 463
- Хрен обыкновенный (*Armoracia rusticana*) 39, 139, 213, 269, 279, 421, 475
- Хризантема (*Chrysanthemum* sp.) 241, 260, 286, 299, 386, 391, 463, 464
- Хурма восточная (*Diospyros kaki*) 97, 139
- Цезальпина (*Caesalpinia* sp.) 283
- Центелла (*Centella* sp.) 280
- Цеструм ночной (*Cestrum nocturnum*) 279
- Цикламен (*Cyclamen* sp.) 95, 233
- Цикорий обыкновенный (*Cichorium intybus*) 232, 233, 331, 360, 386, 440
- Цимбидиум гибридный (*Cymbidium hybridum*) 429
- Цинерария гибридная (*Cineraria hybrida*) 327
- Цинния стройная (*Zinnia elegans*) 284, 381, 391
- Цитрон (*Citrus medica*) 464
- Чай китайский (*Thea sinensis*) 200, 259
- Черешня (*Prunus avium*) 89, 107, 197, 252, 286, 400, 408, 440, 454, 458
- Черника (*Vaccinium myrtillus*) 371, 439, 443
- Чеснок посевной (*Allium sativum*) 31, 55, 73, 74, 82, 87, 88, 132, 327
- Чечевица (*Lens* sp.) 33, 85, 101, 102, 213, 235, 248
- Чина (*Lathyrus* sp.) 25, 77, 235, 255
- лесная (*L. sylvestris*) 327
- Чумиза зеленая (*Setaria viridis*) 253
- Шелковица (*Morus* sp.) 139, 176, 206, 251, 329, 334, 354, 357, 360, 371, 440
- Шпинат огородный (*Spinacia oleracea*) 27, 33, 34, 141, 210, 398, 401, 405, 418, 449, 453
- Щавель воробьиный (*Rumex acetosella*) 95, 327
- кислый (*R. acetosa*) 33, 95, 97, 110, 210, 327
- Щетинник (*Setaria* sp.) 253, 393
- Щирица (*Amaranthus* sp.) 279, 381, 417, 418
- хвостатая (*A. caudatus*) 381, 418
- Эвкалипт лимоннопахнущий (*Eucalyptus citriodora*) 280
- Энсета вздутая (*Enseta ventricosum*) 281
- Эритрина (*Erythrina* sp.) 280
- Эспарцет виколистный (*Onobrychis vicifolia*) 34, 87, 110, 111, 184, 210, 213, 317, 235
- Яблоня (*Malus* sp.) 89, 95, 97, 107, 118, 185, 192, 194, 196, 199, 207, 218, 222, 239, 240, 253, 406, 407, 453, 457
- Якорцы стелющиеся (*Tribulus terrestris*) 283
- Ямс (*Dioscorea* sp.) 476
- Ясень (*Fraxinus* sp.) 240
- Ятрофа хлопколистная (*Jatropha gossypifolia*) 475
- Ячмень обыкновенный (*Hordeum vulgare*) 27, 38, 47, 50, 61, 63, 72, 79, 80, 96, 112, 117, 127, 128, 129, 139, 140, 141, 154, 162, 175, 181, 182, 235, 242, 244, 248, 257, 281, 282, 283, 310, 362, 363, 368, 370, 397, 451, 452, 460, 475

- Хмель обыкновенный (*Humulus lupulus*) 35, 87, 101, 106, 207, 208, 209, 217, 453, 458, 463
- Хрен обыкновенный (*Armoracia rusticana*) 39, 139, 213, 269, 279, 421, 475
- Хризантема (*Chrysanthemum* sp.) 241, 260, 286, 299, 386, 391, 463, 464
- Хурма восточная (*Diospyros kaki*) 97, 139
- Цезальпина (*Caesalpinia* sp.) 283
- Центелла (*Centella* sp.) 280
- Цеструм ночной (*Cestrum nocturnum*) 279
- Цикламен (*Cyclamen* sp.) 95, 233
- Цикорий обыкновенный (*Cichorium intybus*) 232, 233, 331, 360, 386, 440
- Цимбидиум гибридный (*Cymbidium hybridum*) 429
- Цинерария гибридная (*Cineraria hybrida*) 327
- Цинния стройная (*Zinnia elegans*) 284, 381, 391
- Цитрон (*Citrus medica*) 464
- Чай китайский (*Thea sinensis*) 200, 259
- Черешня (*Prunus avium*) 89, 107, 197, 252, 286, 400, 408, 440, 454, 458
- Черника (*Vaccinium myrtillus*) 371, 439, 443
- Чеснок посевной (*Allium sativum*) 31, 55, 73, 74, 82, 87, 88, 132, 327
- Чечевица (*Lens* sp.) 33, 85, 101, 102, 213, 235, 248
- Чина (*Lathyrus* sp.) 25, 77, 235, 255
- лесная (*L. sylvestris*) 327
- Чумиза зеленая (*Setaria viridis*) 253
- Шелковица (*Morus* sp.) 139, 176, 206, 251, 329, 334, 354, 357, 360, 371, 440
- Шпинат огородный (*Spinacia oleacea*) 27, 33, 34, 141, 210, 398, 401, 405, 418, 449, 453
- Щавель воробьиный (*Rumex acetosella*) 95, 327
- кислый (*R. acetosa*) 33, 95, 97, 110, 210, 327
- Щетинник (*Setaria* sp.) 253, 393
- Щирица (*Amaranthus* sp.) 279, 381, 417, 418
- хвостатая (*A. caudatus*) 381, 418
- Эвкалипт лимоннопахнущий (*Eucalyptus citriodora*) 280
- Энсета вздутая (*Enseta ventricosum*) 281
- Эритрина (*Erythrina* sp.) 280
- Эспарцет виколистный (*Onobrychis viciifolia*) 34, 87, 110, 111, 184, 210, 213, 317, 235
- Яблоня (*Malus* sp.) 89, 95, 97, 107, 118, 185, 192, 194, 196, 199, 207, 218, 222, 239, 240, 253, 406, 407, 453, 457
- Якорцы стелющиеся (*Tribulus terrestris*) 283
- Ямс (*Dioscorea* sp.) 476
- Ясень (*Fraxinus* sp.) 240
- Ятрофа хлопколистная (*Jatropha gossypifolia*) 475
- Ячмень обыкновенный (*Hordeum vulgare*) 27, 38, 47, 50, 61, 63, 72, 79, 80, 96, 112, 117, 127, 128, 129, 139, 140, 141, 154, 162, 175, 181, 182, 235, 242, 244, 248, 257, 281, 282, 283, 310, 362, 363, 368, 370, 397, 451, 452, 460, 475

СПРАВОЧНОЕ ИЗДАНИЕ

Билай Вера Иосифовна
Гвоздяк Ростислав Ильич
Скрипаль Иван Гаврилович и др.

**МИКРООРГАНИЗМЫ —
ВОЗБУДИТЕЛИ БОЛЕЗНЕЙ
РАСТЕНИЙ**

СПРАВОЧНИК

Оформление художника *В. В. Лисовского*
Художественный редактор *А. В. Косяк*
Технические редакторы *Б. М. Кричевская,*
А. М. Капустина
Корректоры *Д. Я. Кашпер, З. П. Школьник,*
Н. А. Луцкая

ИБ № 9130

Сдано в набор 22.02.88. Подп. в печ. 14.11.88. БФ 01658.
Формат 84×108/32. Бум. кн. журнальн. Лит. гарн.
Выс. печ. Усл. печ. л. 28,98. Усл. кр.-отт. 29,98.
Уч.-изд. л. 45,74. Тираж 6000 экз. Зак. 8—352.
Цена 3 р. 10 к.

Издательство «Наукова думка».
252601 Киев 4, ул. Репина, 3

Отпечатано с матриц Книжной фабрики имени М. В. Фрунзе.
310057 Харьков 57, ул. Донец-Захаржевского, 6/8
в Киевской книжной фабрике «Жовтень».
252053 Киев 53, ул. Артема, 25