РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
ВСЕРОССИЙСКИЙ НИИ ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ

ISSN 2310-0605 (Online)
ISSN 1815-3682 (Print)

ВЕСТНИК
ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ
Приложения

PLANT PROTECTION NEWS
Supplements

Выпуск 11
Электронная версия

В.В. КОТОВА
О.В. КУНГУРЦЕВА

АНТРАКНОЗ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ РАСТЕНИЙ

Санкт-Петербург
2014

ВЕСТНИК ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ
Приложения

Продолжающееся издание, выходит с 2004 г.

Учредитель - Всероссийский НИИ защиты растений (ВИЗР)

Главный редактор В.А.Павлюшин
Зам. гл. редактора В.И.Долженко
Отв. секретарь И.Я.Гричанов

Редакционный совет

А.Н.Власенко - академик РАН, СибНИИЗХим
В.И.Долженко - академик РАН, ВИЗР
Ю.Т.Дьяков - д.б.н., профессор, МГУ
С.Д.Каракотов - д.х.н., ЗАО "Щелково-Агрохим"
В.А.Захаренко - академик РАН
В.Н.Мороховец - к.б.н., ДВНИИЗР
В.Д.Надыкта - академик РАН, ВНИИБЗР
В.А.Павлюшин - академик РАН, ВИЗР
С.Прушински - д.б.н., профессор, Польша
Е.Е.Радченко - д.б.н., ВИР
И.В.Савченко - академик РАН
С.С.Санин - академик РАН, ВНИИФ
С.Ю.Синев - д.б.н., ЗИН
К.Г.Скрябин - академик РАН, Центр "Биоинженерия" РАН
М.С.Соколов - академик РАН, РБК ООО "Биоформатек"
С.В.Сорока - к.с.-х.н., Белоруссия

Редакционная коллегия

О.С.Афанасенко - д.б.н., проф.
И.А.Белоусов - к.б.н
Н.А.Белякова - к.б.н.
Н.А.Вилкова - д.с.-х.н., проф.
Н.Р.Гончаров - к.с.-х.н.
И.Я.Гричанов - д.б.н.
А.Ф.Зубков - д.б.н., проф.
В.Г.Иващенко - д.б.н., проф.
М.М.Левитин - акад. РАН
Н.Н.Лунева - к.б.н.
А.К.Лысов - к.т.н.
В.К.Моисеева (секретарь) - к.б.н.
Г.А.Наседкина - к.б.н.
Н.Н.Семенова - д.б.н.
Г.И.Сухорученко - д.с.-х.н., проф.
С.Л.Тютерев - д.б.н., проф.
А.Н.Фролов - д.б.н., проф.
И.В.Шамшев - к.б.н.

Редакция
И.Я.Гричанов (зав. редакцией), А.Ф.Зубков, С.Г.Удалов, Е.О.Вяземская

Россия, 196608, Санкт-Петербург-Пушкин, шоссе Подбельского, 3, ВИЗР
E-mail: Grichanov@mail.ru, vizrspb@mail333.com
vestnik@iczr.ru

© Всероссийский НИИ защиты растений (ВИЗР)
2014© В.В. Котова, О.В. Кунгурцева (Вып. 11)

УДК: 632.3:635.11

Антракноз сельскохозяйственных растений. Котова В.В., Кунгурцева О.В. Санкт-Петербург: ВИЗР, 2014. 132 с. (Приложения к журналу «Вестник защиты растений», №11)

Anthracnose of agricultural plants. Vera V. Kotova & Olga V. Kungurtseva. St.Petersburg: VIZR, 2014. 132 p. («Plant Protection News, Supplements», N11)

В книге обобщен экспериментальный материал отечественных и зарубежных исследователей по распространению, симптоматике, биоразнообразию, образу жизни, показаны общие закономерности развития возбудителей антракнозов растений, вызываемых экономически значимой группой видов *Colletotrichum* и *Gloeosporium*.

В I части книги отражены общие сведения по таксономии этой группы грибов, особенности их спорогенеза, взаимосвязи конидиальной и сумчатой стадий. В качестве модели охарактеризован один из важнейших видов рода *Colletotrichum* – таксон *Colletotrichum gloeosporioides*, наносящий существенный вред цветковым растениям в различных странах мира: отражены особенности развития инфекционного процесса гриба, особые структуры при прорастании конидий – аппрессории, способы проникновения инфекционных гиф в здоровые ткани растений-хозяев, проявление латентной инфекции в связи с физиологическими особенностями растений, патогенез.

Во второй (II) части книги дан сравнительный анализ современного состояния проблемы с антракнозами сельскохозяйственных растений в нашей стране: показан цикл развития, специализация возбудителей болезней, развитие болезней в связи с метеорологическими условиями, система защиты в целях фитосанитарной оптимизации посевов.

Книга предназначена для научных сотрудников, студентов, специалистов по защите растений, селекционеров.

Ключевые слова: сельскохозяйственные культуры, защита растений, возбудители болезней растений, грибы, антракноз растений, *Colletotrichum*, *Gloeosporium*.

Рецензенты:
член-корреспондент РАН, профессор О.С. Афанасенко,
доктор биологических наук, профессор С.Л. Тютерев

Работа выполнена в рамках Программы фундаментальных научных исследований в Российской Федерации на долгосрочный период (2013–2020 годы) (утверждена распоряжением Правительства Российской Федерации от 27 декабря 2012 г. № 2538-р).

Рукопись рассмотрена методической комиссией по фитопатологии ВИЗР (протокол № 6 от 22 декабря 2013 г.), рекомендована к печати.

Рекомендовано к печати редакционной коллегией Всероссийского научно-исследовательского института защиты растений 4 февраля 2014 г.

ВВЕДЕНИЕ

Группа болезней, именуемых «антракнозы», по вредоносности и распространению занимает особое положение среди заболеваний сельскохозяйственных культур. Возбудители антракнозов – преимущественно виды родов *Colletotrichum* и *Gloeosporium*, относящиеся к меланкониевым грибам класса Целомицетов, – встречаются во всех странах мира. На цветковых растениях (сельскохозяйственных, дикорастущих, лесных, тропических и субтропических культурах) они вызывают пятнистости, язвы, некрозы, глубокие раны на плодах, ветвях и стеблях, а также различные морфозы, приводящие к нарушению передвижения питательных веществ по растению и отмиранию различных органов.

Многие из паразитных видов этих грибов вызывают опасные заболевания сельскохозяйственных растений. В России за последние три десятилетия зафиксированы массовые вспышки ранее редко отмечаемых заболеваний, таких как антракноз люпина, клевера, фасоли, и сравнительно новых заболеваний: антракноза картофеля, антракноза овса, антракноза земляники, ареалы которых расширяются с высокой скоростью, выдвигают перед специалистами по защите растений важнейшую стратегическую задачу – улучшение (или оптимизация) фитосанитарной ситуации в целях повышения продуктивности этих культур, имеющих важное пищевое, кормовое и ресурсосберегающие значение.

Так, антракноз люпина – одной из основных ведущих кормовых культур, как источника высокого содержания белка и сбалансированности аминокислотного состава, – приводит в люпиносеющих районах в ряде случаев к катастрофическим последствиям. Эпифитотийное развитие болезни на районированных сортах в 1997-2000 годах и последующие годы повлекло за собой в ряде районов к массовой запашке посевов, резкому сокращению посевных площадей под люпином в три и более раза. В условиях дефицита растительного белка снижение продуктивности культуры отрицательно сказалось на интенсификации кормопроизводства и экономике сельскохозяйственных предприятий (Власенков, Мирошин, 1997; Такунов, 1996, 1998).

В этом направлении, наряду с люпином, клевер луговой также играет большую роль как высокобелковая культура, которую можно использовать в различном виде для всех сельскохозяйственных животных и как обладающую почвоулучшающими функциями. Среди болезней клевера немаловажное значение имеет антракноз, вызывающий изреживание травостоя, вследствие выпада пораженных растений, потери зеленой массы и семенной продуктивности в отдельных районах до 50-60% (Миняева, 1952).

Не менее вредоносен на бобовых и антракноз фасоли, который в отдельные годы в южных районах Нечерноземной зоны, ЦЧЗ и юге России вызывает до 30-60% потерь урожая семян с резким снижением их пищевых достоинств и потери всхожести.

Агропромышленное производство на современном этапе до сих пор еще сопровождается развитием неблагоприятных тенденций: снижением плодородия почвы, нарушением севооборотов, использованием повторных посевов, что способствует ухудшению экологии окружающей среды и фитосанитарного состояния посевов сельскохозяйственных культур.

Так, большое значение приобретает, наряду с традиционными болезнями на зерновых культурах, редкое заболевание – антракноз овса, ареал которого расширяется в ряде районов Нечерноземной зоны (Тверская, Смоленская, Ленинградская области и др.), вызывая снижение урожая до 30-50%.

На картофеле в условиях индустриальной технологии возделывания культуры механизированная уборка клубней и посадка с минимальными затратами труда и средств создают благоприятные условия для повышения его урожайности (снижения его себестоимости), но в то же время ведут к возрастанию повреждений, различных травм, и в результате, нередко, увеличивается количество болезней клубней картофеля при хранении.

Картофель подвержен многим болезням в условиях хранения и период вегетации. В последние годы особое значение приобретает антракноз. В большинстве случаев массовое проявление этой болезни определяется степенью заражения посадочного материала (клубней) и поражения растений возбудителем болезни в период вегетации. По данным ведущих специалистов по защите растений Ленинградской станции Россельхозцентра, только в 2008-2009 гг. зараженность клубней антракнозом в период хранения в ряде хозяйств области достигала 90-96% (сорта Невский, Ярославна).

Сходные результаты массового загнивания клубней при хранении и гибель пораженных антракнозом растений в период вегетации отмечены в ряде хозяйств Вологодской, Псковской областях, Карелии и других регионов (материалы специалистов по защите растений отделения Россельхозцентра Северо-Западной зоны Нечерноземья, июнь 2010 г.). Высокая вредоносность антракноза на картофеле отмечена и в условиях Центрального Нечерноземья (Рандриамарадахи, 1986; работа по изучения антракноза картофеля выполнена под руководством профессора К.В. Попковой).

Страдают от антракноза и другие пасленовые в условиях теплицы и в открытом

грунте: томат, перец, баклажан.

Широко известны антракнозы и тыквенных культур. Широкое их распространение и ощутимый вред отмечены на посевах арбуза, дыни, кабачков и, особенно, огурцов в теплицах. Не меньшее значение приобретают и антракнозы плодово-ягодных культур: смородины, малины, земляники, винограда. Снижение продуктивности растений и пищевых достоинств их продукции при поражении антракнозами отрицательно сказывается на балансе витаминного питания населения.

В современных условиях для решения актуальных проблем по защите растений – фитосанитарному обеспечению посевов – возникла необходимость в обобщении материалов по этой группе болезней, поскольку возбудители антракноза – грибы родов *Colletotrichum* и *Gloeosporium* – нередко являются причиной особо опасных заболеваний сельскохозяйственных культур и наносят большой ущерб современному растениеводству.

Объем научных знаний по этиологии, диагностике, вредоносности, патогенезу и профилактике по борьбе с антракнозами позволяет данные материалы сделать доступными для широкого круга специалистов по защите растений, фитопатологов, научных сотрудников, селекционеров и студентов.

В книге приведено обобщение многолетних исследований авторов данной книги, а также отечественных и зарубежных материалов по вопросам географического распространения, симптоматики, вредоносности болезней, биоэкологии и цикла развития возбудителей. Рассмотрены факторы, определяющие эпифитотийное развитие болезней, в целях научного обоснования прогноза, использования современных методов защиты и передовых приёмов агрокультуры для оптимизации фитосанитарного состояния посевов сельскохозяйственных культур.

Книга включает два больших раздела: общую часть (I) и специальную (II). В общей части рассмотрены общие положения, некоторые вопросы таксономии видов родов *Colletotrichum* и *Gloeosporium*, закономерности развития наиболее значимых представителей этой группы грибов, их биоразнообразие, особенности репродуктивных структур возбудителей: ацервул, конидий, аппрессориев. На примере важнейшего таксона рода *Colletotrichum* – *C. gloeosporioides* – рассмотрена модель аппрессориального внедрения в гриба ткань растения-хозяина, патогенез возбудителей на разных этапах инфекционного процесса и значение латентной инфекции патогена в связи с физиологическими особенностями растения. Показана взаимосвязь *C. gloeosporioides* с другими видами этого рода, и на основе молекулярных методов зарубежными авторами обосно-

ваны подходы к систематизации видов *Colletotrichum* на современном этапе.

В специальной части приведено описание антракнозов различных сельскохозяйственных культур, их распространение в России и других странах: характеристика болезней, их вредоносность, морфолого-культуральные признаки, образ жизни возбудителей под влиянием различных условий среды, меры защиты, включающая агротехнологию культуры, профилактику, результаты по селекции устойчивых сортов.

Приведены многочисленные рисунки как пособие для познания симптоматики болезней и морфологических особенностей структур грибов, помогающие агрономам по защите растений, специалистам-фитопатологам, селекционерам, студентам систематизировать материал в связи с приведением широкой информации и получением более обширных знаний не только по антракнозам, но и по близко родственным заболеваниям сельскохозяйственных культур.

ЧАСТЬ I

Общие положения. К вопросу о таксономии родов *Colletotrichum* и *Gloeosporium*

Грибы родов *Colletotrichum* и *Gloeosporium* – возбудители фактически всех антракнозов сельскохозяйственных растений представлены большим числом видов, различающихся по морфологическим признакам, взаимосвязи с сумчатыми стадиями и растением-хозяином. Среди них встречаются и сапротрофы, которые при благоприятных условиях среды развиваются как полупаразиты и нередко паразиты на живых растениях.

Роды *Colletotrichum* и *Gloeosporium* – несомненно, экономически важная группа, и ежегодно представители этих родов напоминают о себе вспышками болезней в различных странах мира.

Систематика грибов рода *Colletotrichum* и *Gloeosporium*, хотя и исследована достаточно подробно как русскими (Васильевский, Каракулин, 1950), так и зарубежными учеными (Arx, 1957, 1958), но до сих пор критерии отдельных видов грибов – возбудителей антракнозов остаются недостаточно четкими и обоснованными.

Впервые Saccardo (1884) оценил роды *Colletotrichum* и *Gloeosporium*, отнеся их к группе меланкониевых грибов, растущих на листьях различных растений с бесцветными конидиями и присутствием погруженного в субстрат ложе (ацервулы), и включил их в Fungi imperfecti (несовершенные грибы). Единственное различие между этими родами заключалось в присутствии щетинок в ацервулах у *Colletotrichum*, тогда как у *Gloeosporium* одинаковые по структуре ацервулы лишены их. Впоследствии рядом авторов при изучении меланкониевых грибов были использованы различные модификации. Однако саккардовая система в классификации меланкониевых грибов была принята и нашими отечественными учеными Н.И. Васильевским и Б.П. Каракулиным в 1950 г. с указанием, что все паразитные формы, относящиеся к родам *Colletotrichum* и *Gloeosporium* и другим родам, вошедшие в сводку Саккардо, охарактеризованы приблизительно до 1918-1920 гг.

В монографии Н.И. Васильевского и Б.П. Каракулина «Паразитные несовершенные грибы. Часть II. Меланкониевые» (изд-во АН СССР, 1950) многие представители этих родов описаны как новые виды с подробной характеристикой их морфологических признаков, из которых, прежде всего, складывается тип спороношения acervulus (ложе конидиального спороношения) и строматических образований в пораженной ткани,

вызванных этими грибами. Так, по данным авторов, «ацервулы представляют собой гимениальный слой, состоящий из тесно сидящих конидиеносцев, расположенных на плотном сплетении грибных гиф – базальном слое, образуя в целом ложе, которое погружено в ткани растения и не имеет собственной оболочки, прикрыто кутикулой, эпидермисом или перидермой. Иногда по мере развития конидиеносцев и конидий ацервулы прерывают такое прикрытие и становятся более или менее открытыми. Конидиеносцы бесцветные или окрашенные, одноклеточные или с перегородками, разнообразные по форме, окраске, снабжены придатками, щетинками. Под стромой в широком смысле слова понимается всякое сплетение вегетативных гиф, в котором или на котором образуются споры».

Позднее, голландский ученый Аркс (1957, 1958) в обстоятельных работах по видам *Colletotrichum* и *Gloeosporium* пришел к выводу об объединении двух родов грибов в один род *Colletotrichum*, считая, что наличие или отсутствие щетинок в ложах конидиального спороношения, как основного критерия в разграничении родов – признак не постоянный и зависит от условий окружающей среды, растений-хозяев, возраста субстрата и др. Типичным признаком для всех видов *Colletotrichum* является образование при прорастании конидий аппрессориев (прикрепительных дисков), которые могут развиваться на более или менее короткой или длинной ростковой трубочке. Автором приведена следующая характеристика рода *Colletotrichum*: «Acervuli закладываются в эпидермисе растительной ткани или реже под ним. Растущий в эпидермальных клетках мицелий уплотняется на определенных местах, и гифы растут преимущественно в вертикальном направлении к поверхности субстрата. Они оказывают давление на эпидермис и наружную стенку (кутикулу) разрывая и вскрывая её. Конидии бесцветные, эллипсоидальные, цилиндрические, размером 10-40×3-8 μ».

Распространяются конидии с водою, иногда их могут переносить насекомые. В каплях воды на поверхности растений происходит их прорастание и образование аппрессориев. Аппрессории возникают прямо на конидиях или чаще на коротких боковых ветвях проростков. Сверху они выглядят кругловатыми, несколько шишковидными или дольчатыми, а сбоку чечевицеобразными или полукруглыми. Аппрессории прикрепляются к растению, разрывая кутикулу и эпидермис, затем гриб заселяет растение, либо инфекция замирает, внедрившийся мицелий остается локализованным или погибает вследствие защитной реакции растения-хозяина, или в дальнейшем продолжает развиваться в ткани и формирует спороношение.

У нескольких конидиальных форм рода *Colletotrichum* еще в 1903 г. Schrenk, Spaulding нашли аскоформу (телеоморфа), переименовали её как *Glomerella*: типовой вид стал называться *Glomerella cingulata* (Stonem.) sp. et v. Schr. (Arx, 1957). По Арксу гриб *G. cingulata* развивает псевдотеции на растении-хозяине в эпидермисе или под ним. Псевдотеции часто сливаются и образуют темную строматическую корку. Диаметр псевдотеций 85-300 μ, по форме они круглые или бутылковидные. Верхушечное устье в виде точки или образуется сосочек, часто короткий (папилла). Развивающиеся в псевдотециях немногочисленные шишковидные или цилиндрические аски, размером 35-80×8-14 μ; в сумках развиваются 8 одноядерных гаплоидных аскоспор, по форме они удлиненные или веретеновидные, одноклеточные прозрачные, размером 9-30×3-8 μ, содержащие зернистую плазму. Аски окружены нежными нередко ослизняющимися парафизами.

В течение ряда лет отечественные и зарубежные микологи и фитопатологи придерживались концепции Аркса, которая основана на рассмотрении грибов возбудителей антракнозов преимущественно в ранге видов *Colletotrichum* и *Gloeosporium.* К настоящему времени в связи с развитием микологии и фитопатологии и использованием экспериментальных методов изучения плеоморфизма, накоплению данных о морфологии конидиом меланкониевых возникла необходимость в критической переработке и более четкой классификации этой группы грибов. Английский миколог Саттон детально исследовавший различные способы возникновения конидий – бластического и таллического у несовершенных грибов с пикнидами, ложами, стромами, объединяющих порядки Melanconiales и Sphaeropsidales, возводит эти группы грибов в ранг нового класса Coelomycetes в подотделе Fungi Imperfecti или Deuteromycotina (цитировано по В.А. Мельник, 1984, 1985).

1.1. Сведения о грибах рода Gloeosporium

Этот род был описан Desmazieres и Montagne в 1849 г. с типовым видом *G. castagnei*. Гриб имеет 2-х клеточные конидии. Позднее более уточненный и конкретный диагноз рода *Gloeosporium* был дан Саккардо в 1984 году, и вид *G. castagnei*, как имеющий 2-клеточные конидии, переименован в род *Marssonina* (Ибрагимов, 1954).

Ревизию рода *Gloeosporium* произвел von Arx (1957), который, насколько это возможно, заново классифицировал все виды, многие из которых отнес к *Colletotrichum*. Ранее было показано – главное отличие этого рода от отдельных представителей видов

Colletotrichum – пульвинетный путь развития – образование подушечек (acervulus) и, как признано, изначально отсутствие щетинок у ацервул видов *Gloeosporium*. Основание ложа, носящее название базального слоя, иногда даже стромы, служащего подстилкой для конидиеносцев и конидий, состоящей из псевдопаренхиматической ткани.

По своей форме базальный слой может быть совершенно плоским, выпуклым или, напротив, более или менее вогнутым внутрь ткани растения-хозяина. Наиболее типичной формой для видов *Gloeosporium* считается плоская форма базального слоя, которая развивается под кутикулой или в клетках эпидермиса.

Паразитизм или сапротифизм, а также наличие микроконидий свойственно видам *Gloeosporium*. Основными морфологическими признаками, из которых складывается тип спороношения у грибов, относимых к *Gloeosporium*: расположение лож (ацервул) в ткани питающего растения, тенденцию к образованию псевдопикнид, форму макроконидий и наличие микроконидий (Васильевский, Каракулин, 1950). Тем не менее, признано, что оба рода *Gloeosporium* и *Colletotrichum* на основе признака наличия или отсутствия щетинок разделить невозможно.

Те представители рода *Gloeosporium*, которые помимо морфологического сходства с родом *Colletotrichum*, имеют общность с последним по сумчатой стадии (*Glomerella*) относятся не к роду *Gloeosporium*, а к роду *Colletotrichum.* Что же касается рода *Gloeosporium,* то, по мнению Н.И. Васильевского и Б.П. Каракулина (1950), необходимо считать его самостоятельным родом, хотя и убеждены, что при более детальном изучении его представителей необходимо разбить не несколько самостоятельных родов в зависимости от морфологии конидий и типа сумчатой стадии. Морфологическое сходство конидиальных форм этого рода есть результат конвергенции генетически разнородных грибных форм. Большинство представителей *Colletotrichum* образуют сумчатую стадию, принадлежащую к роду *Glomerella*, а виды *Gloeosporium* образуют сумчатую стадию, относящуюся к родам *Gnomonia* и *Pseudopeziza* и другим родам.

Величина конидий у паразитных видов *Gloeosporium* является непостоянным признаком и изменяется в зависимости от питающего растения-хозяина. Многие виды различаются между собой лишь по величине и форме конидий, при этом разница между ними бывает очень незначительной. Эпифитотии этих грибов наблюдаются в годы, когда при оптимальной температуре для развития гриба 20-25°С и влажность воздуха с начала июня и до середины августа колеблется в пределах в среднем от 65 до 80% и выше.

Подробные сведения о паразитных видах родов *Colletotrichum* и *Gloeosporium*, вызывающих антракнозы сельскохозяйственных культур и наносящих существенный вред сельскохозяйственным растениям в нашей стране, изложены во второй части книги.

1.2. Вид Colletotrichum gloeosporioides Penz. (Sacc.) Ston. как важнейший таксон рода

1.2.1. Распространение, биоразнообразие, особенности взаимосвязи с сумчатой стадией

Среди многочисленных видов *Colletotrichum* вид C. *gloeosporioides* с сумчатой стадией *Glomerella cingulata* является, общепризнанно, одним из широко распространенных и вредоносных возбудителей антракнозов на сельскохозяйственных, лесных, субтропических и тропических, дикорастущих растениях в различных странах мира. C. *gloeosporioides,* как типовая культура, представляет одну из наиболее удобных экспериментальных моделей для изучения его ареала, биоразнообразия, аппрессориального пути внедрения в ткань растения, особенностей патогенеза по 2 причинам. Этот организм, прежде всего, хорошо охарактеризован в многочисленных статьях, изданиях, пособиях, является экономически значимым и очень вариабельным. Во-вторых, он связан с сумчатой стадией *G. cingulata*, которая также является типовой, и их взаимосвязь позволяет установить у разных изолятов гриба их общее филогенетическое родство.

Возбудитель в анаморфной и телеоморфной стадиях имеет свыше 600 синонимов (Arx, 1957). Саттон (Sutton, 1980) указывает, что в гербарии общемирового Микологического института C. *gloeosporioides* обнаружен на 470 различных растений-хозяев, вместе с тем у вида C. *gloeosporioides* нет строгой приуроченности к питающим растениям, и большинство представителей вида выступают как синонимы C. *Gloeosporioides* (по Ogle et al., 1986).

В настоящее время *C. gloeosporioides* широко известен как возбудитель антракноза кофейного, шоколадного дерева, папаи, манго (Bolkan et al., 1970; Schneider, Wall, 1990), авокадо (Plumbley et al., 1993), гевеи (Wastle, Sancar, 1970), бобовых (Barhard, 1984; Bhardway, Singh, 1986), плодовых: яблони, персика (Weidemann et al., 1988; Bernstein et al, 1993); цитрусовых (Brown, 1975; Fagan, 1979; Timmer, Zitko, 1993), лесных культур, в частности, тополя (Marks et al., 1970), сосны и представителей семейства омеловых (Parmeter et al., 1959).

В последние годы появились сведения о поражении C. *gloeosporioides* лука (Abreu,

1990), моркови (Cafe Filho et al., 1986); земляники (Smith, Black, 1990) и др.

Как видим, вид C. *gloeosporium* изучается во многих странах мира, и список исследовательских работ постоянно возрастает.

Многие ученые подчеркивают неизбежную путаницу в определении видовой принадлежности, что связано с чрезвычайно широкой вариабельностью C. *gloeosporioides*. По мнению многих авторов, вид C. *gloeosporioides* состоит из нескольких групп или подвидов, разновидностей, форм, отличающихся географическим распространением, степенью специализации по растениям-хозяевам, биологическими и морфолого-культуральными особенностями, чувствительностью к используемым фунгицидам и другими параметрами. Так Simmonds (1963) разделил вид C. *gloeosporioides* на 2 разновидности: первая C. *gloeosporioides* – с широкими удлиненными спорами (конидиями), закругленные с обоих концов в среднем 13×8+4×8 μ; вторая разновидность var. *minor* – продуцировала продолговатые споры, суживающиеся к одному концу в среднем 14.0×3.7 μ.

Sutton (1966) указывает на трудности такого изменчивого вида и описания анаформы C. *gloeosporioides*, подчеркивая, что большинство представителей, относящихся к этому таксону, продуцируют прямые конидии с закругленными концами в среднем 9-24×3-4.5 μ, и при прорастании конидии образуют аппрессории булавовидной формы, размером в среднем 6-20×4-12 μ.

В Бразилии C. *gloeosporioides* представляет серьезные экономические трудности при производстве какао, так как поражение шоколадного дерева антракнозом приводит к большим потерям (до 50%) промышленной продукции. Аналогичные данные в снижении урожая от болезни отмечены и на культуре папайи. На основе изучения морфолого-культуральных особенностей: текстуре колоний, способности к интенсивному образованию ацервул с наличием щетинок, формированию псевдотециев выделено 4 группы изолятов C. *gloeosporioides* с определенной степенью вариабельности по вышеприведенным признакам и различий по патогенности (Bolkan et al., 1976). Австралийские исследователи (Irwin, Cameron, 1978) охарактеризовали 2 типа болезни на пастбищных бобовых *Stylosanthes spp.*, вызываемые C. *gloeosporioides*, установив различие их по симптоматике, патогенности и специализации на растениях-хозяевах. Показана разновидность C. *gloeosporioides* типа А, которая имеет конидии бесформенные по величине с закругленными концами, и разновидность типа В, которая формирует более вариабельные (прямые) конидии, суживающиеся к концам. Популяция патогена с раз-

новидностью типа В была обнаружена в Южной Америке. Авторы утверждают, что новое заболевание на *Stylosanthes spp.* в Австралии вызвано интродукцией вирулентного биотипа из южной Америки. В отношении этого биотипа приняты строгие карантинные меры. Ученые предполагают о возможности взаимодействия хромосом у изолятов разновидности А и В. Рекомбинация между биотипами А и В, по их мнению, может адаптировать патоген к поражению коммерческих сортов пастбищных бобовых в Австралии, и нанести этим культурам существенный вред.

Сходные данные по морфолого-культуральным различиям и патогенности у изолятов C. *gloeosporioides* на *Stylosanthes* spp. приводят Ogle et al. (1986).

По данным израильских исследователей (Shabi et al., 1993), изучаемые изоляты C. *gloeosporioides* с миндаля, ветреницы, авокадо, цитрусовых и манго различались *in vitro* по интенсивности роста, оптимуму t°, морфологии колоний и конидий, а также чувствительностью к препаратам беномилу и прохлоразу. Изоляты с авокадо, цитрусовых, манго не развивались на питательной среде, содержащей 0.5 мг/мл беномила, тогда как изоляты с миндаля и ветреницы в этих же условиях развивались нормально. Испытанные изоляты отличались также по степени чувствительности к прохлоразу. Наименьшую чувствительность к фунгициду (0.05 мг/мл) проявили изоляты с миндаля, наибольшую – изоляты с ветреницы. По результатам сравнительного изучения по различным показателям авторы считают, что популяция C. *gloeosporioides* в Израиле состоит из нескольких групп или подвидов.

Alahakoon et al. (1994), изучая полиморфизм C. *gloeosporioides* на различных культурах с молекулярно-генетических позиций показали, что молекулярные маркеры, основанные на полиморфизме длины рестрикционных форм рДНК, позволили выделить 7 генетических групп C. *gloeosporioides* из тропических культур. Многие изоляты имели идентичные поттерны рДНК и мДНК, показывающие, что у них один общий предок, но различались по их предпочтительности по хозяину, что, по мнению авторов, определяет адаптацию изолятов к различным растениям-хозяевам.

Телеоморфная стадия C. *gloeosporioides* определена как *Glomerella cingulata*. Известно 120 синонимов *Glomerella*. Половой процесс у *G. cingulata* сложный, имеются стерильные (анаморфная стадия), гомоталличные и гетероталличные линии. Так Wheeler (1956) указывает на большое число форм, способных атаковать различные типы растений.

Изоляты этого гриба длительное время поддерживаются на искусственных средах

и образуют многочисленные мутанты, природа которых исследуется разносторонне. Изоляты, полученные из природных условий, дают 3 типа культур. Культуры с таких растений-хозяев, как яблоки, виноград и перец обычно продуцируют как фертильные псевдотеции, так и конидии, в то время как изоляты с дикого растения ипомеи (триба Вьюнковые) продуцируют фертильные псевдотеции в изобилии. Имеют место немногочисленные или полностью отсутствуют конидии. У других изолятов отсутствует сумчатая стадия, и они продуцируют только конидии. В чистой культуре такие изоляты получены с многих растений-хозяев и типичны для несовершенного гриба C. *gloeosporioides*. Chilton (1943) подчеркивает, что в генетическом изучении конидиальные варианты могут быть получены из оригинальной псевдотециевидной культуры в результате изменения единственного гена, находящегося в локусе A. По исследованиям автора, происходящие мутации обычно включают потерю той или иной функции.

Обобщая зарубежную литературу, следует признать, что многие штаммы столь широко распространенного полифагового C. *gloeosporioides* не способны образовывать телеоморфную стадию, развивая на растении-хозяине лишь анаморфную стадию. Только в анаморфной стадии C. *gloeosporioides* – высоко вирулентные изоляты отмечены на пастбищных бобовых: *Stylosanthes spp., Aeschynomene falcate, Centrosema rubescens* в Австралии (Ogle et al., 1986), в Южной Америке (Lenne, Sonoda, (1978), Miles, Lenne (1984)) и на других культурах: люпине, плодовых: яблоне, персике.

В литературе описаны отдельные случаи половой совместимости C. *gloeosporioides*, паразитирующего на сорных растениях, с другими изолятами, поражающих культурное растение. Так, рядом австралийских авторов (Thornton et al., 1994) получены положительные результаты половой совместимости штаммов *C. gloeosporioides* f. sp. *aeschynomene*, паразитирующих на сорных растениях семейства Бобовых с изолятом C. *gloeosporioides*, выделенным из пекана (*Carya illinoensis*). Стебли *Aeschynomene virginica* вначале были инокулированы одним из изолятов, а через неделю в том же месте был внесен инокулюм другого изолята из пекана. Спустя 7 дней при выделении на питательную среду этих повреждений сформировались псевдотеции *Glomerella cingulata*. Таким образом, была доказана возможность половой рекомбинации C. *gloeosporioides* в естественных условиях.

1.2.2. Аппрессориальный способ внедрения C. gloeosporioides в ткань растения

Суммируя данные зарубежных исследователей нельзя не признать в настоящее

время биологическую концепцию об особенностях прорастания аппрессориев C. *gloeosporioides*, проявление латентной инфекции гриба в связи с физиологическими изменениями растения-хозяина.

Выше было показано, что конидии C. *gloeosporioides,* распространяясь по воздуху ветром, с каплями дождя, насекомыми и оседая на поверхности растений при благоприятных условиях, прорастая, образуют ростковые трубки, и инфекционные структуры вначале бесцветные, позднее меланизированные аппрессории. Стенки меланизированных аппрессорий жесткие и фиксируются стойко на кутикуле растения-хозяина, превращаясь в прозрачный клейкий липкий субстрат (рис. 1: 2, 3, 4).

Часть протоплазмы аппрессория формируется в трубчатую структуру (инфекционную гифу), которая может давить на растительную ткань путем осмотического давления внутри аппрессория. Инфекционные структуры: аппрессории и инфекционные трубочки в зависимости от условий среды остаются жизнеспособными на поверхности различных органов растений, или, проникая через поверхность ткани, развивают субтикулярные зачаточные гифы (рис. 1: 3,4), остающиеся в латентном состоянии в течение нескольких недель. Дальнейшее развитие патогена в ткани начинается после того, как растение перейдет в восприимчивую фазу.

Исследования ряда авторов (Benyamini et al., 1972; Brown, 1975) показывают, что C. *gloeosporioides* проникает в ткани хозяина через аппрессории различными способами. Так, на цитрусовых культурах аппрессории на поверхности ткани зеленых фруктов образуются в большом количестве, прорастая, образуют тонкие ростковые трубочки до 10 мм длиной, которые локализуясь под кутикулой, внутри или между клетками в верхних 2-4 слоях эпидермиса, и в зачаточном состоянии остаются до периода созревания урожая фруктов (Brown, 1975). На многих тропических растениях манго, папайи, авокадо, бананах инфекционные гифы при прорастании аппрессориев проникают через кутикулярную мембрану (при этом образование фермента кутиназы гриба играет существенную роль) и локализуются в виде мицелиального узла под кутикулой или внутри эпидермальных клеток, протоплазма которых тормозит дальнейшее внедрение гриба внутри растительных клеток, и конечный результат взаимосвязи патогена и растения-хозяина определяется степенью его устойчивости.

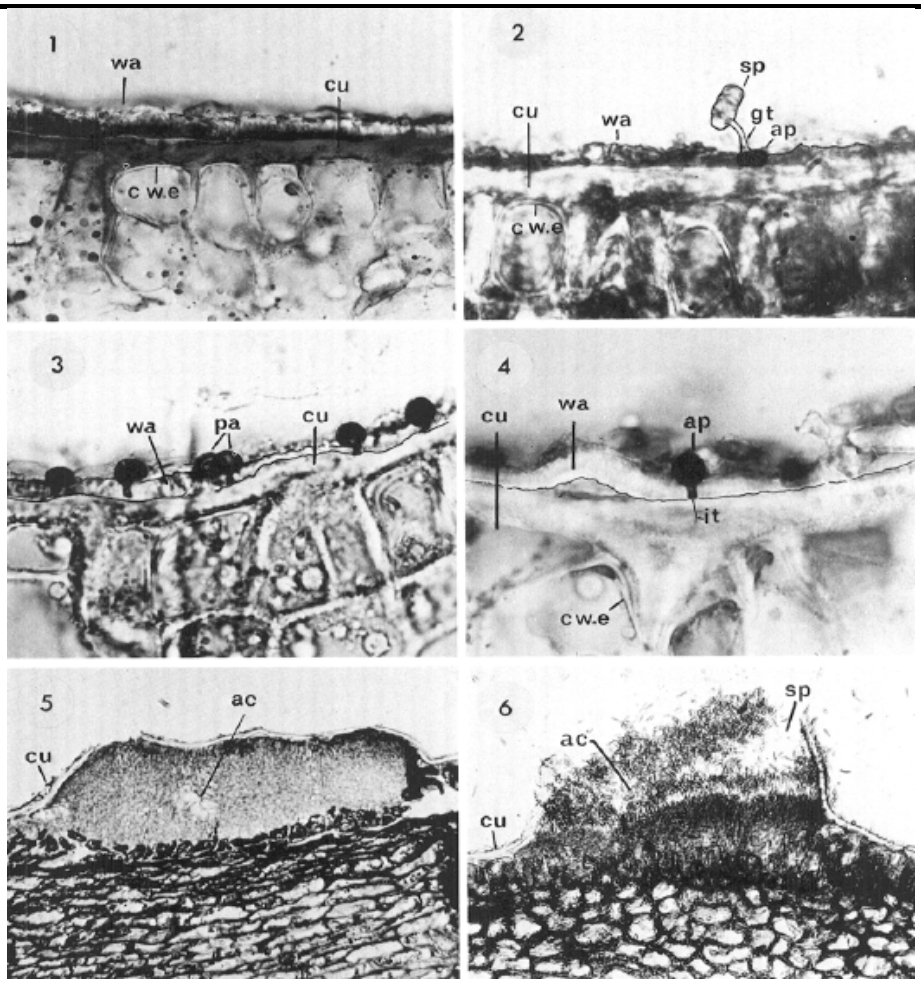

Рис. 1 Стадии заражения *Colletotrichum gloeosporioides* фруктов авокадо (по Benyamini and Schiffman-Nadel, 1972)
1. Поперечный срез кожицы фруктов (×400)
2. Прорастание конидии с образованием аппрессория на восковом слое (×630)
3. Аппрессории на восковом слое (×630)
4. Прорастание аппрессория (×1000)
5. Ацервула, образующаяся под кутикулой (×400)
6. Открытая ацервула со спорами на поверхности фруктов (×400)

Позднее биохимическими и ультраструктурными исследованиями (Politis, 1976; Dickman, Alvarez, 1983) было установлено, что образующиеся в электронно-прозрачных стенках аппрессория экстрацеллюлярные ферменты кутиназы гриба легко растворяют внешние стенки эпидермальных клеток и помогают грибу формировать субтикулярные гифы, которые, в свою очередь, подвержены действию специфических ингибиторов растения, приостанавливают свое развитие в течение 1-2 месяцев и более, находясь в латентном состоянии до периода метаболизма соединений, определяющих устойчивость растения-хозяина в различные фазы его роста и развития. Подобные субтикулярные структуры *C. gloeosporioides*, локализующиеся в виде мицелиального узла

под кутикулой и в эпидермальных клетках, австралийские ученые определили под названием «пеги» (Coates et al., 1993).

1.2.3. Латентное состояние возбудителя как начальный этап реакции сверхчувствительности растений. Патогенез

Латентная инфекция *C. gloeosporioides* имеет место при развитии антракнозов на тропических и субтропических, плодовых, технических, пастбищных бобовых, лесных культурах и дикорастущих растениях (Marks et al, 1965; Benyamini, Schiffman, 1972; Wastie, 1972; Patil et al., 1973; Brown, 1975; Prusky et al., 1983, 1985; Prysky, 1998; Plumbley et al., 1993; Agostini, 1994) и др. авторами исследовалась природа факторов, определяющих способность растений противостоять внедрению паразита и обуславливать его покоящееся состояние. Так, исследованиями показано, что в кожице незрелых плодов авокадо, манго, гевеи, папайи, цитрусовых и других плодах содержатся вещества, ингибирующие рост и развитие *C. gloeosporioides*. Концентрация этих соединений уменьшается при созревании плодов, что активизирует биологическую активность субтикулярных гиф, и затем через определенное время появление типичных симптомов болезни. В более ранних работах (Benyamini, Schiffman, 1972; Brown, 1975) по изучению биохимических процессов в растениях, авторы пришли к выводу, что во всех случаях, когда *C. gloeosporioides* находится в тканях растений-хозяев в состоянии покоя в клетках, примыкающих к месту заражения, накапливается большое количество фенольных соединений, главным образом, таннинов, катехинов, гликозидов, кумаровой и феруловой кислот и продуктов их окисления, антифунгальные свойства которых сдерживают развитие болезни до периода созревания урожая этих культур.

Кроме фенолов антифунгальные свойства, например, на растениях папайи, присущи и бензилизотиацианатам, которые могут выступать в качестве индуктора устойчивости в незрелых плодах и сдерживать развитие антракноза, вызываемого *C. gloeosporioides*, до периода полного созревания плодов этой культуры (Patil et al., 1973; Dickman, Alvares, 1983).

Позднее в 1983-1993 гг. установлена взаимосвязь между устойчивостью незрелых плодов авокадо к антракнозу с присутствием в их зеленой кожице фунгистатических соединений уровня (Z-Z_1)-ацетокси-2-гидрокси-4-оксогенейкоза-12-15диен, и определено это соединение как «эпикатехин», которое и обуславливает покоящееся состояние *C. gloeosporioides* в созревающих плодах авокадо (Prusky et al., 1982; Prusky, 1983, 1988; Plumbley et al., 1993; Wang et al., 2004). Эпикатехин впервые был изолирован из

авокадо японским ученым Masako Naoko (Plumbley et al., 1993). Это соединение является индуцированным и присутствует до проникновения *C. gloeosporioides* в ткани зеленых фруктов авокадо.

По мере достижения фруктами зрелости количественное содержание веществ диенового ряда резко снижается, обеспечивая выход гриба из состояния покоя, и в дальнейшем развитие болезни. Авторами установлено, что липоксигеназа гидролизует присутствующие в созревающих фруктах соединения диенового ряда, в результате их количество резко сокращается, и развитие болезни прогрессирует. Показано, что концентрация эпикатехина в незрелых фруктах авокадо может ранжировать в пределах 260 мг/г до 430-1970 мг/г сырой массы и снижается в зрелых, восприимчивых к инфекции фруктах, до 6-25 мг/г. Активность липоксигеназы, осуществляющей катализ и окисление антифунгальной диены в кожице фруктов, во время созревания увеличивается на 80%. В результате метаболизма соединений диенового ряда на определенных стадиях развития растений (преимущественно в период плодообразования) активизируется вегетативный рост мицелия гриба, развиваются межклеточные и внутриклеточные гифы, обуславливающие появление на фруктах коричневых пятен и позднее мягкой гнили плодов, язв; на пораженной ткани образуются ацервулы (ложа) типичные для антракноза. Фактор, ответственный за такую мацерацию растительной ткани, обычно связан с деградацией клеточных стенок энзимами и, прежде всего, эндополигалактуроназой (включающей целлогабиогидролазу, ксилазу), содержание которой в незрелой кожице резко снижено высокими дозами эпикатехинов (Prysky et al., 1985, 1989; Wang Xoejun et al., 2004 и др.). Таким образом, покоящееся состояние гриба *C. gloeosporioides*, по мнению вышеназванных авторов, контролируется уровнем соединений антифунгальной природы.

Латентное состояние *C. gloeosporioides* под действием антигрибных соединений, конечно, не является полной приостановкой жизнедеятельности гриба, естественно, не прекращается обмен веществ растения и паразита, без которого в дальнейшем невозможен переход к активной деятельности гриба и его паразитизму. Важную ответную реакцию растений на начальных этапах их взаимодействия с *C. gloeosporioides*, обуславливающих его латентное состояние, можно рассматривать как сверчувствительность растения-хозяина. Этот феномен заключается в том, что в данный период устойчивость к инфекции гриба индуцируется, с одной стороны, локальным заражением, с другой – обуславливается формированием в тканях различных структурных биологи-

чески активных веществ органического и неорганического происхождения (Тютерев, 2002).

Зарубежные авторы показали, что использование препаратов профилактического и системного действия в вегетационный период в борьбе с антракнозом, вызываемым *C. gloeosporioides,* не всегда дает должного эффекта. Эти наблюдения согласуются с тем, что находящиеся на локальной поверхности фруктов и других органов растения, множественные меланизированные аппрессории и подустьичные инфекционные гифы в инактивном состоянии (рис. 1, 2, 3, 4) усложняют использование препаратов химического действия, даже в условиях их многократного применения (до 4-5 раз) на тропических, плодовых, цитрусовых культурах, ослабляя их прямое или кратковременное влияние на развитие возбудителя антракноза (Bolkan et al., 1976; Prusky, 1988; Mcinnes et al., 1992; Dickman et al., 1983).

Исследователи считают целесообразным в борьбе с антракнозом использование антиоксидантов: токоферола (витамина Е), 0.5% аскорбиновой и 0.1% лимонной кислоты и различных фенольных соединений, подавляющих липоксигеназу *in vitro* и *in vivo* и ограничивающих поражение фруктов в период созревания и хранения.

Подводя итог изложенным выше положениям в этом разделе об инфекционном процессе и образу жизни *C. gloeosporioides* следует отметить, что такая же модель аппрессориальных путей проникновения в здоровую ткань растений, проявление латентной инфекции гриба и связи ее с наличием в тканях растений-хозяев антифунгальных соединений и особенностей паразитизма характерна и для многих видов *Colletotrichum*: *C. dematium* (Pers. ex Fr.) Arx, поражающего сою (Lean, Roy, 1988); *C. truncatum* (Schw.) Arx Weit. – сою и горох (Tiffani, Gilman, 1954); *C. graminicola* (Ces.) Wils. – злаковые культуры (Nicholson et al., 1989); *C. trifolii* (Bain et Essary) – люцерну (Baker, 1989); *C. lupini var. lupini*, и для патогенов, относящихся к другим родам: *Sclerotinia* spp. (цитировано по Benyamini et al., 1972): *Alternaria alternata* – на манго в Израиле (Prysky et al., 1993).

1.2.4. Эволюционно-экологические связи C. gloeosporioides с другими видами рода Colletotrichum

Все виды *Colletotrichum*, близкие по образу жизни к *C. gloeosporioides* можно рассматривать как единую категорию в эволюционном отношении и происходящей от одного общего предка. Естественно, что разнообразие видов, по крайней мере, для этой группы – результат длительной эволюции, и каждый вид рассматривается как процесс

приспособления к различным условиям жизни и взаимосвязи с различными растительными организмами.

Таксономия видов рода *Colletotrichum* к настоящему времени продолжает формироваться и обновляться. Сейчас в этой системе зафиксировано 900 видов (Sutton, 1992).

Приведенные данные о составе видов этой обширной группы грибов на тропических и субтропических культурах, древесно-кустарниковых породах, травянистых и сельскохозяйственных культурах, включая круг их растений-хозяев, обобщают сведения с периода 50-60 годов XX века. Ученые утверждают, что болезни, вызываемые видами *Colletotrichum* в мировом масштабе способны вызывать большие экономические потери значимых культур: злаковых, бобовых, плодовых, технических и других культур.

Исследования морфологических структур видов, являющихся основными критериями таксонов этой большой группы грибов, физиолого-биохимических признаков, более обстоятельное выявление различий между видами с использованием молекулярных методов, включающих анализы рестрикционных длин фрагментов ДНК и нуклеотидных последовательностей кодированной рДНК у штаммов различных видов грибов с использованием ПЦР позволило Sutton уменьшить количество видов, ответственных за поражение важных культурных растений, до 25, а затем их количество возросло до 37 в 1992 году. Еще ранее Arx (1970), учитывая трудности с разграничением видов *Colletotrichum*, выделил 8 групп (типов) видов, имеющих корреляцию морфологических признаков и обладающих значительной степенью родства, обозначив группу типа *C. gloeosporioides*. Впоследствии Sutton для удобства сгруппировал группы видов типа *C. gloeosporioides, C. dematium* и *C. capsici,* разделив их на 2 класса с прямыми конидиями и серповидными конидиями. При этом автор подчеркнул, что виды *Colletotrichum*, имеющие связь с телеоморфой *Glomerella*, преимущественно продуцируют прямые конидии (цитировано по Internet: Amazon.com. PS. Wharton, Michigan State University, 2001). В материалах представлена таблица видов *Colletotrichum* с прямыми и серповидными конидиями.

Резюмируя таблицу, по нашему мнению, в России в настоящее время и в перспективе могут иметь значение следующие виды *Colletotrichum*:

С прямыми цилиндрическими спорами	Ряд растений-хозяев
acutatum	Plurivorous (широкоспециализированные)
coccodes	Solanaceae
destructivum	Fabaceae
fragariae	Plurivorous
gloeosporioides	Plurivorous
lindemuthianum	Phaseolus (bean)
orbiculare	Cucurbitaceae, Asteraceae
С серповидными спорами	
caudatum	Poaceae
capsici	Solanaceae
dematium	Plurivorous
graminicola	Poaceae (Zea, Avena и др. культуры)
sublineolum	Poaceae (Sorghum)
truncatum	Fabaceae

У широко специализированных патогенов, сходных с *C. gloeosporioides*, возможно образование мутантов и появление новых растений-хозяев прежде всего среди растений дикой флоры и культурных растений. Мы полагаем, что в связи с потеплением климата в нашей стране ареал *C. gloeosporioides* значительно возрастет. Пока имеются отдельные сведения о встречаемости телеоморфы (*Glomerella*) гриба на яблоках (Бондарцев, 1931; Доброзракова, 1956), цветочном растении диффенбахии, культивируемой в тепличных условиях, на котором *C. gloeosporioides* вызывает широко распространенное заболевание антракноз (Котова, Газель, 1995), и появлении гриба на сорном растении галипсоне мелкоцветной (Gasich, Titova, 1999). Не исключена возможность паразитирования этого вида на диких растениях зверобоя, анемоне, ветренице и на плодовых: вишне, сливе, персиках, абрикосе, яблоне в центральных и южных районах страны, где патоген может вызывать поражение и опадение цветков, молодой завязи и плодов. Подобное поражение, вызываемое *C. gloeosporioides*, четко диагностируется и широко отмечается в зарубежной практике (Bernstein et al., 1993) и в соседних странах, республиках Закавказья, Украине.

Так, гриб *C. gloeosporioides* в анаморфной стадии распространен в Грузии и Азербайджане, и по данным ряда авторов (Рагимов, 1958; Гусейнов, 1970; Гикашвили, 1950; Гоголишвили, 1972), возбудитель вызывает ожог цветков, опадение завязи и пятнистость листьев цитрусовых и плодовых культур. Гриб в телеоморфной стадии зарегистрирован и в Украине на плодовых: бирючине и яблоне (Пидопличко, 1971), в ана-

морфной стадии отмечен на этих культурах в Киевской, Запорожской областях.

1.2.5. *К вопросу о методах борьбы с антракнозом, вызываемым C. gloeosporioides, и возможности использования штаммов гриба в качестве агента биоконтроля сорных растений*

В заключительной части этого раздела, посвященного рассмотрению одного из важнейших таксонов рода *Colletotrichum* вида *C. gloeosporioides* с телеоморфой *G. cingulata* в различных аспектах, целесообразно кратко изложить некоторые результаты исследований по развитию химических и микробиологических приемов защиты растений от антракноза, вызываемых этим возбудителем. В направлении разработки химического метода в борьбе с антракнозами проводятся широкие исследования по поиску и оценке перспективных фунгицидов в подавлении развития этих заболеваний. В отдельные годы с учетом погодных условий получены положительные результаты при использовании фунгицидов для опрыскивания в борьбе с антракнозом, вызываемым *C. gloeosporioides* и другими видами *Colletotrichum*. Приведем некоторые примеры. В Бразилии на папайе потери от поражения фруктов *C. gloeosporioides* нередко достигают 50%, эффективными в борьбе с заболеванием были беномил, цинк-ион-манеб при 5-кратной обработке растений через каждые 20 дней; фигон и карбоксин проявили умеренную активность, прифенилтин ацетат признан высокотоксичным (Bolkan et al., 1976). На бананах при аналогичных обработках в отдельные годы обнадеживающими были тиабендазол, имазалил, цинк-ион-манеб.

В США на цитрусовых культурах против возбудителя антракноза *C. gloeosporioides* некоторый эффект достигнут при 2-кратной обработке флузилазолом, каптафолом, беномилом, в то же время авторами подчеркивается их недостаточная результативность и, нередко, зависящая от нормы расхода препаратов, сроков обработки и прогноза развития болезни на культуре (Timmer et al., 1992; Timmer et al., 1993).

На сое в борьбе с антракнозом, вызываемым *C. dematium* f. sp. *truncatum*, с более широким спектром действия выявлены этиленбисдитиокарбамат, беномил, пропиконазол, манкоцеб и манеб при 2-кратном применении. Указанные действующие вещества, наряду с антракнозом, оказали положительное влияние на подавление других болезней и заметному повышению урожая культуры (Sinelair, 1995).

На землянике в юго-восточных районах США, где комплекс видов *Colletotrichum*:

C. fragariae, C. acutatum и *C. gloeosporioides* наносят существенный вред культуре, вызывая загнивание шейки, увядание и отмирание растений, в опытах *in vitro* оценивали на устойчивость к возбудителям препараты: беномил, карбендазим, каптафол, пропиконазол, каптан, хлорталонил, феримол, нуаримол, манеб и др. Минимальная концентрация *in vitro*, обеспечивающая ингибирование возбудителей составляла 100 мг/л для каптафола, хлорталонила. Многие изоляты оказались устойчивыми к беномилу, а также к карбендазиму, пропиконазолу и нуаримолу. Согласно 3-х летних данных в полевых условиях в питомниководческих плантациях земляники хорошие результаты обеспечивали еженедельные обработки каптафолом, пропиконазолом, флюсилазолом, манебом, манеб-диниконазолом (McInnes et al., 1992; LaMondia, 1993).

Следует заметить, что при частом использовании беномила в борьбе с антракнозом на различных культурах появилась большая вероятность возобновления резистентных популяций у вида *C. gloeosporioides* и других видов. В этой связи в отдельных странах применение беномила и его аналогов в период вегетации растений ограничено. Беномил чаще используется как протравитель семян пастбищных бобовых культур в Австралии, южной Америке (Davis, 1987), и злаковых: кукурузе, сорго в США, странах Африки, ограничивающий развитие возбудителей антракнозов на ранних этапах роста и развития растений (Nicholson et al., 1980; Gwary et al., 2006).

Как в теоретическом, так и в практическом плане все большее внимание в борьбе с антракнозами привлекают антиоксиданты и различные соединения фенольных групп, применяемые в смеси с перспективными химическими препаратами типа имазалил, тиобендазол и других. В опытах Khan et al. (2001) были использованы 9 антиоксидантов. Наибольшая активность была отмечена *in vitro* у соединений: бутилированного гидроксианизола, бензойной кислоты, пропилгаллата, пропилпарабена, тиомочевины. Ингибирование *C. gloeosporioides* было достигнуто при концентрации 15 мг/мл. Обсуждается перспективность использования смеси антиоксидантов и перспективных фунгицидов.

Использованию микробиологических средств борьбы с антракнозами и с другими болезнями за рубежом в настоящее время придается большое значение, учитывая разработку безопасных, экономичных и перспективных приемов борьбы. Ведущее место среди них отведено защите от антракнозов на субтропических цитрусовых, плодовых и ягодных культурах.

Так, в Южной Африке в борьбе с антракнозом на субтропических культурах, вызываемых *C. gloeosporioides*, показана возможность использования микробиологических препаратов на основе применения штаммов бактерий *Bacillus subtilis* и *Bacillus*

licheniformis. Получен высокий эффект при предуборочном опрыскивании и послеуборочном применении биоагентов. Идентифицированы метаболиты, снижающие процент прорастания конидий и высокие показатели разрушения аппрессориев гриба. Исследованиями показано, что потенциал биологического контроля против *C. gloeosporioides* очень высок, поскольку применяемые предуборочные обработки оксихлоридом меди и послеуборочные – пропиконазолом при использовании препаратов на фруктах выявили их ограниченность в подавлении болезни (Korsten, 1998). Опыты с использованием биоагентов микробиологического синтеза широко используются в США, Великобритании (Jeffries, 1998), Китае. В Китае смесь пропиконазола совместно с *Bacillus subtilis B-24* эффективно подавляла послеуборочный антракноз яблок (возбудитель *C. gloeosporioides*), на цитрусовых выделенные стабильные штаммы эндофитных бактерий подтвердили успехи биологической борьбы с антакнозом (Tan Gan Jia, 2008).

В Канаде (шт. Британская Колумбия) против антракноза черники, вызываемым *C. acutatum*, были использованы два микробиологических препарата: престон – создан в Финляндии на основе гриба *Gliocladium catenulatum* и планшилд (изготовлен в США) на основе гриба *Trichoderma harziamum*. Трехкратное применение в период цветения и плодоношения обоих агентов снижало антракноз черники на 33 и более процента (Verma et al., 2003). Таким образом, разработка эффективных биологических препаратов и использование живых бактериальных культур открывает новые возможности защиты от антракноза цитрусовых, плодовых и ягодных плантаций с учетом возрастающих требований к экологически чистой продукции.

Рассматривая таксон *C. gloeosporioides* в различных аспектах нельзя не отметить одну из интересных и характерных особенностей отдельных представителей вариабельного вида *C. gloeosporioides,* используемых в практике для биоконтроля различных сорных растений. Как известно, в последние годы за рубежом выделены стабильные штаммы *C. gloeosporioides* f. sp. *aeschynomene,* на основе которого разработан микогербицидный препарат Collego, состоящий из конидий штамма *C. gloeosporioides* f. sp. *aeschynomene* (Weidemann, 1988; Nirenberg et al., 2002), предназначенный для подавления сорных растений, наносящих существенный вред пастбищным бобовым культурам в Австралии, среди которых большое значение имеет *Stylosanthes scarba* (Thorton et al., 1994).

В США и Канаде гриб *C. gloeosporioides* в сильной степени поражает побеги *Arceuthobium campulodum* на всех стадиях его развития, вызывая скручивания побегов и

их гибель (Parmater et al., 1959). Гриб хорошо развивается на всех агаровых средах, однако спорулирует обильно лишь на жидких средах. По мнению авторов, гриб может быть использован в перспективе как биологический фактор в борьбе с омеловыми.

Генетически стабильный штамм *C. gloeosporioides* f. sp. *malvae* был выделен из активно растущего мицелия при воздействии УФ-облучения. Этот штамм устойчив к беномилу. Разработана технология и зарегистрирован микогербицид для круглолистной мальвы на посевах сои и других культур (Holmastron-Riddick et al., 1995).

Перспективность этого направления по использованию патогенов растений и/или их метаболитов для биоконтроля сорняков в настоящий период разрабатывается и в нашей стране (Гасич, Берестецкий, 2007).

Мы полагаем, что исследования по поиску перспективных штаммов *C. gloeosporioides, C. coccodes* и *C. acutatum* (возбудителя антракноза картофеля и земляники) в качестве агентов биоконтроля сорных растений заслуживают внимания.

1.3. Вид Colletotrichum lupini в современной терминологии

Необходимо признать, что среди фитопатологов нашей страны большой интерес вызвали первые сообщения о массовом поражении антракнозом люпина, вызываемым предварительно идентифицированным грибом *C. gloeosporioides*, в 1988-1993 гг. в люпиносеющих районах Брянской области (Агаев, 1993; Такунов, 1996, 1998; Якушева, 1995, 1996).

Однако следует заметить, что впервые в России сведения по антракнозу люпина с кратким описанием симптомов болезни и морфологии возбудителя приведены в книге «Определитель болезней сельскохозяйственных культур» под редакцией М.К. Хохрякова и др. (1984). Отдавая должное приоритету Бондеру, зарегистрировавшему антракноз на люпине в 1912 г. в Южной Америке, возбудитель болезни в определителе был индентифицирован как *Gloeosporium lupini* Bond.

В 1995-2000 гг. и в последующие годы в связи со вспышками болезни на обширной территории не только Брянской, но и в других смежных с нею Псковской, Тамбовской областях, в Украине и Белоруссии, катастрофический вред от этого заболевания резко возрастает.

Огромный поток информации по изучению антракноза люпина, биоэкологии возбудителя, его специализации, приемов защиты от болезни находит свое отражение в многочисленных статьях различных сельскохозяйственных журналов, рекомендациях, сообщениях. Среди публикаций следует отметить материалы научных трудов Всерос-

сийского НИИ люпина (Такунов, 1996, 1998; Якушева, 1997, 2000, 2001; Якушева, Самошкина, 1997; Миняйло, 2003 и др.); Всероссийского НИИ защиты растений Россельхозакадемии (Цветкова и др., 1994, 1995; Котова и др., 1994; Саламатова, Левитин, 1997; Котова, Кунгурцева, 2001; Кунгурцева, 1998, 2006); Всероссийского НИИ фитопатологии (Савченко и др., 1994, 1998, 2001; Рудаков, Савченко, 1997). Однако, еще ранее антракноз появился в Украине (Корнейчук, 1996, 1998), и началось его быстрое продвижение в Брянскую и другие области России, позднее в Белоруссию (Иванюк, Евсиков, 2000); Евсиков, 2000), в Литву (Лагаускас и др., 2006). Во все эти годы болезнь интенсивно проявлялась ежегодно. Всеми исследователями подтверждена идентификация возбудителя антракноза люпина как *C. gloeosporioides.*

В этом отношении также сложилось и доминировало мнение у многих зарубежных исследователей, зарегистрировавших в качестве возбудителя антракноза люпина гриб *C. gloeosporioides*. Так, в США впервые в 1943 г. Веймер описал возбудителя антракноза люпина, охарактеризовав его как *C. gloeosporioides*, указав связь гриба с *G. cingulata*. Подробные сведения о телеоморфной стадии автором не подтверждены (Weimer, 1943). Позднее нахождение *C. gloeosporioides* на люпине в США и Канаде отмечено рядом авторов (Gondran et al., 1996; Paulitz et al., 1998), в Бразилии, Чили (Gondran et al., 1986), в европейских странах: Австрии (Feiler, 1998), Франции, Польше (Frencel, 1997), а также в Австралии и других странах (Ogle et al., 1986; Weidemann et al., 1988). Нередко в качестве возбудителей антракноза люпина кроме *C. gloeosporioides* за рубежом идентифицированы виды *C. truncatum* (Weidemann et al., 1988), *C. fragariae* (Donald et al., 1984), *C. acutatum* (Reed et al., 1996; Yang, Swetingham, 1998; Лагаускас и др., 2006).

Вместе с тем, учитывая большую вариабельность *C. gloeosporioides*, многие приспособительные признаки: развитие гриба лишь в анаморфной стадии, наличие ацервул и нередко отсутствие в них щетинок, а также характер ветвления конидиеносного аппарата, размер и форма конидий – все эти признаки имеют нередко относительное значение, и возможна их изменчивость в результате воздействия условий среды.

Приведенные подходы и подробный анализ морфологических и онтогенетических критериев доступных для характеристики в отношении *C. gloeosporioides* – возбудителя антракноза люпина без проведения молекулярных анализов, вероятно, не создали основу более четкой идентификации возбудителя.

В последнее десятилетие большим вкладом в решении вопросов таксономии гриба

– возбудителя антракноза люпина, его четкой и надежной идентификации являются работы немецких ученых Ниренберга, Фейлера, Хагедорна (Nirenberg, Feiler, Hagedorn, 2002). Авторы исследовали более 100 изолятов гриба, вызывающих антракноз различных видов люпина и других растений-хозяев, полученных из европейских стран: Германии, Польши, а также с Украины, Белоруссии, России, стран Южной и Северной Америки. Были изучены морфологические, морфолого-культуральные и физиологические особенности изолятов, проведен тщательный анализ их генетической изменчивости и молекулярной идентификации изолятов путем анализа рестрикционных фрагментов рДНК и их последовательностей методом полимеразной цепной реакции (RAPD-PCR). В результате разносторонних и глубоких исследований ученые пришли к выводу, что возбудитель антракноза на люпине является отдельным видом в отличии от *C. gloeosporioides*, и имеет две разновидности *Colletotrichum lupini* (Bondar) Nirenberg, Feiler & Hagedorn comb. nov. var. *lupini* и *Colletotrichum lupini* var. *setosum* Nirenberg, Feiler & Hagedorn var. nov. (Melanconiaceae, Melanconiales, Coelomycetes, Deuteromycota).

По описанию авторов разновидность *Colletotrichum lupini* var. *lupini* на картофельно-декстрозном агаре (КДА) дает воздушный пушистый пепельно-серый мицелий. Снизу культура имеет землисто-темный цвет в центре и светло-оранжевый ближе к краям колонии. Конидии, обильно образующиеся на воздушном мицелии, цилиндрические или округлые, с закругленными концами. Размер конидий сильно варьирует: 7.0-21.5×3.5-7.0 μ. Ацервулы в колонии образуются сначала в центре, затем концентрическими кругами по диаметру культуры, конидии в них цилиндрические с одним заостренным концом, размером обычно 13.5-16.0×4.7-6.0μ. Щетинки в ложах отсутствовали. Оптимальной температурой для развития патогена является 22.5 С.

Разновидность *Colletotrichum lupini* var. *setosum* на КДА образует пушистый мицелий серо-бежевого цвета. Колонии снизу землистого или чернильного цвета в центре и палево-желтого ближе к краю. Конидии обычно образуются на воздушном мицелии, они цилиндрические с закругленными концами, размером 7.0-18.0×4.1-5.6μ. Ацервулы появлялись очень редко, обычно одиночные, с удлиненно-овальными или цилиндрическими конидиями, закругленными на одном конце и заостренными на другом, размером 7.2-20.0×4.1-5.6μ. Щетинки также отсутствовали, но при выращивании гриба на SNA с использованием фильтровальной бумаги гриб давал темные жесткие заостренные щетинки в отличие от первой разновидности. Оптимальная температура для развития гриба 25°С.

На основании изучения изолятов гриба из России авторы констатировали, что в России на люпине паразитирует гриб *C. lupini* var. *lupini*. Таким образом, немецкие ученые (Nirenberg et al., 2002) придали определенную стабильность в названии возбудителя и, благодаря принципу приоритета, назвав новую комбинацию *C. lupini* (Bondar) Nirenberg, Feiler & Hagedorn var. nov. *lupini*; эта разновидность признана типовой и подтверждена Международным кодексом Ботанической номенклатуры (МКБН).

Более подробные материалы по антракнозу люпина, диффенбахии и других культур (диагностика болезней, их распространение и вредоносность, биоэкологические особенности возбудителей) изложены авторами во второй части книги: «Антракноз люпина и других сельскохозяйственных растений».

1.4. Вид Colletotrichum graminicola на злаковых культурах

Среди большого количества видов *Colletotrichum* наряду с *C. gloeosporioides*, имеющего очень широкое распространение во многих странах мира, вид *C. graminicola* является одним из специфически важных американских видов. Этот вид имеет широкое распространение на различных злаковых культурах в США и особый вред наносит кукурузе, сорго и зерновым пшенице, ржи, овсу. Этот вид принял угрожающие размеры на восприимчивых сортах сорго и кукурузе в африканских странах, в жарких и увлажненных районах в годы эпифитотий потери урожая на сорго (крупяная культура) достигают 50% (Frederiksen, 1984). В последние 3-4 десятилетия ареал *C. graminicola* охватил страны Западной Европы: Прибалтику, Россию, Украину, Белоруссию и другие районы.

Первое описание вида было сделано Cesati и охарактеризовано как *Dicladium graminicola* (Sutton, 1966), хотя автор указывает, что подробное и более четкое описание *C. graminicola* на кукурузе было предпринято Wilson еще в 1914 г. В более поздний период по признанию ученых микологов виды рода *Dicladium* определены синонимами рода *Colletotrichum*.

В связи с широкой концепцией видов *Colletotrichum* и необходимостью исследования множества форм этого рода, учеными микологами взято за основу два различных пути развития плодоношений у грибов рода Colletotrichum.

Первый тип развития – пульвинетный (образование подушечек (ацервул) отмечен Ainsworth b Bisby в 1971 году (Мельник, 1972), а позднее – Sutton (1966) и Polytis (1976). При внедрении возбудителя образуется разрыв клеток растения-хозяина меха-

ническим путем. Кутикула и внешние эпидермальные клетки разрушаются немедленно появляющимися конидиеносцами со щетинками и вегетативными клетками. Факторы, управляющие проникновением грибов *Colletotrichum* в ткани растений, включают и механическую силу гриба и ряд энзимов, способных деградировать барьер при входе, и который определяется нормой пектинов и целлюлозы во внешних эпидермальных стенках хозяина.

Второй тип развития – гипостроматический (Arx, 1957), термин, определяющий характеристику позиции вегетативной стромы с внешними эпидермальными стенками. Ростковые тонкие гифы проникают через открытые устьица или прямо через клетки, варьирующие по толщине 0.7-5 μ, окружают паренхиматические волокна клеток и соседние клетки паренхимы и, интенсивно развиваясь, полностью пронизывают уплотненными коричневыми ветвящимися с перегородками (3-7 μ в диаметре) гифами подустьичное пространство, образуя строму – плотное сплетение вегетативных гиф, на котором позднее образуется конидиальное спороношение, разрывающее кутикулу. Конидиеносцы и щетинки могут возникнуть перед разрушением эпидермальных клеток или после образования строматической ткани или нередко формирующихся склероциев, пронизывающих внешние эпидермальные стенки.

Гипостроматический путь развития – это покоящееся состояние, характерное для вида *C. graminicola*, поражающего до 20 видов злаковых, а также и для других видов *Colletotrichum*. Среди поражаемых этими видами *Andropogon hirtis* (сорговые), *Arundinella* sp. (бамбуковые), *Cortaderia* sp. (пампасская трава), *Calamagrostis* sp. (вейник), *Poa annua* (мятлик). Некоторые виды *Colletotrichum* на бобовых (Tiffani, Gilman, 1954) продуцируют исключительно склероциальный тип роста не только на искусственных средах, но и в природных условиях; другие виды воспроизводят ацервулы. В этой связи Chilton (1943) указывает, что генетический фактор отвечает за изменчивость групп *Glomerella* (телеоморфа видов рода *Colletotrichum*), что общие различия как склероциального (гипостроматического) типа, так и типа продуцирующих конидий, контролируются определенными генами часто с аллеломорфной серией различных локусов, которые и определяют развитие таких структур. Величина и структура ацервул и щетинок являются непостоянными признаками и зависят от окружающих условий.

Так показано, для вида *C. graminicola,* в отдельных случаях на некоторых злаковых культурах при отсутствии некротических симптомов, образуются разбросанные продолговатые ложа темно-коричневого цвета, размером 200-400×100 μ с толстостенными щетинками с многочисленными луковицами в основании и направленными к верхуш-

ке, имеющих от 1 до 6 перегородок, размером 150 µ длиной и 7 µ шириной в основании. Конидии в среднем имеют величину 20×4 µ.

Признано считать, пульвинетный и гипостроматический типы плодоношений не являются критериями таксонов видов *Colletotrichum*. При гипостроматическом развитии существуют некоторые различия от пульвинетного развития плодоношений возбудителей, и, главным образом, в образовании покоящихся стром, склероциев, что может служить полезным признаком и в идентификации патогенов.

Подробные сведения о симптоматике, особенностях развития антракнозов, вызываемых видом *C. graminicola,* приводятся во второй части книги.

ЧАСТЬ II

Антракноз сельскохозяйственных и цветочных культур

2.1. Антракноз бобовых культур

Антракноз люпина

Распространение, признаки болезни, вредоносность возбудителя *Colletotrichum lupini* var. *lupini*

Антракноз люпина к настоящему времени распространен во многих люпиносеющих районах европейской части России, где возделываются три вида люпина: желтый, белый, узколистный. Ареал гриба *Colletotrichum lupini* var. *lupini* охватывает районы Нечерноземной зоны, Центрально-Черноземной зоны, Краснодарского края (Адлеровская опытная станция ВИРа, неопубликованные данные отдела зернобобовых культур ВИРа). Нет данных о встречаемости антракноза на люпине в районах с засушливым климатом (Оренбургская, Саратовская, Волгоградская, Ростовская области), а также на Урале, в Сибири, Приморском крае и других регионах России.

Однако, совершенно неожиданно в 1999-2002 гг. антракноз, вызываемый *Colletotrichum lupini* var. *lupini*, зарегистрирован впервые на доннике в Якутии (сорт донника Немюгюнский селекции ЯНИИСХ, опытное поле института) с образованием вдавленных пятен и язв серо-бурого цвета на стеблях донника и нередко на семенах, поражение которых патогеном при микологических анализах составляла от 0,5 до 2,0% (Котова, Федорова, отчет от 2001-2002 гг.).

В сопредельных странах антракноз на люпине отмечен на Украине (Корнейчук, 1996) Белоруссии (Дорожкин и др., 1978; Евсиков, 2001), Литве (Лагаускас и др., 2006) и многих странах мира.

Поражение люпина желтого, как доминирующего из трех видов люпинов, возбудителем антракноза наблюдается в течение всего периода вегетации растений.

Первые симптомы заболевания при оптимальных условиях внешней среды и наличии инфекции в посевном материале проявляются уже на всходах. В начале на семядолях появляются мелкие серовато-бурые пятнышки, позднее переходящие в оранжево-бурые язвы с последующим преждевременным отмиранием семядоли. При поражении гипокотиля и корневой шейки образуются вдавленные продолговатые пятна или продольные штрихи, со временем превращающиеся в оранжево-бурые язвы размером 0,5-2,0 см. Язвы образуются как над поверхностью почвы, так и на глубине 1-2 см. Их можно обнаружить при откапывании молодого растения. Больные всходы отстают в

росте и развитии, листья желтеют и увядают. При сильном развитии болезни образуются перетяжки, приводящие к гибели растения. На пораженной ткани при высокой влажности почвы может появляться конидиальное спороношение гриба, которое является источником инфекции для заражения здоровых растений.

В этот период болезнь распространяется очагами от единичных больных всходов, и появление новых очагов в посевах в начале вегетации происходит очень медленно в связи с появлением защитных реакций у растений люпина защитных реакций, сдерживающих развитие заболевания.

Максимальное проявление болезни наблюдается во второй половине развития растений: в фазы бутонизации, цветения и образования бобов (рис. I, II, III, IV, V, VI, VII вкладки). В эти фазы симптомы болезни появляются на стеблях, черешках листьев, цветоносах, цветках и бобах. На некоторых сортах белого и желтого люпина нередко антракноз поражает листья в виде краевых сероватых некротических пятен со спороношением гриба (в виде ацервул), при этом центральная жилка листа становится серповидно изогнутой.

При поражении черешков листьев у их основания образуются сначала бурые вдавленные пятна, которые затем увеличиваются в размерах и углубляются, превращаясь в бурые язвы. В результате черешок ломается, лист отмирает и засыхает, приобретая серо-бежевый цвет.

На стеблях, пораженных антракнозом, сначала появляются продолговатые неглубокие штрихи, которые, по мере развития патогена, переходят в оранжево-бурые язвы. Особенно заметны обширные (до 1-3 см длиной и 0,5 см шириной) глубокие язвы при проникновении патогена во внутреннюю полость стебля, что вызывает частые искривления главного или боковых стеблей с последующим изломом (рис. II). На продольном срезе пораженная ткань занимает почти весь диаметр стебля, нередко наполненный трухлявой красно-бурой, иногда – оранжевого цвета массой. На главном стебле язвы образуются, как правило, в верхней части побега, ближе к соцветию. На боковых побегах язвочки могут появляться у основания и на верхушке. В первом случае побег отламывается и засыхает; во втором – искривляется и засыхает верхушка. Такие стебли непродуктивны.

На белом и узколистном люпинах симптомы болезни отмечаются преимущественно в фазе всходов и фазе бобоформирования. На всходах образуются бурые пятнышки, впоследствии медленно разрастающиеся; на семядолях и колеоптиле возникают мок-

нущие язвы, нередко подсыхающие с образованием перетяжек, приводящих к гибели растений. Во время стеблевания и цветения болезнь отмечается лишь на отдельных растениях.

В годы благоприятные для эпифитотийного развития антракноза на стеблях и цветоносах возможно появление пятен и язвочек с розоватым налетом спороношения гриба, на листьях – пятен бежевого цвета с коричневым ободком. В посевах узколистного люпина изредка имеет место проявление антракноза с признаками уродства и отставания в росте.

Значительные повреждения возникают при поражении патогеном репродуктивных органов растений в фазу бутонизации-цветения. При этом нередко наблюдается побурение и засыхание цветков, опадение завязей или образование недоразвитых засохших бобиков. На них при благоприятных условиях погоды или при помещении во влажную камеру образуется конидиальное спороношение возбудителя.

На пораженных бобах всех видов люпина в начале появляются мелкие бурые пятнышки, позднее увеличивающиеся в размере (до 1 см и более). Сливаясь, они образуют большие темные вдавленные пятна, затем превращающиеся в язвы. Язвы глубоко проникают в створки боба, и инфекция распространяется на формирующиеся семена. Пораженная поверхность бобов, особенно у желтого люпина, покрывается многочисленными подушечками (ацервулами) конидиального спороношения, из-за которых приобретает в начале бледный, позднее ярко-розовый цвет или покрывается ярко-розовой порошистостью.

Больные семена щуплые, с коричневыми пятнами. При глубоком проникновении патогена в семена на их поверхности образуется обильный налет конидий розовато-оранжевого цвета. Такие семена полностью теряют всхожесть. Слабо и средне зараженные семена на следующий год дают больные всходы, которые являются первичным источником инфекции в поле и в продвижении болезни в различные районы люпиносеяния.

В последние 20 лет, начиная с 1990 года, в связи с массовым развитием антракноза люпина в России и соседних странах, внимание ученых к исследованию вредоносности болезни заметно возросло, а понимание значимости этой проблемы получило широкое распространение. Особое значение приобретают работы по вредоносности во ВНИИ люпина, в ВИЗРе и научных учреждениях Белоруссии.

Так, по данным И.П. Такунова (1998), с начала 90-х годов в течение ряда лет при эпифитотийном развитии антракноза при 100%-ном поражении растений потери от болезни достигали 90-100% по зерну и 60-70% – по зелёной массе.; при среднем развитии

болезни урожай снижался на 30-50% Нередко сильно зараженные посевы запахивали в почву. Посевные площади под люпином в эти годы сократились в 4,6 раза по сравнению с 70-80 годами 20 века.

В условиях Ленинградской области при сильном развитии болезни продуктивность культуры снижается на 45-65%, нередко имеет место гибель растений (Цветкова и др., 1995). Проведенные исследования по изучению вредоносности антракноза в Ленинградской области в последующие годы (1998-2000 гг.) свидетельствуют о больших потерях урожая зерна и зеленой массы (табл. 1).

В таблице 1 представлены данные по снижению урожайности люпина желтого в среднем за три года для Ленинградской области, в зависимости от степени развития антракноза. Как видно из таблицы, при уровне развития болезни 25% (1 балл) потери урожая зеленой массы составляют 11,4%, зерна – 8,5%. При интенсивности развития антракноза 4 балла потери достигают 80% по зеленой массе и 97,4% – по зерну. Зараженные семена, собранные с растений с высоким баллом поражения, при посеве на следующий год обеспечивали высокий процент гибели проростков и массовое развитие болезни на взрослых растениях.

Корреляционный анализ полученных данных выявил тесную зависимость между развитием болезни и потерями по зеленой массе и зерну. Коэффициенты корреляции составили, соответственно, -0,96±0,1 и -0,94±0,19, где отрицательный знак показывает обратную связь между этими показателями.

Таблица 1. Изменение структуры урожая люпина желтого в фазу блестящего боба в зависимости от развития антракноза в среднем за три года (сорт Брянский 6, опытное поле ВИЗР, 1998 - 2000)

Степень поражения растений, %	Урожайность в среднем на одно учетное растение					
	зеленая масса		потери по зеленой массе, %	масса зерна		потери по зерну, %
	г	%		г	%	
0	20,2±1,4	100,0	0,0	14,1±1,9	100,0	0,0
25	17,9±1,2	88,6	11,4	12,9±1,4	91,5	8,5
50	12,7±1,3	62,9	37,1	9,9±1,3	70,2	29,8
75	9,1±1.5	45,0	55,0	7,6±1,3	53,9	46,1
100	4,0±1,0	19,0	80,2	0,8±0,7	2,6	97,4
$НСР_{05}$	3,4			3,3		

Рассчитанное на основании многолетних данных уравнение регрессии по потерям зеленой массы в зависимости от степени поражения растений антракнозом имеет вид:

y_1=0,897x_1-10,13,

где y_1 – недобор урожая зеленой массы с одного растения, г;

x_1 – процент развития болезни в фазу бобообразования.

Уравнение регрессии по потерям массы зерна имеет следующие показатели:

y_2=1,132x_2-25,3,

где y_2 – недобор массы семян с одного растения, г;

x_2 – процент развития антракноза в фазу образования бобов

По экспериментальным материалам и полученным уравнениям построены графики зависимости продуктивности растения культуры от степени развития болезни в фазы цветения и образования бобов (рис. 2 и 3). При наличии данных о развитии болезни они позволяют прогнозировать возможные потери урожая люпина желтого в полевых условиях в различных регионах страны.

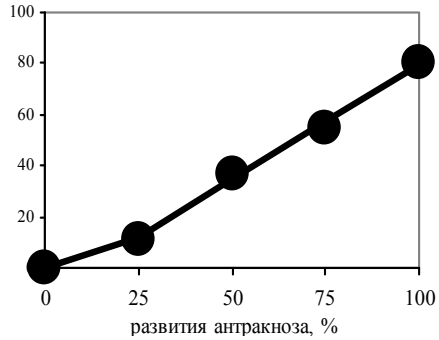

Рис. 2. Снижение в % зеленой массы растения желтого люпина от антракноза

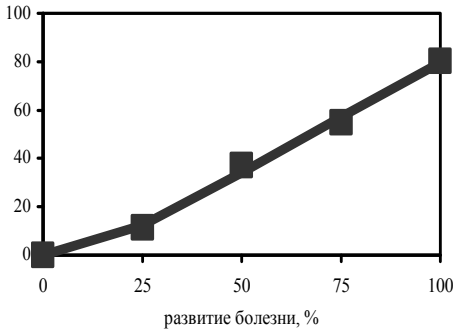

Рис. 3. Снижение в % массы семян растения желтого люпина от антракноза

Известно, что грибы, развивающиеся на кормовых и ценных пищевых растениях, нередко, а иногда в значительной степени, снижают кормовую и пищевую ценность различных сельскохозяйственных растений. Влияние на растение образующихся вторичных метаболитов у возбудителя антракноза люпина остается в настоящее время не изученным.

Вместе с тем, во ВНИИ люпина были проведены исследования влияния скармливания зараженной вегетативной массы люпина желтого на продуктивность дойных коров (Такунов, 1996). Анализ результатов показал, что включение в рацион животных сильно зараженного антракнозом корма привело к снижению их молочной продуктивности на 9,2-33,8% по сравнению с контрольной группой. Продолжительное кормление зараженной вегетативной массой и проявление токсинообразования гриба может привести к микотоксикозу животных.

За рубежом потери зерна при поражении антракнозом также значительны. Так, на Украину, где появление заболевания зарегистрировано еще в 1983 году (Корнейчук, 1998), антракноз предположительно был завезен селекционерами с семенами люпина изменчивого (*Lupinus mutabilis*) из стран Южной Америки, после чего произошло исключительно быстрое расселение возбудителя болезни на территории Украины и Брянской области РФ. На Украине многие сорта и гибриды на госсортоучастках вследствие болезни потеряли свою селекционную ценность.

В европейских странах, в частности в Австрии в 1993 г. антракнозом была уничтожена значительная часть посевов люпина белого, из-за чего возделывание этой культуры было поставлено под угрозу (Feiler et al., 1998). Сходная картина наблюдалась во Франции, Польше; в странах Южной Америки: Бразилии, Чили (Gondran et al., 1986), а также в США, Канаде. Болезнь приводила также к ощутимым потерям, вызывая снижение урожая зерна до 30-50%.

Вполне достоверным является утверждение австралийских ученых еще в 1998 году, что во всех странах с сырым и умеренно теплым климатом семенная инфекция в крайне низкой норме, равной 0,001%, может ежегодно приводить к потерям урожая зерна до 30% (Nirenberg et al., 2002).

Морфология и культуральные особенности патогена

В целях изучения морфолого-культуральных особенностей гриб выращивали на различных питательных агарах и при глубинном культивировании на жидких питательных средах: на среде Чапека, отваре люпина.

Возбудитель антракноза люпина, по данным наших исследований, развивается только в анаморфной стадии как *in vitro* (рис. VIII и IX), так и *in vivo*. В процессе своего развития гриб образует обильный септированный бесцветный мицелий, со временем приобретающий светло-серый или коричневатый оттенок. Мицелий растет как на питательных средах, так и при закладке пораженных частей растений во влажную стерильную камеру. Толщина гиф составляет 2-5 μ у молодого мицелия и 5-10 μ при его старении.

Через 5-10 дней на КГА (табл. 2) патоген образует конидиальные ложа – ацервулы (подушечки). Последние хорошо различимы на поверхности колонии, довольно плоские, округлые или слегка продолговатые. Образующиеся в них в большом количестве конидии придают им цвет от розовато-оранжевого до ярко-оранжевого. Колония приобретает ярко-оранжевую окраску, реверс не пигментирован, но временами на поверх-

ности образуются темно-серые «бугорки», придающие ему черную крапчатость. При неблагоприятных условиях (сухости воздуха и $t< 15^0$) гриб может образовать хламидоспоры. Хламидоспоры имеют округлую, иногда неправильную форму, с более толстой оболочкой по сравнению с другими клетками гиф, 7-9 μ в диаметре.

Изредка на КГА отмечено образование и аппрессориев, которые большей частью округлые, эллипсоидальные, редко неправильной формы, размером 3,6-4,8 μ.

По периферии колонии на КГА со временем образуется толстостенный уплотненный мицелий, на гифах которого возникают небольшие спорокучки конидий, последние могут также формироваться на коротких боковых ветвях мицелия. Конидии одноклеточные большей частью цилиндрические с закругленными концами, реже суженные к одному концу, иногда эллипсоидальные, прозрачные, содержащие зернистую плазму. При длительном культивировании на питательных средах отмечено образование микроконидий, размером 2,4-4,8x2,0-2,8 μ.

При глубинном культивировании на отварах из семян люпина гриб образует сначала рыхлые пушистые сросшиеся колонии сероватого цвета. Через 10-15 дней они превращаются в поверхностную слизистую пленку серовато-бурого цвета без наличия выраженных ацервул. Пленка состоит из мицелия и огромного количества конидий, изредка и микроконидий. Жидкая среда из семян люпина наиболее оптимальна для выращивания большого количества инфекционного материала *C. lupini* var. *lupini*. Этот метод выращивания гриба на жидких вытяжках из семян люпина с массивной дозой инфекционного материала рекомендован для использования в иммунологической практике в целях выявления сортообразцов, устойчивых к антракнозу. Инокулюм может применяться в лабораторных условиях в фазу проростков (рис. 4) и в полевых условиях на инфекционных фонах. С некоторой модификацией можно использовать и метод проращивания семян и заражения проростков суспензией конидий в рулонах фильтровальной бумаги (Лихачев, Якушева, 1998).

Рис. 4. Экспресс-метод определения устойчивости сортов люпина желтого:
слева – зараженные проростки; справа – контроль (сорт Брянский 6)

Таблица 2. Сравнительная характеристика морфолого-культуральных признаков изолятов *Colletotrichum* spp., выделенных с различных растений-хозяев (на 30-й день, КГА)

Вид возбудителя	Растение-хозяин	Характеристика колонии	Форма и размер конидий	Наличие сумчатой стадии
Colletotrichum lupini var. *lupini* изолят 101 (Брянская обл.)	люпин желтый	колония полукомпактная, в центре бело-розовая из-за обилия ацервул, беспорядочно расположенных по колонии	цилиндрические с закругленными концами, редко суженные к одному концу, 4,9-6,1х8,-19,2 µ	нет
Colletotrichum lupini var. *lupini* изолят 105 (Ленинградская обл.)	люпин желтый	колония компактная, вначале светлая, затем грязно-серого цвета с ацервулами, расположенными концентрическими кругами	та же	нет
Colletotrichum lupini var. *lupini* изолят 5 (Якутия)	донник	колония слизистая, полупогруженная в субстрат, иногда складчатая, светло-розового цвета, край колонии отчетливый с темным ореолом и многочисленными конидиями	размер конидий 2,8-3,2х9,6-14,0 µ, размер аппрессориев 4,5-4,8 µ	нет
Colletotrichum gloeosporioides изолят 101 (Ленинградская обл.)	диффенбахия	колония компактная, низкого роста, грязно-серого цвета из-за появившихся темных строматических структур - псевдотециев гриба	конидии на растениях образуются в ацервулах, имеющих темно-коричневые щетинки, размер конидий 2,63,8х13,4 µ	псевдотеции скучены в группы, их созревание наблюдается через 40-50 дней (подробнее см. «Антракноз диффенбахии»)

Проведенный корреляционный анализ показал наличие тесной связи в оценке устойчивости сортов при заражении инокулюмом конидий гриба проростков и взрослых растений в поле.

Одним из важных факторов, влияющих на развитие *C. lupini* var. *lupini*, является температура. Температура регулирует рост мицелия, интенсивность образования конидий, процесс их прорастания и длительность инкубационного периода болезни.

У грибов, вызывающих антракноз различных растений, довольно широкий температурный диапазон для роста и развития. Он составляет от 2-3 до 40^0 (Ибрагимов, 1954; Wastie, 1972). По данным авторов, оптимум для развития многих патогенов находится в пределах $20\text{-}30^0$.

В целях определения влияния температурного режима на развитие возбудителя антракноза люпина нами были проведены лабораторные и оранжерейные опыты. Гриб *C. lupini* var. *lupini* выращивали в чистой культуре на различных агаровых средах в диапазоне температур от 5 до 35^0. В процессе роста колоний гриба систематически фиксиро-

вали прирост мицелия и интенсивность спорообразования.

Наибольший прирост мицелия на различных агаровых средах наблюдается в интервале 20-25^0 (рис. 5). Оптимальной температурой для развития мицелия является температура 22^0 (рис. 6). При температуре ниже 10^{0}С рост мицелия гриба резко замедляется, диаметр колонии патогена при этой температуре достигает на 15 сутки культивирования лишь 1 см.

Те же закономерности отмечены и в опыте по изучению влияния температуры на процесс спорообразования. Максимум образования конидий у возбудителя антракноза люпина отмечен при температуре 20^0 и составляет 5,0х10^5 шт./мл на 35 сутки, при 25^0 количество образующихся конидий снижается, достигая 2,0х10^5 шт./мл на 35 сутки (рис. 7). При низких (ниже 5^0) и высоких (выше 30^0) температурах процесс конидиеобразования резко замедляется.

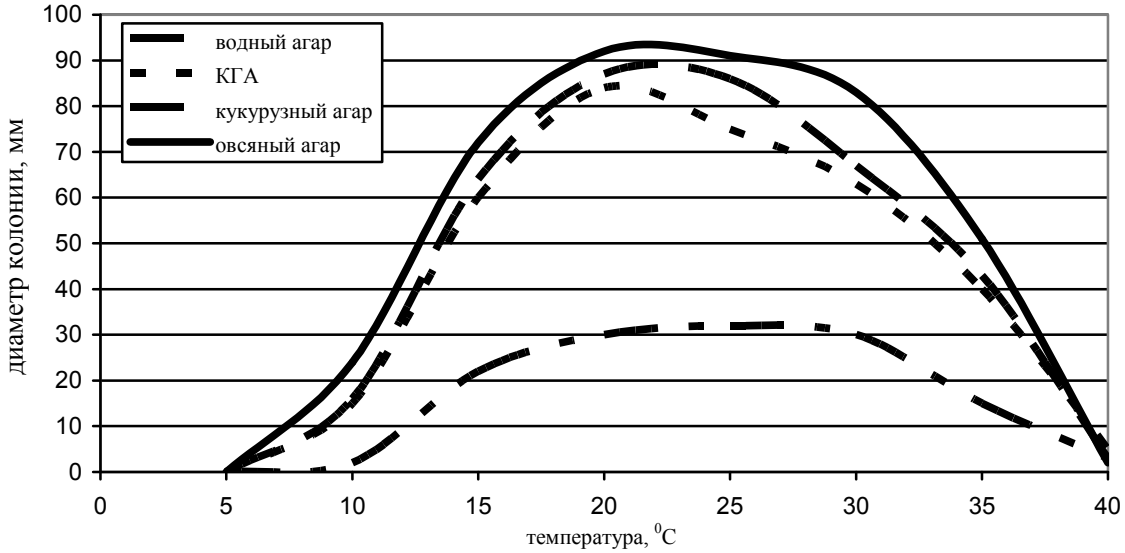

Рис. 5. Скорость роста мицелия гриба *Colletetrichum lupini* var. *lupini* на разных средах (лабораторный опыт, изолят 341, 1998)

Таким образом, возбудитель антракноза люпина по своим морфолого-культуральным характеристикам (текстуре колоний, образованию ацервул, морфологии конидий, особенностей формирования на КГА аппрессориев, отношению к температорному фактору) не выходит за рамки вида *Colletotrichum lupini* var. *lupini*, признанному Кодом МБН (Index Fungorum, 2002-2003).

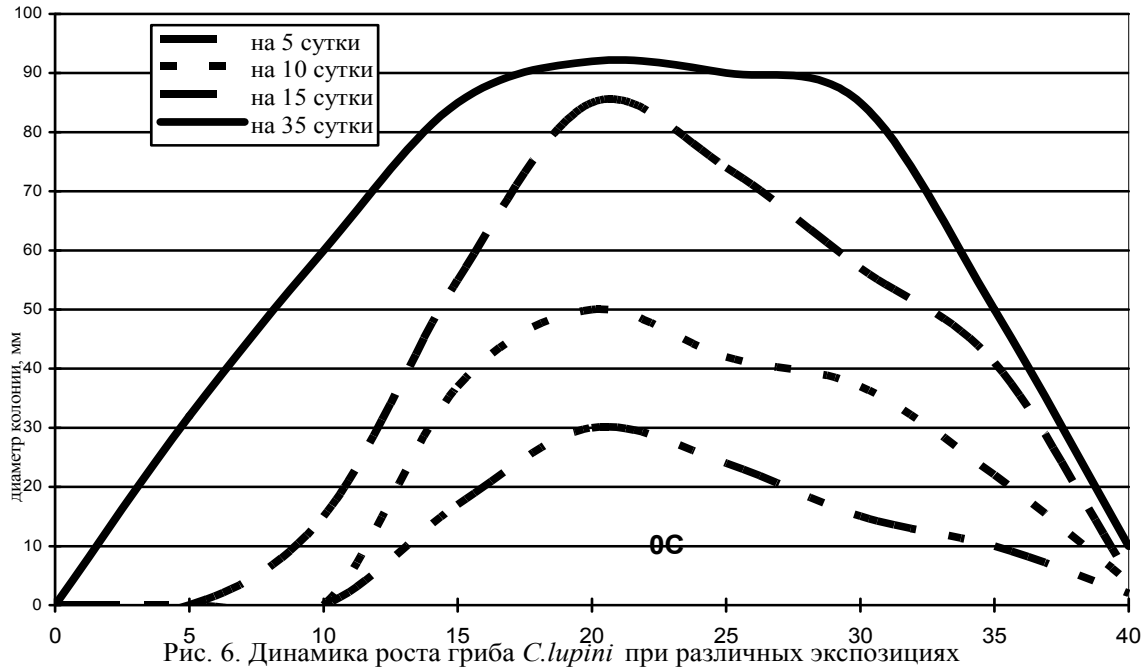

Рис. 6. Динамика роста гриба *C.lupini* при различных экспозициях температуры и времени (лабораторный опыт, изолят 341, 1998)

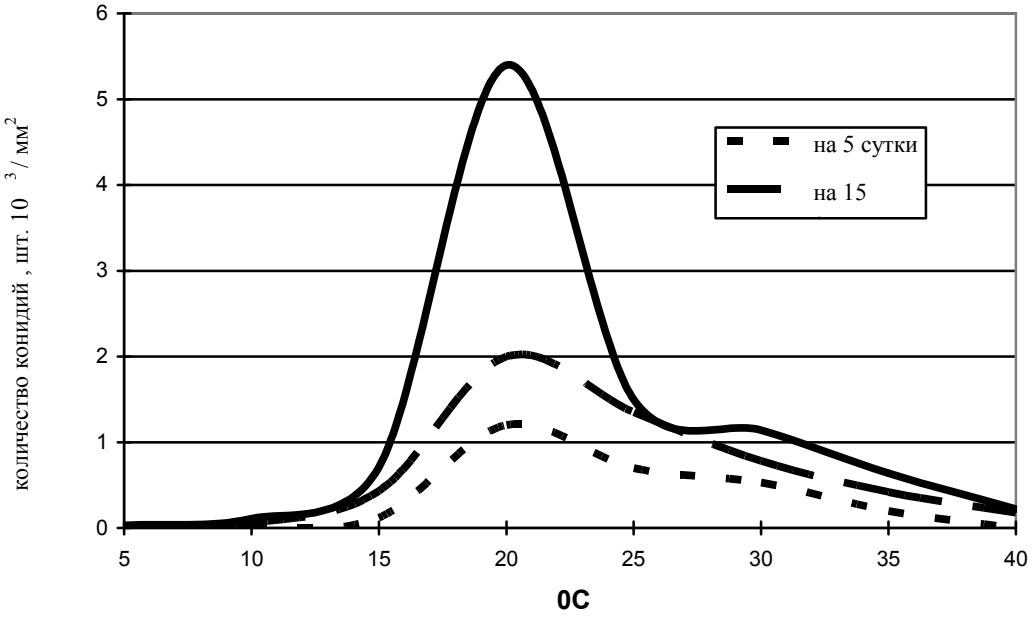

Рис. 7. Интенсивность конидиеобразования гриба *C. lupini* на КГА (лабораторный опыт, изолят 341, 1995)

Цикл развития возбудителя

В процессе изучения гриба *Colletotrichum lupini* var. *lupini и*сследователями было установлено, что в России возбудитель антракноза люпина развивается только в анаморфной стадии. Онтогенез гриба включает вегетативную стадию (мицелий с хламидоподобными телами) и бесполую стадию (конидиальное спороношение: ацервулы с массой конидий и отсутствием щетинок, характерных для других видов *Colletotrichum*.

В процессе многолетнего изучения возбудителя антракноза в различных районах Брянской, Ленинградской, Псковской областей, а также анализа пораженных растений из других районов и при культивировании гриба на питательных средах образование сумчатой стадии (телеоморфы) не отмечено, что подтверждает данные немецких ученых (Nirenberg et al., 2002) о гомоталличности *Colletotrichum lupini* var. *lupini*.

Возобновление инфекции ранней весной в поле происходит за счет высева зараженных семян и оставшихся в поле зараженных растительных остатков. Образующиеся при прорастании зараженного семени диффундирующие экссудаты, богатые органическими соединениями, создают благоприятные условия для активизации покоящегося мицелия и образования мелких лососевого цвета ацервул с конидиями на поверхности больного семени. Затем споры переносятся ветром с частичками почвы, каплями дождя и обеспечивают начальный этап заражения проростков и распространение болезни на всходах.

Конидии гриба (рис. 8) являются основным источником возобновления и распространения антракноза в период вегетации. Их распространение происходит во время ливней с ветрами, а также с насекомыми. Попадая на растение, споры прорастают в ростковые трубки только при 100% влажности воздуха, или в каплях воды. Нередко при прорастании в набухших конидиях имеет место образование поперечной перегородки. На скорость прорастания конидий большое влияние оказывает не только наличие влаги (при влажности воздуха 90-95% прорастание конидий не отмечено), но и температура воздуха.

Они успешно прорастают в капельножидкой влаге при $t=20^0$ уже через три часа, образуя ростковые гифы, на которых впоследствии образуются характерные для видов рода *Colletotrichum* структуры – аппрессории (рис. 9 и 10).

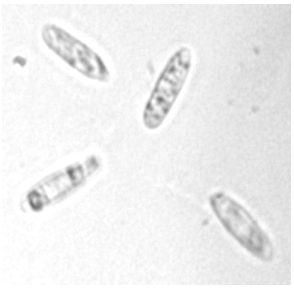

Рис. 8. Конидии гриба *Colletotrichum lupini* var. *lupini*

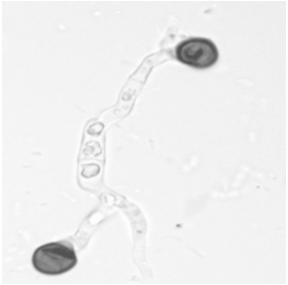

Рис. 9. Прорастающие конидии гриба *Colletotrichum lupini* var. *lupini* с образованием аппрессориев

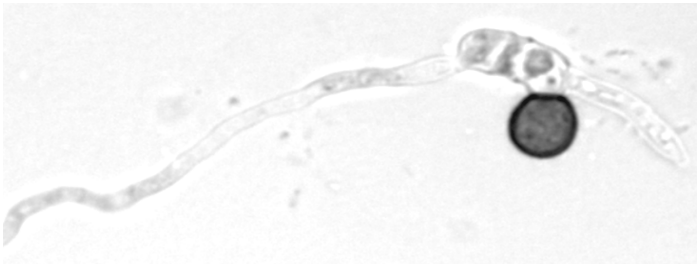

Рис. 10. Аппрессорий возбудителя антракноза люпина

Наблюдения за процессом прорастания конидий позволяют сделать заключение, что при высокой плотности конидий (более $1x10^7$ шт./мл) в каплях воды отмечен ингибирующий эффект процесса прорастания спор, которые, по нашему мнению, оказывают угнетающее действие друг на друга, что приводит к замедлению прорастания в течение длительного времени. По данным отечественных авторов (Талиева и др., 1957; Дмитриев и др., 1976; Полянская и др., 2004), процесс самоингибирования спор при прорастании был обнаружен и у возбудителей бурой и листовой ржавчины зерновых культур, у возбудителей фузариозов и др. Авторы указывают, что урединии ржавчинных грибов выделяют целый ряд веществ, отрицательно влияющих на прорастание спор. В отношении *C. lupini* var. *lupini* правильность высказанного нами предположения о самоингибировании спор в процессе прорастания (при их высокой концентрации) подтверждают данные зарубежных авторов (Marks et al.,1965; Nicholson et al., 1989). По их мнению, образование в ацервулах гриба *C. gloeosporioides*, близкого *C. lipini*, в естественных условиях и на питательных агаровых средах свободных аминокислот и, прежде всего, пролина, обеспечивает защиту конидий от воздействия неблагоприятных условий внешней среды. Обогащенное пролином слизистое вещество ацервул также защищает конидии от токсических фенолов и других соединений, содержащихся в растениях, и препятствует их прорастанию.

Таким образом, стимулирующий эффект при прорастании конидий с низкой плотностью их в каплях воды в лабораторных и полевых условиях на поверхности растительной ткани связан с освобождением спор из слизи и достаточной обеспеченностью их кислородом.

В полевых условиях на поверхности пораженных органов период жизнеспособности конидий непродолжителен: они нередко погибают при сухой погоде, при длительном освещении солнцем, под действием других биотических и абиотических факторов.

При благоприятных для развития условиях (оптимальная температура 20-24^0) конидии образуют ростковые трубки после экспозиции спор в каплях воды на поверхности ткани растений. Спустя 15-20 часов на ростковых трубках формируются вначале светлые, затем меланизированные аппрессории (до 1-3 на конидию) с жесткими стенками, плотно фиксирующиеся на кутикуле клеток растения-хозяина.

Сосредоточенные на поверхности растений аппрессории, в противоположность конидиям, могут оставаться жизнеспособными в течение 1-2 месяцев. При наступлении благоприятных условий они образуют инфекционную гифу, проникающую через восковой слой над кутикулой и верхние эпидермальные клетки и под действием ингибиторов растения-хозяина, нередко оставаясь в покоящейся стадии до наступления фазы восприимчивости у растения. Затем патоген проявляет высокую активность, и появляются симптомы болезни.

Рассмотрим роль растительных остатков в передаче инфекции. В литературе отсутствуют или приводятся скудные прямые доказательства роли зараженных растительных остатков в передаче инфекции возбудителя антракноза на люпине.

До 90-х годов прошлого столетия большинство зарубежных и отечественных авторов (Weimer, 1943; Milles et al., 1984) в качестве возбудителя антракноза люпина идентифицировали гриб *Colletotrichum gloeoesporioides* с сумчатой стадией *Glomerella cingulata*. Однако, авторам не удалось экспериментально доказать, что пораженные растительные остатки люпина с наличием *G. cingulata* (пока этот вопрос остается открытым) могут создавать очаги инфекции в почве и способствовать появлению болезни в полевых условиях.

В связи с выявленной в России особенностью развития возбудителя антракноза люпина – образование лишь анаморфной стадии – возникла проблема в уточнении роли зараженных растительных остатков как источника инфекции.

С этой целью в природных условиях в осенний период были собраны растительные остатки люпина (створки бобов, стебли), с образовавшимися на их поверхности многочисленными плотными ацервулами, и заложены в капроновые сеточки и оставлены на поверхности почвы, в поверхностном слое почвы (2-3 см), а также в теплице и под навесами на открытом воздухе.

Для установления возможности перезимовки конидий ранней весной, начиная с апреля-мая месяца, проводили микроскопическое исследование растительных остатков. Анализ створок бобиков, лежащих в толще перезимовавших на почве растительных остатков, выявил наличие сохранившихся малозаметных отдельных подушечек *C.*

lupini var. *lupini*, покрытых плесневыми грибами родов *Alternaria*, *Cladosporium*, *Botrytis*, *Penicillium*. Освобожденные из-под налета сапротрофных грибов ацервулы были нами использованы для приготовления суспензии конидий плотностью 1х104 шт./мл с дальнейшей инокуляцией растений люпина в теплице в фазах стеблевания и начала бутонизации.

Как видно из представленных на рис. 11 данных, перезимовавшие конидии на створках бобов, находящихся в кучах растительных остатков и в почве на глубине 2-3 см, сохраняют жизнеспособность в течение длительного периода (до года) и являются дополнительным источником инфекции в весенне-летний период. В лабораторных опытах прорастало до 50% перезимовавших конидий с образованием меланизированных аппрессориев (табл. 3) и лишь в конце лета отмечено резкое снижение их способности к прорастанию. Сходные данные по заражению растений антракнозом при инокуляции их перезимовавшими конидиями получены и в опытах 1995-2001 гг.

Таблица 3. Прорастание конидий гриба *Colletotrichum lupini* var. *lupini* после перезимовки на растительных остатках (лабораторный опыт, 1994-1995)

Вариант	проросшие конидии, %									
	март		апрель		май		июнь		август	
Растительные остатки на поверхности почвы	52,3	42,5*	51,4	40,3	50,3	40,5	40,4	32,3	29,3	21,3
Растительные остатки под навесом	58,7	44,3	52,3	44,8	48,7	36,3	43,5	35,3	34,8	28,8

* Процент конидий, образовавших аппрессории.

Покоящийся мицелий *Colletotrichum. lupini* var. *lupine* в зараженных растительных остатках, как показали наши исследования, в весенний период продолжает вегетативное развитие сапротрофно, образуя на поверхности перезимовавших остатков конидиальное спороношение в виде мелких светло-лососевых ацервул со спорами. Последние при условии чередующихся увлажнении и высушивании, температуре $>16^0$ сохраняют свою инфекционность.

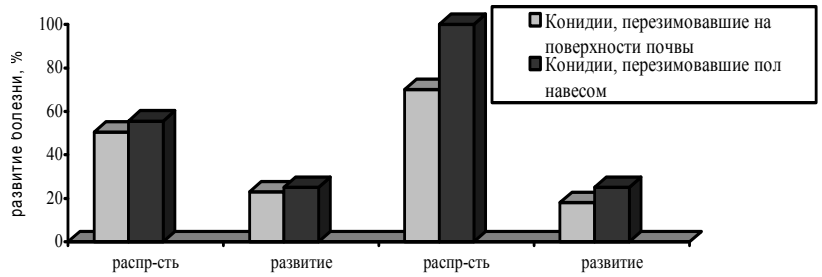

Рис. 11 . Патогенность изолятов Colletotrichum lupini var. lupini, выделенных из перезимовавших остатков люпина (сорт Брянский 27, вегетационный опыт)

Таким образом, зараженные растительные остатки в сараях, зернохранилищах, в массе соломы, оставленной в поле и в почве, могут быть малозаметным, но действенным источником инфекции при повторной культуре и других агроценозах с люпином.

Возбудитель антракноза люпина обладает высоким биотическим потенциалом. В период вегетации на пораженных органах растения в ацервулах образуются конидии в огромных количествах. На всходах, стеблях, соцветиях, бобах формируются единичные или многочисленные ацервулы, которые функционируют в свою очередь очень долго, образуя все новые и новые конидии. Последние распространяются в приземном слое воздуха и оседают на поверхности растений.

Количество осаждаемых конидий в различные фазы онтогенеза растений варьирует (табл. 4). В период всходов оно может ориентировочно составлять от $0{,}13 \times 10^3$ шт./лист, в период цветения возрастает до $5{,}7 \times 10^4$ шт./лист. В период бобообразования, по нашим данным, численность осаждаемых конидий на листьях и формирующихся бобах люпина может варьировать от 5 до 10×10^5 шт./лист (опытное поле ВИЗР, Ленинградская обл., 2001-2005 гг.), превышая критический порог, обеспечивающий массовое развитие болезни.

Таким образом, анализ материала по биологии гриба *C. lupini* var. *lupini*, накоплению и резервации его инфекции позволяет утверждать, что проявление «критических фаз» развития антракноза на люпине – фазы бутонизации, цветения, бобообразования (Савченко, Рудаков, 1998; Цветкова, Котова и др., 1994; Якушева, 1997) – обусловлено высоким потенциалом инфекционных единиц на поверхности растений (конидий и жизнеспособных аппрессориев), предрасположенностью восприимчивых сортов (типа Жемчуг, Кастрычник, Брянский 6). Эти причины в годы с повышенной влажностью приводят к разрушительным эпифитотиям.

Таблица 4. Количество осаждаемых конидий в посевах люпина в зависимости от фазы онтогенеза растений и интенсивности развития антракноза (полевые опыты, Брянск, 1995)

Сорт	Фаза развития растений	Количество конидий, шт./лист	Распространенность антракноза, %	Развитие антракноза, %
Брянский 6	розетка начало стеблевания бутонизация цветение	$0,13x10^3$ $0,99x10^3$ $0,22x10^4$ $1,32x10^4$	25,0 един. поражение 30,0 50,0	8,7 един. поражение 10,0 25,0
Нарочанский	розетка	$0,53x10^3$	10,0	2,0-3,0
Кастричник	бутонизация-начало цветения	$3,66x10^4$	60,0	20,0-25,0
Жемчуг	розетка стеблевание цветение	$0,27x10^3$ $0,11x10^4$ $5,65x10^4$	0,0 един. поражение 55,0-60,0	0,0 един. поражение 35,0-45,0

По нашему предположению, снижение иммунологических свойств растений люпина в фазы бутонизации-плодообразования связано с изменением физиолого-биохимических процессов у растений и снижению их устойчивости к антракнозу. Вопрос о потере устойчивости люпина в процессе онтогенеза к болезни сложен и недостаточно исследован. По работам А.В. Конарева (1997) известно, что терпены и алкалоиды у люпина выступают как компоненты антибиоза по отношению к различным возбудителям болезней люпина, в т.ч. и к антракнозу. Снижение фенолов, в том числе, и хинолиновых алкалоидов к периоду плодообразования возможно и объясняет высокую чувствительность растений к поражению их *C. lupini* var. *lupini*.

В перспективе большое значение представляют более глубокие исследования, связанные с изменением физиологических и биохимических процессов в растениях люпина в различные фазы его роста и в периоды наибольшей восприимчивости к *C. lupini* var. *lupini*. Материалы представляют интерес в целях оптимизации приемов защиты и селекции люпина на устойчивость к болезни.

Паразитизм, специализация

Проблеме изучения паразитической активности возбудителя антракноза люпина в последние годы посвящен ряд работ отечественных и зарубежных исследователей (Агаев, 1991, 1993; Якушева и др., 1996; Савченко, Рудаков, 1998; Котова, Кунгурцева,

2001; Евсиков, 2001; Корнейчук, 1998 и другие). Высокую патогенность возбудителя болезни на люпине характеризует и быстрое распространение этого заболевания и его высокая вредоносность как в России, в странах Западной Европы, так и на американском континенте и в Австралии.

В наших опытах по патогенности *C. lupini* var. *lupini* опрыскивали суспензией конидий в концентрации10^4 спор/мл растения разного возраста: от фазы всходов до фаз цветения и плодообразования. Результаты исследований показали, что на ранних этапах в фазу всходов отмечена слабая степень развития болезни с продолжительным инкубационным периодом – 14 дней при $t=15^0$, тогда как в период цветения и плодообразования развитие заболевания достигает максимальных значений при $t=24\text{-}25^0$ и инкубационном периоде 4-6 дней (табл. 5).

Таблица 5. Патогенность *C. lupini* var. *lupini* на растениях люпина разного возраста (оранжерейный опыт, сорт Брянский 6, 1995).

Возраст растений, дни	Фаза развития растений	Температура воздуха	Инкубационный период, дни	Поражение растений, %		Степень восприимчивости
				P*	R*	
15	всходы	15-16	14	60,0	15,5	+*
20	розетка	20-21	6	55,5	25,5	+
30	стеблевание	20-21	6	100,0	31,2	++
45	нач. цветения	24-25	4	100,0	75,0	+++
>50	бобообразование	20-21	6	100,0	80,0	+++

* P – распространенность болезни, R – развитие болезни, + восприимчивость растений слабая, ++ восприимчивость средняя, +++ восприимчивость высокая.

В другом опыте исследовали вирулентность отдельных момноизолятов брянской популяции патогена на различных районированных в 1997 г. сортах люпина желтого. Результаты опытов (табл. 6), свидетельствуют о высокой их вирулентости на пяти сортах люпина и являются доказательством высокой паразитической активности гриба *C. lupini* var. *lupini*.

Таблица 6. Вирулентность моноизолятов гриба *C. lupini* var. *lupine* на сортах желтого люпина (вегетационный опыт. 1997, по данным О.В. Кунгурцевой)

Изолят / Сорт	Развитие болезни*, %								
	106	107	108	202	203	206	303	304	305
Дружный 165	66,7	87	98,7	88,2	75	98	66,7	95,2	87,5
Брянский 6	71,2	95,7	78,9	96,7	77,3	89	75	87,5	85
Брянский 27	85,2	78,9	80,5	84,6	76,3	91,5	74,9	80,6	78,4
Кастричник	87,3	75,7	90	79,2	86,4	96,5	90,5	75	66,8
Ипутьский	78,6	85,9	93,6	78	81,8	87,3	86,9	90,1	64,2

* Учет проводили на растениях в фазу бутонизации-цветения.

Интересные данные приводит Wastie (1972) в отношении паразитизма *C. gloeosporiodes*, поражающего ряд тропических культур. По данным автора, эффективная споровая доза ($ЕД_{50}$) после 16 часов инокуляции гевеи для *C. gloeosporiodes* составила 260 спор на инфекционную каплю, а минимальная доза при инокуляции растений составляет всего лишь 4 споры на каждый $мм^2$ поверхности листьев, что подтверждает высокую способность возбудителя к паразитизму.

Данные по изучению специализации патогена (табл. 7) показывают, что *C. lupini* var. *lupini* сравнительно узкоспециализированный возбудитель, приуроченный к поражению основного растения-хозяина – различных видов люпина, в умеренной степени – донник. Другие культурные растения как источник инфекции не имеют значения.

Таблица 7. Специализация возбудителя антракноза люпина на видах растений (по: Цветкова и др., 1994; Евсиков, 2001).

Вид	Поле	Лаборатория	Вид	Поле	Лаборатория
Сем. *Fabaceae*			*Melilotus albus* (Desr.) – донник белый	0	+
Lupinus luteus L. – люпин желтый	+++	+++	*Trifolium pratense* L. – клевер луговой	0	++
L. albus L. – люпин белый	++	+++	*Astrogalus* – астрагал	0	++
L. angustifolius L. – люпин узколистный	+	+++	*Acacia albiba* L.– акация беловатая	0	0
L. polyphyllus Lindl. – люпин многолетний	+++	+++	Сем. *Poacea*		
Vicia sativa L. – вика посевная	0	++	*Triticum vulgare* – пшеница обыкновенная	0	+
V.cracca L. – мышиный горошек	0	+	Сем. *Araceae*		
Lathyrus pratensis L. - чина луговая	+	++	*Diffenbachia humilis* – диффенбахия приземистая	0	0
Faba bona L.– кормовые бобы	0	0			
Phaseolus vulgaris (L.) Sav. – фа-					

Вид	Поле	Лаборатория	Вид	Поле	Лаборатория
соль обыкновенная	0	0	Сем. *Salicaceae*		
Cicer arietinus L. – нут (бараний			*Populus alba* – тополь белый	0	0
горох)	0	++	Сем. *Rosaceae*		
Glycine max L. – соя	0	0	*Fragaria ananassa* – земляника		
Pisum sativum L. – горох посевной	0	0	садовая	0	0
Medicago sativa L. – люцерна посевная	+	+			
M. lupulina L.– люцерна хмелевидная	0	+			

* +++ заражение сильное, ++ умеренное, + слабое, 0 – отсутствует.

Динамика развития заболевания и элементы прогноза

Развитие антракноза люпина в различные годы в значительной степени зависит от погодных условий вегетационного периода. В результате многолетних наблюдений установлено, что основным фактором, определяющим динамику проявления антракноза на люпине, является количество осадков, выпадающих в июне-июле. Среднесуточная температура должна быть не ниже $18\text{-}20^0$, оптимум для развития возбудителя – $20\text{-}22^0$.

В оранжерейных опытах было проверено влияние продолжительности увлажнения растений на развитие антракноза. Растения в фазу стеблевания инокулировали суспензией конидий патогена и накрывали полиэтиленовыми пакетами для создания влажной камеры с влажностью 98-100%. Результаты позволили выявить тенденцию нарастания болезни с увеличением периода увлажнения (табл. 8). Из приведенных данных видно, что в полевых условиях при температуре воздуха $18\text{-}22^0$C для заражения растений достаточно нескольких часов (3-5) увлажнения (дождь, роса). При более продолжительном увлажнении и наличии достаточного количества инфекции возможно развитие эпифитотии антракноза. В тоже время при низких температурах воздуха важную роль играет длительность периода увлажнения.

По материалам наблюдений в естественных условиях установлена связь между распространенностью и развитием болезни и суммой выпадающих осадков, а также среднемесячными температурами в фазы от всходов до начала плодообразования.

Таблица 8. Влияние продолжительности увлажнения растений люпина желтого на развитие антракноза (оранжерейный опыт, сорт Брянский 6, температура 18-22^0, фаза бутонизации, 1995)

Продолжительность увлажнения, часы	Гибель растений, %	Распространенность болезни, %	Развитие болезни, %
Контроль (без увлаж.)	12,0	44,6	18,9
3	27,0	52,3	27,8
7	29,0	66,8	31,2
18	48,0	76,4	43,4
24	62,0	83,7	51,3
48	78,0	97,4	88,3
72	100,0	100,0	100,0

Данные по динамике развития антракноза в Ленинградской области в 1997-2000 гг. представленны на графике (рис. 12). Они наглядно показывают, что в вегетационные сезоны 1998 г. (количество осадков за июнь-июль составило 97,4% от средней многолетней) и 2000 г. (количество осадков за июнь-июль составило 131,5% от средней многолетней) выпало наибольшее количество осадков, влияющих на развитие эпифитотий. Распространение и степень развития болезни достигли высокого уровня 100% и 90% соответственно.

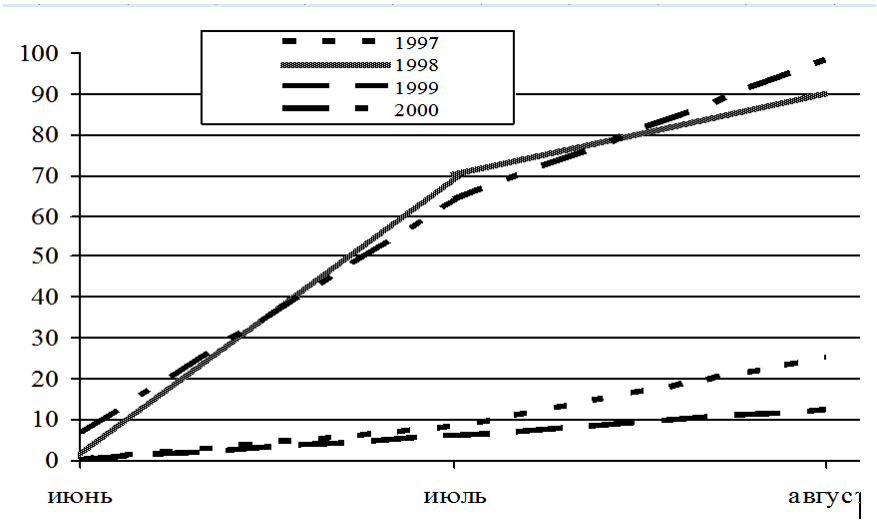

Рис. 12. Развитие антракноза в % на желтом люпине в 1997-2000 гг.

Дополнительно нами был проведен сопряженный анализ погоды и развития болезни за ряд лет в условиях Ленинградской области. Для корреляционного анализа были взяты данные по развитию антракноза за 8 лет, количеству выпавших за июнь-июль осадков и среднемесячные температуры за этот же период. На эти месяцы в условиях

Ленинградской области приходятся уязвимые для болезни фазы развития растений люпина. В других зонах для расчета нужно брать показатели за другие месяцы, на которые приходится восприимчивый период у растений.

Расчеты показали тесную связь между проявлением и развитием болезни и наличием осадков (r=0,83) и слабую обратную связь с температурой за этот же период (r=-0,32). Рассчитанный множественный коэффициент корреляции (R=0,85) показывает, что совместная связь рассмотренных факторов с развитием болезни существенна, что создает возможность для прогнозирования развития антракноза (Котова и др., 2001).

Корнейчук А.С. (1998) для условий Украины отмечает, что вспышки болезни наблюдаются в годы, когда коэффициент увлажнения достигает 0,8-1,2, а гидротермический коэффициент поднимается до 1,6-3,0. Такие показатели могут служить предикторами для прогноза эпифитотий антракноза люпина на территории Украины и ряде регионов РФ.

Меры борьбы

Антракноз люпина, развитие которого за последние три десятилетия нередко достигало размеров эпифитотий, приводящим в ряде случаев к неблагоприятным последствиям, требует комплексного подхода к внедрению всех апробированных защитных мероприятий в адаптивных зональных системах, направленных на оздоровление фитосанитарного состояния и повышение продуктивности культуры.

В связи с особенностями биологии возбудителя антракноза – способности его сохраняться в зимний период в зараженных семенах и на послеуборочных растительных остатках в виде покоящегося мицелия и конидиального спороношения (ацервул) – из агротехнических мероприятий приобретают значение: соблюдение севооборотов, адаптированных в зоне; исключение повторных посевов люпина, территориальное удаление семенных и производственных посевов, ранние сроки сева, приёмы оптимальной обработки почвы и внесение сбалансированных доз удобрений в период вегетации, направленных на повышение плодородия почвы и создание благоприятных условий для роста и развития растений.

Установлено, что плотность посева семян мало влияет на характер полевой устойчивости растений. Посевы люпина с нормами высева 0,8; 1,0; 1,2 млн всхожих семян на га в эпифитотийные годы поражались примерно одинаково (80-90 %). Не влияют на развитие антракноза также способы посева растений (Кононов, 2000).

Убирать и обрабатывать целесообразно сначала слабо пораженные посевы в целях ограничения контакта здоровых и зараженных семян. Заметно снижает развитие болезни и посев люпина в смеси с зерновыми культурами. При смешанных посевах снижается плотность восприимчивых растений. Злаки частично играют роль защитного фактора в распространении инфекции. В смешанном люпино-ячменном посеве поражение антракнозом снижается в 2-8 раз (Кононов, 2000).

Ограничить развитие антракноза в агроценозе люпина позволяет использование смеси сортов, отличающихся по типу устойчивости к патогену. возможно и использование схемы чередования сортов различных видов люпина, где слабо поражаемые сорта служат барьером для массового проявления болезни в посевах.

Важным аспектом в получении здоровых растений является посев незараженных семян, т. к. больные семена являются главным источником инфекции. Обычная зараженность семян составляет в годы эпифитотий на желтом люпине от десятых долей до двух десятков процентов. Это очень высокий уровень заражения, т. к. порог, выше которого можно ожидать существенных потерь урожая, составляет сотые доли процента (Миняйло, 2003). Лучше высевать семена после 2-3 лет хранения. Патоген в посевном материале сохраняется 1-2 года, в дальнейшем его жизнеспособность резко снижается.

Одной из наиболее эффективных и безопасных мер борьбы является протравливание семян. Установлено, что при 90-95% эффективности протравливания зараженность семян снижается примерно в 10 раз. Но полное подавление семенной инфекции невозможно, т. к. иногда патоген проникает внутрь семян, а внутренняя инфекция плохо подавляется даже системными препаратами. Препятствует этому, видимо, и сбрасывание оболочки семени вместе с протравителем вскоре после прорастания.

Определенную трудность создает и высокая чувствительность люпина к фунгицидам. Многие триазольные препараты эффективны против антракноза, но они очень сильно ингибируют рост гипокотиля люпина.

В последние годы на базе ВНИИФ и ВНИИ люпина была выполнена большая работа по изучению возможных протравителей на люпине. Было изучено в лабораторных условиях более 180 препаратов (Руцкая и др., 2001; Савченко и др., 2001; Миняйло, 2003). Особенно активными при протравливании семян оказались баковые двойные и тройные смеси различных фунгицидов. Наиболее эффективны были препараты: альто, даконил, витавакс 200 ФФ (34% в.к.), матадор, опустоп, рекс, спортак, танго и другие (Руцкая и др., 2001). Во ВНИИФ в полевых испытаниях наибольшую эффективность

показали дивиденд (3% к.с.), дивиденд стар, опус топ и скор (Савченко и др., 2001). В.А.Миняйло в своей работе (2003) указывает, что эффективной в течение ряда лет была смесь ципроконазола, прохлораза и карбоксина. Эффективность обработки в среднем за 6 лет составила 60,8% и прибавка урожая была в среднем 10 ц/га.

Белорусские ученые рекомендуют использовать для протравливания семян фундазол (50% с.п.), раксил Т (51,5% к.с.), раксил ТМ (гель 20,3%), дивиденд, витавакс 200 ФФ и максим (2,5% т.с.) (Иванюк и др., 2001).

Обработка вегетирующих растений не всегда способна защитить урожай и снизить потери от болезни. Даже 3-4 опрыскивания в течение вегетации не дают нужного эффекта. Это связано с особенностями биологии патогена и растений люпина. В Германии на белом люпине шесть обработок позволили получить урожай с малым развитием антракноза, однако, такие многочисленные обработки невозможны по экономическим и экологическим причинам.

В России в последние десятилетие широкие испытания фунгицидов в борьбе с антракнозом на вегетирующих растениях люпина проведены во ВНИИ люпина. Наибольший эффект получен при двукратном опрыскивании растений перед цветением (Миняйло, 2003; Пимохова и др., 2012). При этом использовали смесь на основе прохлораза, фенпропиморфа и эпоксиконазола. При обработке вегетирующих растений во ВНИИ люпина эффективны были баковые смеси танго+спортак+корбел (0,5+1+0,25 кг/га), матадор+спортак+корбел (0,25+1+0,4 кг/га), райдер+спортак+корбел (0,75+1+0,4 кг/га). Проводить опрыскивание растений следует в фазы стеблевания - бутонизации. Обработку вегетирующих растений целесообразно проводить только на семенных посевах, сочетая ее с протравливанием семян. Сроки обработок и их кратность следует выбирать с учетом интенсивности развития болезни и погодных условий. При этом показано, что мало эффективна обработка фунгицидами при сильном поражении растений до цветения (Такунов, 1996).

Все выше перечисленные и протестированные фунгициды находятся только на стадии испытаний и не включены в список разрешенных к применению пестицидов. В «Каталоге пестицидов и агрохимикатов, разрешенных к применению на территории РФ (2012 г.)» указан только протравители ТМТД, ВСК (400 г/л тирама) при норме расхода 6-8 л/т.

Для ослабления отрицательного действия препаратов на люпин рекомендуется заделывать семена на минимальную глубину, сеять во влажную почву в оптимальные сроки, избегать тяжелых почв.

В период вегетации опрыскивание фунгицидами кормовых посевов в борьбе с антракнозом на люпине не рекомендовано в связи с санитарными ограничениями.

Наиболее эффективный и безопасный метод борьбы с антракнозом люпина – это использование в посевах устойчивых сортов. Трудность заключается в том, что до последнего времени отсутствовали устойчивые сорта люпина, особенно желтого (табл. 9). В связи с этим в последние годы серьезное внимание стали уделять узколистному люпину, имеющему много толерантных к антракнозу сортов.

Таблица 9. Поражаемость различных сортов люпина антракнозом в условиях Ленинградской области (полевой опыт, опытное поле ВИЗР, 1996 и 1998 гг.).

№ п/п	Сорт	Происхождение	Развитие болезни, %			
			1996		1998	
			цветение	бобы	цветение	бобы
Lupinus luteus L.						
1.	Академический 1	Беларусь	79,2	84,2	20,9	95,3
2.	Гродненский	Украина	76,3	54,3	25,0	75,5
3.	Факел	Украина	79,7	81,3	13,6	35,4
4.	Нарочанский	Беларусь	73,2	52,67	42,0	20,8
5.	БСХА-382	Беларусь	76,4	54,3	0,0	10,4
6.	Мотив-369	Украина	50,9	70,4	12,5	50,0
7.	Жемчуг	Россия	72,0	69,7	11,3	82,5
8.	Ипутьский	Россия	70,7	67,2	12,5	83,8
9.	Брянский 6	Россия	70,9	58,7	16,3	90,3
10.	Дружный 165	Россия	57,3	46,6	16,7	92,5
11.	Брянский 27	Россия	40,9	60,2	77,5	82,5
Lupinus albus L.						
1.	Горизонт	Украина	24,05	14,2	50,0	81,25
2.	Приморский	Украина	23,85	25,9	12,5	87,5
3.	Старт	Россия	39,2	43.5	85,0	64,6
4.	Мановицкий	Россия	35,0	24.6	41,65	64,6
Lupinus angustifolius L.						
1.	Новозыбковский 34-34	Беларусь	9,15	15,65	75,0	100,0
2.	Розовый	Беларусь	6,9	7,5	41,65	43,75
3.	Беняконский 484	Беларусь	6,25	0,0	0,0	50,0
4.	Беняконский 335	Беларусь	24,45	12.5	10,0	27,5

5.	Немчиновский 846	Россия	10,05	3,4	0,0	37,25
6.	Тимир-1	Россия	9,5	9.1	0,0	65,0
7.	Узколистный 103	Россия	19,45	12.5	25,0	35,5
8.	Брянский 123	Россия	17,65	7.1	56,25	89,0
9.	Силена	Беларусь	23,85	31,8	50,0	55.0

В более ранних работах (Гришина, Дебелый и др., 1991) среди образцов желтого люпина выявлены устойчивые к антракнозу: 4320/15, 4317, 1264, 1021, 3255, 963. Устойчивым образцом признан № 500. Перспективными сортами люпина узколистного являются Ладный, Mut-1, Ланедекс 1 селекции Г.А.Дебелого.

В настоящее время во ВНИИ люпина в течение ряда лет ведется работа по поиску устойчивых форм люпина. Было протестировано более 2000 сортов и сортообразцов из гибридного материала (отечественной селекции), коллекции ВИРа и мутантного материала люпина желтого (Такунов и др., 2001; Якушева, 2001; Вишнякова, 2001). Среди проверенного материала не было обнаружено высоко или среднеустойчивых сортов.

Путем индивидуального отбора среди мутантного и гибридного материала сотрудниками ВНИИ люпина выделены образцы люпина желтого, отличающиеся устойчивостью на разных стадиях онтогенеза (Якушева и др., 2001). Среди семи образцов (№ 2486а, 2598, 2961,1640, 2556, 2026, 3168) на инфекционном фоне выделены единичные растения, которые выжили на фоне полной гибели остальных и сохранили урожай. Из представленных образцов наибольшее внимание заслуживают растения, выделенные из образцов №№ 1640 и 2026. Они на инфекционном фоне отличались высокой устойчивостью на стадии стеблевания и средней в фазу бобообразования (Якушева, 2001). В результате создан материал, позволяющий получить сорта желтого люпина, устойчивые к антракнозу.

В лабораторных условиях во ВНИИ люпина были оценены на устойчивость к антракнозу 600 образцов люпина узколистного и 100 сортов люпина белого. Большинство образцов поражались в сильной степени, но при оценке выделись формы с высокой и средней устойчивостью. Развитие антракноза на проростках этих образцов составляло, соответственно, 16-28,8% и 30,8-44,4%. Позднее выявлены номера узколистного люпина ФЛК-130 и ФЛК-11-1 с минимальным поражением антракнозом. Они рекомендованы для использова- ния в дальнейшей селекционной работе (Якушева, Соловьянова, 2005). По мнению авторов, сорта белого люпина Детер 1, Дега, слабо поражае-

мые антракнозом, также как и сорт Гамма, могут давать стабильный урожай в условиях Брянской, Орловской, Рязанской и других областей Нечерноземной зоны.

Наиболее полно потенциал люпина узколистного сейчас используется в Австралии, где посевная площадь составляет 1262 тыс. га, валовый сбор зерна при урожайности 10,5 ц/га достиг 1320 тыс. т зерна (Свитингем, 2001). Устойчивость к антракнозу у австралийских сортов контролируется доминантным геном An. Этот ген был обнаружен у дикой португальской формы P.1. 1683. В настоящее время устойчивость к антракнозу передана коммерческим сортам люпина узколистного из Австралии, новой Зеландии, США (Курлович и др., 1989; Генофонд и селекция зерновых бобовых культур…/под ред. Б.С. Курловича и С.И. Репьева, 1995).

На втором месте по интенсивному использованию узколистного люпина в сельском хозяйстве находится Беларусь, где ежегодно засевается 50,4 тыс. га при средней урожайности 12,6 ц/га. Дальше идут Польша, страны Африки, Испания, Чили, Россия и Германия.

В условиях Белоруссии у люпина узколистного были выявлены сорта с относительно высокой устойчивостью Першацвет, Гелена, Данко, Миртан, Бисер, Кристалл и Метель. Эти сорта рекомендованы для дальнейшей селекции на устойчивость (Иванюк и др., 2000).

В последние годы интересные исследования по оценки сортов, образцов и линий люпина желтого по семенной продуктивности и поражаемости антракнозом проведены при Брянской государственной сельскохозяйственной академии. В условиях умеренной и жесткой эпифитотий антракноза (2008-2009 гг.) при оценке коллекционного, гибридного и селекционного материала (6 поколение от скрещивания 2002 г.) на Новозыбковском опорном пункте и опытных полях ВНИИ люпина сотрудниками Брянской ГСХА методом поэтапного индивидуального отбора выявлен ряд устойчивых к антракнозу генотипов (более 15) с высокой семенной продуктивностью как для размножения и формирования сортов, так и для использования в гибридизации.

Перспективный сортообразец люпина желтого 1-00-2-9 слабовосприимчивый к антракнозу, был передан исследователями в государственное сортоиспытание и для организации элитного семеноводства (Пузиевский, 2009).

Существенный вклад в настоящее время в селекцию сортов желтого люпина, устойчивых к антракнозу, вносит ГНУ ВНИИ люпина. Так, в Госреестр селекционных достижений для Центрального региона рекомендован сорт Пересвет (ВНИИ люпина),

за годы испытаний на госсортоучастках слабо поражающийся антракнозом; сорт Родник как слабо поражаемый фузариозом и антракнозом рекомендован для Северного и Центрального регионов. Сорта люпина желтого Надежный и Демидовский (авторы А.С.Якушева, Н.Н.Соловьянова, М.И.Лукашевич) созданы методом многократного индивидуально-семейного отбора в 2007-2008 гг. на искусственном инфекционном фоне из полученных ранее гибридных комбинаций устойчивых форм и сочетающих в своем генотипе устойчивость к антракнозу, фузариозу и вирусной узколистности. Заслуживает внимания и сорт Престиж (авторы А.С.Якушева, Н.Н.Соловьянова, Т.Н.Слесарева, М.И.Укашевич), который отличается устойчивостью к антракнозу, фузариозу, вирусной узколистности и высокой урожайностью (23-30 ц/га) и с 2009 г. рекомендован для Центрального региона страны.

В перспективе в селекционной работе по выведению устойчивых к антракнозу сортов желтого и других видов люпина наряду с методами многократного индивидуального отбора на инфекционном фоне заслуживают внимания и вопросы внутривидовой изменчивости гриба *Colletotrichum lupini* var. *lupini*, возможности выявления новых рас, выявления генов устойчивости сортообразцов и особенностей микро эволюционных процессов патогена и его взаимосвязей с растением-хозяином.

Антракноз фасоли

Возбудитель болезни – *Colletotrichum lindemuthianum* Br. et Cav. Антракноз является одной из наиболее вредоносных болезней фасоли в России, широко распространенной как в центральных и южных районах, так и при возделывании посевов фасоли в Нечерноземной зоне, Сибири, Приморском крае.

Название антракноз происходит от греческого слова «язва». Возбудитель болезни был впервые описан Саккардо в 1972 г., который отнес возбудителя к *Gloeosporium lindemuthianum*. В дальнейшем при изучении систематики и морфологических особенностей возбудителя, учитывая появление характерных для вида *Colletotrichum* щетинок в ацервулах гриба, Бриози и Кавара переименовали его видовое название в *C. lindemuthianum* (Тетеревникова-Бабаян, 1964). Под этим названием гриб идентифицирован и в монографии Н.И.Васильевского и Б.К.Каракулина «Паразитные несовершенные грибы. Меланкониевые». Изд-во АН СССР (1950). Антракноз фасоли широко известен в сопредельных странах с Россией и многих странах мира: в Азии: Китае, Индии и других юго-восточных странах, странах Западной Европы, Северной и Южной Америке, Африке, Австралии.

Болезнь поражает все надземные части растений: семена, при прорастании семян заболевание проявляется на семядолях, подсемядольной части стебля, позднее у взрослых растений – на стеблях, листьях, ветвях и черешках, цветках, бобах. На семядолях появляются красновато-коричневые пятна, в центре которых во влажную погоду возникают розоватые подушечки – конидиальное спороношение возбудителя. На листьях, стеблях, черешках появляются темные вдавленные продолговатые пятна с обильным экссудатом спор. Сливающиеся пятна на стеблях подсыхают, образуются продольные трещинки, сочные ткани загнивают, вызывая перелом стебля, черешков, нередко засыхание листьев или их съеживание и уродливость. На бобах сначала образуются мелкие округлые бурые пятнышки. По мере развития болезни пятна сливаются с появлением округлых до 1-1.5 см углубленных пятен с образованием язв. Последние нередко захватывают всю толщу створки боба и переходят на семена. На пораженных влажных семенах поверхность пятен покрывается светло-розовыми подушечками с конидиями возбудителя (рис. 13). Больные семена позднее твердеют, сморщиваются, приобретают темно-серую, иногда черную окраску и теряют всхожесть.

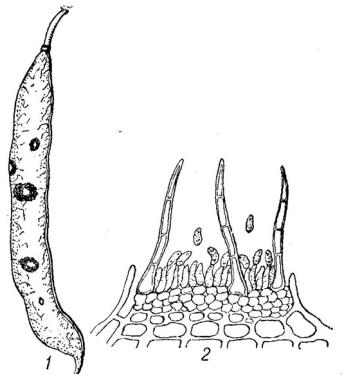

Рис. 13. Пораженные антракнозом бобы и конидиальное спороношение возбудителя

Вред от антракноза состоит в снижении всхожести семян, выпаде всходов, искривлении стеблей и листьев, их надлому, что приводит к резкому снижению урожая. Потери от антракноза фасоли на отдельных участках или производственных посевах по различным регионам страны могут быть значительными в зависимости от возделывания скороспелых и восприимчивых сортов и метеорологических условий по годам. Так, в Ленинградской области по данным Чжан Хе Цзин (1960) в годы с теплым дождливым летом на восприимчивом сорте Щедрая снижение урожая фасоли достигало 54%. В Армении (Тетеревникова-Бабаян, 1964) вредоносность антракноза на фасоли проявляется прежде всего в порче зерновой фасоли, резкое снижение ее всхожести (до 70%), сморщивании, затвердении зерна, понижении его вкусовых качеств. Такие семена непригодны для употребления в пищу. Во влажные годы отмечено сильное поражение зеленых бобов, в результате чего их пищевая ценность резко снижается.

В пораженной ткани гифы интрацеллюлярные и интенсивно проникающие в некротическую ткань бобика или других органов. Часто они плотно агрегатируются в

псевдопаренхиматическую строму в эпидермальных клетках, включая 1 или 2 ряда паренхимы, ниже этого района формируется плодоношение – ацервулы (подушечки).

Рядом авторов Г.Р.Ибрагимов (1964), Д.Н. Тетеревникова-Бабаян (1964) показано, что зараженные семена, в которых гифы гриба агрегатируются в псевдопаренхиматическую строму, хранящиеся более длительный период до 7-9 лет, все еще содержат жизнеспособный мицелий, на котором образуется конидиальное спороношение и при посеве семян возможно заражение проростков всходов фасоли. Наибольший процент заражения растений до 92% наблюдается при посеве больных семян одногодичного хранения. Авторами также показано, что в остатках пораженных бобов, листьев и стеблей, перезимовавших в различных условиях, сохраняется жизнеспособный мицелий, который, наряду с пораженными семенами, служит источником первоначального заражения на следующий год.

В США Диллард и др. (Dillard et al, 1993) отмечают: жизнеспособность мицелия гриба на растительных остатках на поверхности почвы может сохраняться лишь в течение 3^x зимних месяцев, в то же время *C. lindemuthianum* обнаруживали в течение 22 месяцев подряд независимо от того, на какую глубину в почву на 10-20 см были помещены растительные остатки. Установлена взаимосвязь между концентрацией инокулюма в перезимовавших остатках сильно пораженных растений фасоли и массовым развитием болезни в следующем вегетационном сезоне.

Расселение спор гриба в период вегетации осуществляется с помощью воды, дождя, капелек росы, а также нередко с ветром и насекомыми. Большое значение для ускорения скорости развития болезни имеет возраст тканей. Быстрее всего она протекает на молодых тканях. В этом случае достаточно возникновение конидиального спороношения в виде подушечек на семядольных листочках при посеве зараженных семян или на поверхности перезимовавших зараженных растительных остатках, чтобы заболевание при благоприятных условиях быстро распространилось на всей плантации. Конидии на зараженных органах растений образуются в огромных количествах, на одном пятне листа может образоваться до 50 подушечек, каждая из которых может формировать до 1 млн. конидий. Конидии одноклеточные овальные или продолговатые 17×4.8 μ в среднем.

Возбудитель *C. lindemuthianum* обладает плеоморфизмом. Н.А.Наумов (1952), Д.Н.Тетеревникова-Бабаян (1964) отмечают, что кроме конидиальных спороношений (ацервулы, подушечки) возбудитель антракноза при неблагоприятных условиях роста, в чистых культурах при голодании развивает колонии от светлого до серого цвета, в

молодом возрасте гифы ветвящиеся, септированные с плотными стенками, шириной 1.5-2.5μ. Позднее в мицелии формируются хламидоспоры, пикниды с пикноспорами и склероции.

Конидии на поверхности растений в каплях воды прорастают в аппрессории, ростковые трубки которых образуют гифы, разрывающие кутикулу и подкутикулярный слой, затем по мере внедрения гиф гриба и энзиматического воздействия на клетки растений образуются пятна, язвы с диаметром до 1.0 см. Инкубационный период обычно длится от 3 до 15 дней в зависимости от чувствительности растения, его возраста, экологических условий, где большое влияние оказывает температурный фактор (Васильевский, Каракулин, 1950). Так по Г.Р.Ибрагимову (1954), прорастание конидий на питательной среде при оптимальной температуре 24°С начинается через 3.5-4 часа, и через 10 часов на питательной среде прорастают на 85-90%. В обычной же воде через 20 часов проросшими бывают всего лишь 1-1.5% конидий. Рост мицелия на агаре происходит в более широких пределах от 3-4°С до 40°С при оптимуме 22-25°С. В природных условиях (осадки, росы) умеренная температура в пределах 20-22°С благоприятствует развитию антракноза. Подтверждением этого является сильное развитие болезни в дождливые и умеренно теплые годы в Нечерноземной зоне, районах ЦЧЗ, и менее вредоносно заболевание в засушливых районах Поволжья и юга страны.

Возбудитель болезни *C. lindemuthianum* узкоспециализированный. Круг питающий растений возбудителя ограничивается преимущественно различными видами фасоли и, прежде всего *Phaseolus vulgaris*. Изредка антракноз встречается на коровьем горохе (*Vigna sinensis*) и нередко на кормовых бобах (*Faba bona*). За рубежом *C. lindemuthianum* в отдельные годы поражает сою (*Glicinia max*). Так китайским исследователем Ванг в 1993 г. в условиях хранения пораженных антракнозом бобов сои при низкой температуре идентифицирована телеоморфа гриба *Glomerella lindemuthianum*. При инокуляции диагноз болезни сои подтвердился как при заражении конидиями, так и аскоспорами. В чистой культуре сначала развивалось конидиальное спороношение, появление телеоморфы в культуре отмечено лишь через несколько пересевов. Этот факт, по мнению автора, свидетельствует о том, что гриб гомоталличен.

Позднее, в 2005 г., на фасоли детально исследовано 19 мексиканских изолятов *C. lindemuthianum,* способных формировать телеоморфную стадию. Выявлено 3 типа: отрицательный, потенциальный и положительный. Признано, что все штаммы самостерильны, и только одна комбинация образовала фертильные псевдотеции (Rodriguez-

Guerra et al., 2003).

В связи с высокой генетической изменчивостью *C. lindemuthianum* внедрение устойчивых сортов фасоли в настоящий период осложняется наличием у возбудителя биологических рас с разной вирулентностью по отношению к различным сортам.

В 90-х годах были известны 8 рас возбудителя антракноза: альфа, бета, гамма, лямбда и др. (Tu, 1988; Курлович, 1991). Выявлен высокоустойчивый сорт Cornell 49-242. По мнению авторов, доминантный ген Are, обуславливающий устойчивость к большинству рас антракноза фасоли, не защищает от наиболее агрессивной расы «каппа». По устойчивости к этой расе выделены сорта Reuka, Bo-22.

В настоящее время (Rodriquez et al., 2003) исследовано более чем 100 патотипов или рас *C. lindemuthianum,* идентифицированных в различных странах мира, из них 41 раса найдена в Мексике, при этом отмечено, что высокая степень вариабельности у патогена наблюдается именно в этом регионе. С помощью маркеров проведена сравнительная оценка изменчивости изолятов и доказано отсутствие взаимосвязи между фенотипом, генотипом и анастомозирующими группами. Авторы считают, что 2 основных фактора включаются в процесс изменчивости патогена в одной местности, а именно: изменчивость зависит от мутаций возбудителя или парасексуальной изменчивости и интродукции новых линий возбудителя в местную популяцию.

В последние годы проводятся интенсивно исследования по выявлению устойчивых к антракнозу сортов фасоли в Мексике, Коста-Рике, США, Бразилии (Ansari et al., 2004; Rodriguez-Guerra et al., 2005). В Мексике выделена устойчивая линия A-193, устойчивость которой контролируется одним доминантным геном; в Бразилии, по данным авторов, сорт Michelite, также обладает одним доминантным геном Co-11, независимым от известных генов группы Co (1-10).

Меры борьбы. Высокий агрофон, соблюдение ротации культуры. Важное значение из мероприятий в борьбе с антракнозом фасоли имеет использование для посева здоровых семян. В осенний период при уборке фасоли необходимо проводить отбор семян со здоровых растений и их сортировку путем отделения больных и щуплых семян. В отдельных районах возможен завоз здоровых семян из засушливых зон, где антракноз не вредоносен и организовано семеноводство перспективных и высокопродуктивных сортов фасоли.

Весной необходимо проводить обеззараживание семян путем использования высокоэффективных препаратов, обеспечивающих защиту всходов от первичной инфекции и стимулирующих рост и развитие растений. На фасоли «Каталогом пестицидов и аг-

рохимикатов, разрешенных к применению на территории РФ в 2010 г.» предусмотрен для протравливания семян (с увлажнением 5-10 л/т) – тирам (ТМТД ВСК (400 г/л) – 6-8 л/т.

Установлено сравнительно меньшее развитие болезни и ее вредоносности при применении смесей сортов фасоли, содержащих 25 и 50% устойчивого сорта в посевах, использование для посева сортов с прямостоячими побегами, менее поражаемых антракнозом, чем летние посевы с ползучими побегами.

В России селекционерами ВНИИ зернобобовых и крупяных культур, Крымской опытно-селекционной станции, ВНИИ селекции и семеноводства овощных культур, Северо-Кавказского НИИ горного и предгорного сельского хозяйства, Алтайского НИИ сельского хозяйства рекомендованы устойчивые и слабо поражаемые антракнозом сорта: Мечта хозяйки, Сиреневая, Уфимская, Шоколадница, Аришка, Грибовская 92, Драгинская, Зинаида, Золушка, Изумрудная, Креолка, Лика, Октава, Палома, Паулиста, Полька, Протка, Рашель, Унидор, Фантазия.

Антракноз гороха

Возбудитель болезни – *Colletotrichum truncatum* Weidem. (= *C. pisi*).

Это заболевание встречается в различных странах мира, где возделывается эта культура. Однако в России распространение этого заболевания крайне ограничено. Впервые болезнь была обнаружена в 1938-40 гг. на опытных посевах гороха Омского сельскохозяйственного института (Антонова, 1940). Автор отмечает, что впервые это заболевание появилось в 1890 г. в Эквадоре, позднее в США, в 1912-1920 гг. А.А.Ячевский в «Определителе болезней» (1937) кратко сообщает о возможном появлении антракноза в отдельных районах страны. В 70-80 гг. по данным специалистов по защите растений в книге «Обзор распространения болезней в России», антракноз на горохе был зарегистрирован в Уральском регионе (Пермская, Свердловская, Челябинская области) в слабой и умеренной степени распространения болезни. Полагаем, что болезнь была местного происхождения. В последующие годы 90-99 гг. при массовом обследовании производственных посевов гороха в ряде областей в Нечерноземной и Центрально-Черноземной зонах поражение растений гороха антракнозом не отмечено.

Полагаем, что это заболевание в нашей стране распространено значительно шире, чем имеющиеся сведения о появлении болезни в отдельные периоды в Сибири и Уральском регионе. Такое распространение, а именно, разрывы в ареалах патогена со временем стираются, и болезнь может быстро прогрессировать и нанести вред культу-

ре гороха. В связи с этим считаем целесообразным охарактеризовать антракноз, вызываемый *C. truncatum*, более подробно, используя отечественную и зарубежную литературу, в целях уточнения ареала распространения болезни не только на горохе, но и других родственных бобовых культурах: вике, чечевице, кормовых бобах, коровьем горохе (*Vigna sinensis*) и др.

Приводим краткое описание признаков болезни, эколого-биологические особенности возбудителя. Антракноз поражает листья, стебли, бобы растений гороха. На листьях появляются пятна неправильно-округлой формы без резких границ темно-коричневого цвета с желто-бурой окраской в центре, разрастающиеся от 1 до 2-3.5 мм в диаметре. Позднее на пятнах появляются мелкие подушечки оранжевого цвета с черными щетинками.

На стеблях пятна щелевидные удлиненные, иногда овальные от 1 до 6 мм длиной и 1-3 мм шириной, желто-бурого цвета с образованием на них мелких оранжевых подушечек с многочисленными щетинками медно-красного оттенка. Позднее по всей поверхности пятен на листьях и стеблях образуются мелкие черные склероции, сильно пораженные стебли в результате появления на них язвочек надламываются и нередко отстают в росте и развитии. На бобах пятна 2-5 мм вначале палевые, затем красно-бурые с плодоношением в виде мельчайших оранжевых подушечек со щетинками, затем появляются угольно-черные склероции, нередко в виде сплошной черной корочки. По описанию С.П.Антоновой (1940) конидии возбудителя чаще цилиндрические, нередко серповидно изогнутые, размером 10-18.8×2.0-4.0 μ, щетинки длиной 100 мм×9.0 μ. В культуре гриб образует плотную светло-серого цвета колонию с бесцветными редкими спорокучками розового цвета, сменяющиеся многочисленными склероциями, которые, сливаясь превращаются в сплошную черную коростинку до 40-60 μ в диаметре с пронизывающимися щетинками.

За рубежом детальное исследование морфологических и биоэкологических особенностей *C. truncatum*, проведено рядом авторов (Politis, 1976; Weidemann et al., 1988; Connell et al., 1993;). Так, по Вейдеману, серповидные конидии *C. truncatum* достигают в среднем 17 μ (15-19 μ), при толщине 4.5 μ, содержат отдельные жировые включения. При прорастании конидии через 4 часа образуют глобусные и позднее меланизированные аппрессории размером 3-6×6-8 μ, большей частью сидячие на конидиях или на ростковых коротких трубочках (рис. 14, a, b).

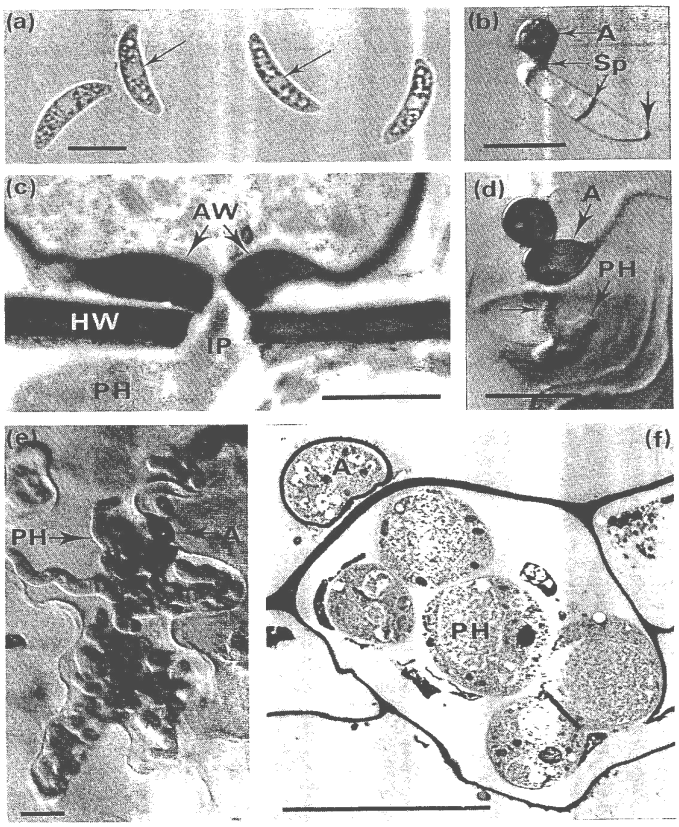

Рис. 14. Стадии развития *Colletotrichum truncatum* на листьях гороха (по O'Connell et al., 1993):

a – конидии;
b – сидячие аппрессории (прорастающая конидия с образованием сидячих аппрессорий);
c, d – проникновение инфекционных гиф в эпидермальные клетки;
e – первичный мицелий, ветвистый, опухолевидный в эпидермальной клетке;
f – поперечный срез большого диаметра гиф гриба, заполняющих эпидермальные клетки через 3 дня после инфекции (электронный снимок).

Инфекционные гифы, образующиеся из аппрессориев, проникают непосредственно через кутикулу растения-хозяина, приводя к бессимптомной биотрофной фазе, которая характеризуется образованием крупных многолопастных с несколькими септами везикулярно первичных гиф, нередко скрученных, опухолевидных, развитие которых ограничено исходной зараженной эпидермальной клеткой (рис. 14 c, d, e). Через 2-4 дня наступает некротрофная фаза, когда первичный мицелий растет, образуя тонкие вторичные гифы, радиально распространяющиеся в окружающие клетки, вызывает интенсивное растворение стенок и отмирание клеток с появлением хлоротичных водянистых пятен. На них возникают немногочисленные ацервулы, и позднее в центре - большое количество черных, пронизанных щетинками, склероциев (Latunda-Lada et al., 2007).

По мнению авторов, такой локализованный гемибиотрофный процесс у

C. truncatum представляет инфекционную стратегию для группы видов *Colletotrichum* и, в частности, для вида *C. destructivum* и *C. dematium*, а также, по нашему мнению, для *C. graminicola* и *C. coccodes*.

В противоположность у вида *C. lindemuthianum,* поражающего фасоль, нередко сою и другие бобовые, биотрофная инфекция возбудителя распространяется на многие клетки растения-хозяина, определяющие у патогена успешный патогенез. Вид *C. truncatum* и близкие к нему виды формируют первичный строматический мицелий немедленно после проникновения и биотрофная фаза и первичный мицелий гриба ограничен первыми зараженными эпидермальными клетками (O'Connell et al., 1993). *C. truncatum* с гороха имеет ограниченный круг растений-хозяев и, как правило, на других бобовых не образует макроскопических симптомов заболевания. Так, на чечевице, вике, кормовых бобах устойчивые линии обладают высокой чувствительностью, и на них развиваются при поражении *C. truncatum* небольшое количество мелких некротических пятен при более продолжительном инкубационном периоде.

При появлении антракноза гороха в различных регионах России в комплексе мероприятий по борьбе с болезнью целесообразно проводить уничтожение пораженных растительных остатков путем глубокой зяблевой вспашки, исключение в севооборотах повторных посевов гороха; проведение очистки семян от склероциев гриба как примесей, загрязняющих зерно при уборке урожая; устойчивые сорта отсутствуют.

Антракноз кормовых бобов

В 1970-90 гг. в связи с расширением посевов кормовых бобов в России в целях оптимизации кормопроизводства и повышения продуктивности животноводства в ряде областей Нечерноземной зоны (Ленинградская, Новгородская, Псковская, Калининградская, Орловская и др. области) были проведены исследования по мониторингу развития болезней на этой культуре с учетом формирования оптимальных агроценозов и разработке эффективных приемов защиты. При обследовании посевов кормовых бобов в ряде регионов Нечерноземной зоны нами отмечено ежегодное распространение в слабой и умеренной степени двух сравнительно редких заболеваний на этой культуре: бурой (шоколадной) пятнистости, вызываемой грибом *Botrytis fabae*, и антракноза – возбудитель *Colletotrichum lindemuthianum* (Котова, 1977; Котова и др., 1977). Аналогичные данные приведены в методических указаниях В.И. Кривченко и др. (1975). Симптомы болезни антракноза на кормовых бобах, цикл развития возбудителя сходны с показателями развития антракноза на фасоли. На надземных органах: листьях, стеб-

лях появляются растрескивающиеся пятна с красноватой каймой; на створках бобов вначале образуются мелкие буроватые пятна, при сильном поражении образуются крупные вдавленные пятна, позднее превращающиеся в язвы с формированием оранжевых ослизняющихся ацервул с конидиями (рис. 15). Конидии одноклеточные, продолговатые, бесцветные, в среднем 15-17×4.8µ.

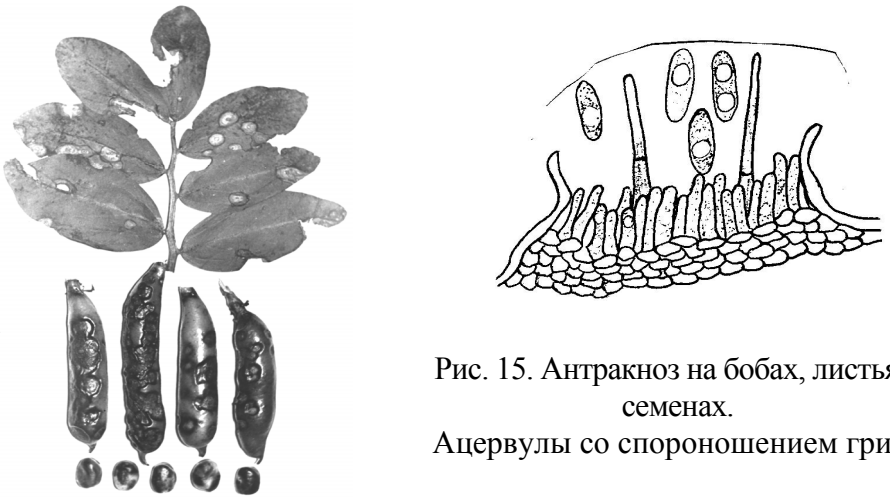

Рис. 15. Антракноз на бобах, листьях, семенах.
Ацервулы со спороношением гриба

В период вегетации образуется несколько поколений конидий. Развитию болезни благоприятствует прохладная дождливая погода. Источниками инфекции являются пораженные семена и растительные остатки.

Меры борьбы: сортировка семян с целью удаления щуплых и неполноценных, обеззараживание семян с использованием протравителя тирама (ТМТД, ВСК (400 г/л) – 6-8 л/т с увлажнением 5-10 л/т; оптимальные сроки сева; уничтожение пораженных растительных остатков при тщательной обработке почвы; внесение макро- и микроудобрений и соблюдение агротехнологии возделывания культуры.

За рубежом в качестве возбудителя антракноза нередко идентифицируют *C. truncatum*, в отдельных странах имеет место и *C. lindemuthianum*.

Антракноз сои

Сведения об антракнозе сои в России немногочисленные и отрывочные. Заболевание встречается на посевах сои в Приморском крае крайне неравномерно, преимущественно в слабой, нередко в отдельные годы в умеренной степени. Идентификация возбудителя четко не уточнена. В 70^{e} годы А.М. Овчинникова и др. в своей книге «Болезни и вредители сои на юге Дальнего Востока и меры борьбы с ними» (1971) указывает о встречаемости антракноза на производственных посевах сои, и в качестве возбудителей (по данным американских исследователей) автором названы *Colletotrichum trunca-*

tum и *C. destructivum* уточняя, что в тот период эти возбудители не зарегистрированы в зоне ДВ.

Более подробные данные по диагностике болезни, ее широкому распространению и вредоносности представлены в 1986 г. Д.В. Подкиной по Краснодарскому краю. Возбудитель отнесен к виду *Colletotrichum dematium* (Pers. ex Tr.) Grow. var. *truncatum* (Schw) Arx. По данным автора антракноз на сое отмечается в годы с частым выпадением осадков, и болезнь проявляется фактически ежегодно на посевах при орошении. Патоген поражает сою на всех стадиях развития. На стеблях возникают светло-бурые продолговатые вдавленные пятна, окруженные темной каймой. Пятна могут сплошь покрывать стебли, которые теряют прочность и надламываются. На пораженной ткани появляются мелкие ацервулы (ложе) с черными щетинками. На бобах при поражении образуются аналогичные пятна с немногочисленными светлыми ацервулами. Пораженные семена морщинистые, щуплые с низкой всхожестью. Заболевание отличается высокой вредоносностью, при сильном поражении бобов сои масса зерна снижается в среднем на 41.8% (Подкина, 1986).

За рубежом антракноз сои распространен во многих странах, где возделывается эта культура. В 60^{e} годы XX века Саттон (Sutton, 1966) приводит описание типичного образца антракноза сои, в качестве возбудителя – *C. lindemuthianum,* отмечая активное развитие патогена на листьях и бобах растения. На пораженных бобах, по мнению автора, вначале развивается от светлого до светло-коричневого цвета погруженный мицелий гриба с ветвящимися септированными гифами с плотными стенками, шириной 1.5-2.5 μ. Гифы интрацеллюлярные, интенсивно проникающие в некротическую часть бобика, позднее агрегатируются в псевдопаранхиматическую строму в эпидермальных (1-2 ряда паренхимы) клетках, ниже этой зоны формируется плодоношение с ацервулами гриба. В более поздний период в США во влажных районах антракноз сои вызывает гриб *C. dematium* (Pers. ex Tr.) Grow. var. *truncatum* (Schw) Arx. Названный возбудитель при поражении соевых бобов в вегетационный период продуцирует щетинистые ацервулы с размером конидий 17-21×3.5-4.5 μ, которые при прорастании образуют глобусные аппрессории большей частью размером 3-6×6-8 μ. Возбудитель высокопатогенен для сои и при благоприятных условиях вызывает гибель. Пораженные растительные остатки и семена, где возбудитель перезимовывает мицелием, являются основным источником инфекции в ранневесенний период. В качестве потенциальных возбудителей, встречающихся в отдельных районах, кроме указанных, отмечены *C. gloeosporioides* с сумчатой стадией *Glomerella cingulata*, реже имеют значение

C. destructivum, резко снижающий всхожесть семян сои, и *C. capsici* (приуроченный к поражению перцев, томатов, баклажан) вызывает симптомы на гипокотилях и семядолях, способствуя искривлению сеянцев сои (Roy, 1982, 1996; Sinelair, 1995). По данным авторов, *C. destructivum* успешно поражает сою, люцерну, клевер, лядвенец, горох и другие культуры.

Меры борьбы. При распространении антракноза на сое в Приморском и Краснодарском крае и других регионах РФ целесообразно использовать систему мероприятий, составляющих основу фитосанитарной технологии возделывания сои, разработанной учеными Кемеровского сельскохозяйственного института и Дальневосточного государственного аграрного университета В.И. Заостровных и Л.К. Дубовицкой, представленной в книге «Вредные организмы сои и система фитосанитарной оптимизации посевов» (2003). В основе этой системы: высокий агрофон; адаптированные севообороты для зоны с возвращением сои через 3-4 года, уничтожение пораженных растительных остатков целенаправленной обработкой почвы; оптимизированная подготовка семян к посеву (включая их протравливание). Устойчивых сортов к болезни не выявлено.

Антракноз клевера

Антракноз клевера является одним из наиболее вредоносных заболеваний красного и других видов клевера. К настоящему времени известны 2 формы антракноза: северный антракноз, вызываемый грибом *Kabatiella caulivora* Karak., и южная форма антракноза – возбудитель *Colletotrichum trifolii* Bain et Essary. Это заболевание в двух формах имеет широкое распространение в России, соседних и других странах мира: США, Европейских странах: Польше, Норвегии, Финляндии, Дании, Швеции, а также в южной Австралии, Японии. Еще в 50 гг. XIX столетия недобор семян по данным Д.М. Миняевой (1952) от северной формы заболевания составил 60%, а сена до 50%. Возбудитель заболевания был обнаружен в 1902 г. и идентифицирован как *Gloeosporium caulivorum* Kirchn. В России впервые эта форма антракноза найдена в 1912 г. в Тульской губернии И.П. Трусовой и бывшей Минской губернии – С.Ю. Шембелем. Заболевание проявлялось в виде надлома стеблей и опадения листьев, в результате чего получило народное название «ожог» клевера. При изучении возбудителя северной формы в 1923 г. микологом Б.П. Каракулиным систематическое положение вида *G. caulivora* было пересмотрено и установлено, что тип плодоношения гриба не является константным – неизменным и может варьировать в зависимости от изменения пита-

тельного субстрата, и величина плодового ложе изменяется в широких пределах, и большей частью ацервулы (подушечки) образуются под эпидермисом и имеют сходство, как у видов рода *Kabatiella*. Наблюдения за рядом других морфологических структур: изменчивость гимениального слоя, образование одноклеточных бесцветных серповидных конидий (размером 12-22×36-53μ) автор приходит к заключению, что возбудителя болезни следует отнести к группе псевдобазидиальных грибов к роду *Kabatiella*, определив его как *Kabatiella caulivora* sp. nov. Таким образом, в настоящее время за возбудителем антракноза клевера общепризнано название, данное Б.П. Каракулиным – *Kabatiella caulivora* (Kirchn.) Karak. (syn. *Gloeosporium caulivorum* Kirchn.) (Васильевский, Каракулин, 1950).

Возбудитель поражает все надземные части растений. На листьях, стеблях, черешках болезнь проявляется вначале в виде мелких пятен, на стеблях, черешках – в виде узких штрихов, постепенно расширяющихся и принимающих буро-коричневую окраску. Со временем пятна углубляются, образуются язвы и трещины на стеблях с почернением прилежащей ткани, где образуются подушечки гриба. Характерно почернение жилок листа, отчего сетчатый рисунок листа становится хорошо заметным в проходящем свете (рис. 16). Очень хорошо заболевание заметно на листьях весной, когда другие части растения остаются здоровыми. Пятна на листьях при сильном развитии приобретают угловатую форму, нередко засыхают.

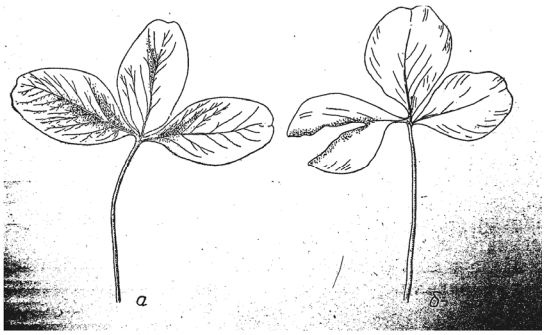

Рис. 16. Пораженные листья клевера патогеном *Kabatiella caulivora* (по О.М.Миняевой, 1952).

Пораженные головки клевера резко изменяют свою окраску. Цветки, пораженные болезнью, имеют вид опаленных и окрашенных в фиолетовый цвет, позднее буреющие. При сильном поражении пестик и тычинки буреют и засыхают. При влажной погоде на пораженных тканях можно заметить мелкие розоватые подушечки (ацервулы) гриба, иногда сливающиеся вместе, образуя порошковидный налет. Ацервулы чаще имеют гладкую матовую поверхность и бледно-розовую окраску. Гриб хорошо растет на агаровых средах, образуя там бесцветную септированную с тонкостенной оболочкой колонию, гифы с мелкозернистым содержимым, с возрастом гифы вакуолизированы, толстостенны, приобретающие бурый цвет. В чистых культурах у *Kabatiella caulivora* происходит спорообразование 2^x типов, с образованием одиночных спор или розетки на концах гиф. Второй способ образование спор по псевдобазидиальному типу (рис. 17) с формированием одиночных спор или розетки спор на расширившейся наподобие псевдобазидии клетке. Кроме того, в старых культурах образуются плодовые тела типа пикнид, погруженных в мицелиальную пленку. Споры в пикнидах слабо изогнутые, мелкозернистые, образуются по типичному псевдобазидиальному типу, описанному Б.П. Каракулиным (Васильевский, Каракулин, 1950).

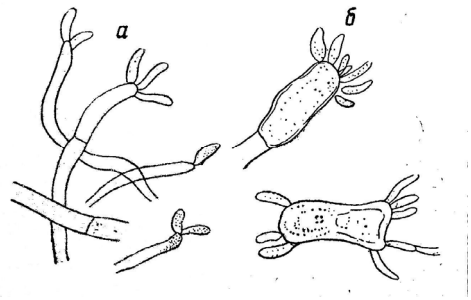

Рис. 17 Спороношение *Kabatiella caulivora* (по О.М. Миняевой, 1952).

Возбудитель северной формы антракноза адаптирован к развитию в центральной и северо-западной зоне Нечерноземья. Установлена зависимость развития патогена от высокой влажности почвы и воздуха. Температура для роста гриба минимальная 4°С, максимальная 28°С, оптимум 16-22°С (Миняева, 1952). Источниками инфекции являются семена, пораженные растительные остатки, почва, больные растения дикорастущего и культурного клевера. В период вегетации массовое распространение патогена обеспечивается конидиями (образующимися в ложах). С каплями дождя, с росой, с ветром конидии разносятся на поверхность листьев, стеблей, формирующихся головок клевера и при благоприятных условиях прорастают в аппрессории. Последние с появлением инфекционных трубочек или непосредственно развивающимися гифами гриба и энзиматического воздействия на кутикулу и эпидермис проникают в здоровые ткани

растения-хозяина, и, как следствие, появление типичных симптомов болезни.

Южная форма антракноза впервые описана в Южной Америке и отличается большей вредоносностью, чем северная, так как кроме поражения листьев, способна поражать корневую систему и вызывать гибель растений (Nelson et al., 1993). Б.П. Каракулин еще в 1923 году, учитывая специализацию патогена и приуроченность к поражению стеблей, листьев и корневой шейки и уточнение морфологических структур гриба, высказал суждение, что видовое название возбудителя другой формы антракноза как *C. trifolii* вполне обосновано (Васильевский и Каракулин, 1950).

При поражении возбудителем на всходах появляются черные или бурые пятна, на листьях, черешках, стеблях – бледнеющие до светло-бурой или серой окраски. Зачастую на черешках и стеблях пятна вдавленные, образующиеся в центре пятен подушечки конидиального спороношения точечные, бурые. Конидии одноклеточные, цилиндрические, размером 14.7×5.3 μ, при прорастании конидий на ростковых трубках образуются темно-окрашенные аппрессории, размером 6.0-8.0×7.0-9.0 μ. На питательных средах колонии гриба розовато-белого цвета со слабоопушенным мицелием.

Ареал возбудителя южной формы антракноза гриба *C. trifolii* в России до сих пор не уточнен. В 60 гг. прошлого века (Миняева, 1952) эта форма антракноза не была отмечена в южных областях Нечерноземной зоны (Рязанская, Тульская, Калужская область и др.), в то же время в Ленинградской, Московской областях болезнь имела широкое распространение. В настоящее время антракноз ежегодно отмечается при умеренной степени развития на посевах клевера в Ленинградской, Брянской областях. Так, по данным Е.В. Саламатовой и М.М. Левитина (1997) были проанализированы 115 изолятов патогенов с клевера, относящихся по морфолого-культуральным признакам, патогенности, специализации к двум типам: изоляты первой группы отнесены к виду *C. gloeosporioides* (по мнению авторов книги, в настоящем таксон *C. lupini*), вторая группа изолятов отнесена к виду *C. trifolii,* возбудителю южной формы антракноза.

Таким образом, заболевание, на которое обращают мало внимания и специалисты по защите растений и селекционеры, может приносить существенный вред на больших площадях, занятых многолетними бобовыми травами (клевер, люцерна), как в европейской части РФ, так и в Сибири и на Дальнем Востоке.

Меры борьбы. Наличие двух форм антракноза клевера в России ставит одну из важнейших задач – получение высокачественных семян – которая, в свою очередь, определяется обязательным соблюдением ряда агротехнических и организационных условий: введение адаптивных для зоны научно-обоснованных севооборотов; сбаланси-

рованное применение макро- и микроудобрений (бора 0.6 кг/га) с проведением подкормок в критические периоды роста растений; скашивание зеленой массы с оставлением стерни до 10 см – этот прием снижает потери на 20-30%; оптимальные сроки уборки и механическая очистка семян. Хорошие результаты дает обогрев сухих семян клевера в течение 6 часов при температуре 70°С. В предпосевной период протравливание семян с увлажнением (5-10 л/т) тирамом: ТМТД, ВСК (400 г/л) – 6-8 л/т, беномилом: фундазол, сп (500 г/кг) – 3 кг/т; одновременно можно использовать молибденовокислый аммоний 100 г/т, повышающий энергию прорастания семян и быстрое развитие корней. Использование обработок фунгицидами против антракноза в фазу стеблевания и начала бутонизации (1 обработка); рекомендованы пропиконазол: титан, кэ (250 г/л) – 1,0 л/га; титул 390, ккр (250 г/л) – 0,32 л/га; триадимефон: байлетон, сп и привент, сп (250 г/кг) – 0,6 кг/га.

В селекции – основное направление в создании новых сортов, получение высокоурожайных и устойчивых к антракнозу и другим болезням. Во ВНИИК и ВИР (Лубенец, 1973) проводится отбор, оценка и селекция сортов на устойчивость к корневой гнили, вызываемой *Fusarium oxysporum*, создание сортов устойчивых к антракнозу программой не предусмотрено. Известны менее поражаемые антракнозом сорта клевера – Ултуне, среднеустойчивые к комплексу болезней сорта клевера – Салют, Скиф-1, Гермес 2, Бритта, Юбилетка. В Финляндии созданы тетраплоидные сорта клевера красного (Тера и другие), которые более устойчивы к корневым гнилям, чем диплоидные сорта (Миняева, 1975).

Антракноз люцерны

Возбудитель болезни – *Colletotrichum trifolii* Bain et Essary. Вредоносное заболевание, широко распространено во многих странах мира. В России отсутствуют сведения о встречаемости *C. trifolii* на люцерне. В Прибалтийских странах антракноз, вызываемый *C. trifolii,* отмечен на люцерне вида *Medicago falcata*.

Заболевание поражает побеги, вызывая их разрушение и загнивание растений. Интересные исследования по антракнозу люцерны (*C. trifolii*) проведены рядом авторов (Porto et al., 1988; Baker et al., 1989). Авторами детально изучен инфекционный процесс возбудителя на растении-хозяине, выявлена роль генотипических различий сортов люцерны, и способности в аккумуляции фенолов в сортах, индуцирующих устойчивость к *C. trifolii*. Так показано, что проникновение *C. trifolii* в ткань растений люцерны может сопровождаться, как аппрессориальными ростками, так и гифами гриба (без формиро-

вания аппрессориев). Хлоропласт растения высокочувствительный и обычно может прямо разрушаться гифами гриба. После проникновения гриб распространяется в наружные и внутренние клетки, достигая сосудов ксилемы в течение 4-6 дней, и разрушает эндодерму. Спустя 5-8 дней после заражения на пораженной ткани образуются ацервулы (ложа) со щетинками – конидиальное спороношение гриба. Гистологическое изучение *C. trifolii* на люцерне и клевере показывает сходство в развитии патогенов. Различие растений люцерны по генетическим критериям не влияло на прорастание конидий и продуктивность образования аппрессориев, в то же время количество разрушаемых аппрессориев при взаимодействии с определенными линиями растения-хозяина обнаруживают достоверные отличия.

На люцерне идентифицированы 2 расы *C. trifolii*: №1 и №2 (Shurshill et al., 1988). В других опытах с различными генетическими клонами люцерны показано (Baker et al., 1989), что способность клонов быстро и качественно аккумулировать фенолы, в т.ч. и фитоалексины, при поражении растений – система защитных реакций – определяет устойчивость растений к патогену.

За рубежом интенсифицируется работа по селекции люцерны на устойчивость к *C. trifolii*.

Меры борьбы: проведение санитарно-гигиенических мероприятий, включающих высокий агрофон с чередованием непоражаемых культур; селекция по выявлению устойчивых форм.

Селекция люцерны на устойчивость к комплексу болезней и высокую урожайность проводится во ВНИИ кормов. В результате в институте созданы сложно-гибридные популяции люцерны, состоящие из 3-6 простых гибридов, у которых отбор по продуктивности составлял не менее 15-20% растений. Так, сорт Лада содержит 22-24% протеина, за 3-4 укоса дает 110-130 ц/га сухой массы и 25-27 ц/га протеина. Менее поражаются фузариозом и другими болезнями сорта Сибири и среднерусской экологической группы: Северная гибридная, Пастбищная, Таежная (по материалам книги «Проблемы и обеспечение кормопроизводства РФ». М., 1992 г.).

2.2. Антракноз зерновых культур

Антракноз овса

Возбудитель *Colletotrichum graminicola* (Ces.) Wils. Это сравнительно редкое малоизвестное заболевание, вместе с тем в последнее десятилетие распространение этой болезни на посевах овса возрастает. Следует заметить, что в 1992-96 гг. и позднее в ус-

ловиях спада сельскохозяйственного производства: отсутствие удобрений, высококачественных семян, перспективных сортов, нарушении планомерной и тщательной обработки почвы и нарушении севооборотов отмечено ухудшение фитосанитарной обстановки на посевах сельскохозяйственных культур и снижение их урожайности. Так, массовое поражение посевов овса антракнозом впервые было отмечено в 1987-88 гг. на опытных полях НПО «Белогорка» Ленинградской области. На отдельных участках в т.ч. и опытных севооборотах пораженность растений достигала 100% с интенсивностью развития болезни 2-4 балла. Позднее сходная картина массового поражения посевов овса антракнозом в 1991-96 гг. зарегистрирована в ряде хозяйств Максатихинского района Тверской области (хозяйства «Ленинская искра», «Победитель» и др.). В этих хозяйствах на общей площади >100 га при повторных посевах овса распространенность болезни достигала 100%, с интенсивностью развития 70-75% (рис. 18), урожай зерна ежегодно не превышал 10-15 ц/га, тогда как при размещении посевов овса в сложившихся севооборотах распространенность болезни не превышала 20-30%, при урожайности 25-30 ц/га (Котова, 1996). Образцы пораженных растений, поступившие из отдельных районов Новгородской, Ярославской и Смоленской областей, показывают, что ареал болезни имеет тенденцию к расширению. Распространение этого патогена в Нечерноземной зоне обеспечивается прежде всего климатическими условиями, часто выпадающими дождями и умеренной температурой воздуха в вегетационный период, которые, с одной стороны, благоприятствуют ускоренному расселению и размножению патогена, с другой стороны, совпадают с параметрами, обеспечивающими благоприятный рост и развитие растений овса в этой зоне. Полагаем, что антракноз овса способен распространиться не только в северных и центральных районах Нечерноземья, но и на Урале, в Сибири и в северных районах ЦЧЗ. В связи с этим необходимо обратить внимание агрономов и специалистов по защите растений к этому заболеванию в новых районах его появления. Важно, что это заболевание в тех районах, где оно уже известно, крайне слабо диагностируется специалистами по защите растений в связи с отсутствием четких подчас трудно отличимых признаков болезни в сравнении с распространенными и широко известными пятнистостями на стеблях и листьях овса: ржавчинных болезней, корневой гнили, септориозов.

Симптомы болезни. Гриб *C. graminicola* поражает все надземные части растения: сильнее стебли, слабее листья и умеренно колоски. На листьях появляются вначале мелкие, иногда точечные, округлые, позднее эллиптические от серой до оранжевой ок-

раски пятна, которые затем, по мере развития болезни, сливаются, образуя очерченные пятна диаметром 1-2.5 см, большей частью расположенные вдоль жилок листовой пластинки, нередко вызывающие ее отмирание. Такие пятна на листьях чаще встречаются в период трубкования и в фазу образования метелки овса.

Рис. 18. Антракноз на овсе (справа растения, пораженные на 1 балл, слева – на 4).

При микроскопировании пораженных листьев во влажной камере через 3-5 дней можно наблюдать образование мелких ацервул с бесцветными серповидными спорами с 1-2 или более вакуолями. На стеблях обычно в конце июня – начале июля и позднее по всему стеблю образуются многочисленные, едва заметные обесцвеченные пятнышки, нередко водянистые. В этот период симптомы болезни фактически трудно различимы. Поэтому первые признаки заражения антракнозом обычно уже заметны после выметывания метелки – к моменту молочной спелости зерна. Позднее в местах поражения формируются многочисленные мелкие 0.5-1.5 мм меланизированные склероции, на которых при благоприятных условиях (повышенной влажности воздуха) возникают мелкие лососевого цвета ацервулы, размером 1.2-2.6 мм. Конидиеносцы, формирующиеся в ацервулах, отчленяют бесцветные серповидные конидии 11-15×2-3 μ; темноокрашенные щетинки с 1-3 перегородками, образующиеся в ацервулах, величиною 55-130×6-8 μ. Появляющиеся на стеблях многочисленные склероции разрывают эпидермис и верхний слой паренхимной ткани, вследствие чего образуются трещины, пронизывающие всю наружную поверхность стебля (рис. 19). Величина и форма микросклероциев варьирует от мелких округлых до плоских строматических образований, состоящих из плотных бурых утолщенных клеток, не поддающихся раздавливанию. Вся

поверхность стебля и особенно в узлах кущения приобретает мелкобугристую поверхность с огромным количеством мелких, но внешне различимых микросклероциев.

Рис. 19. Склероции возбудителя антракноза на стеблях растений овса.

При культивировании возбудителя на питательных средах, в частности на КГА, колония *C. graminicola* быстрорастущая, приземистая светло-серого цвета. Спустя 10-15 дней колония приобретает в центре грязно-зеленоватую, по периферии светло-серую окраску. Гифы мицелия тонкие, коленчато-изогнутые, толщиной 2-2.8 μ с массой капелек жира. Конидиальное спороношение на растущем мицелии на КГА крайне немногочисленное. Конидиеносцы могут быть простой боковой ветвью или разветвленной гифой, на концах которой развиваются серповидные конидии (рис. 20а). По мере старения колонии гриба формируются субстратные стелющиеся прямые утолщенные гифы, пронизывающие колонию гриба от центра к периферии, с возрастом культуры на КГА образуются немногочисленные склероции.

На сусло-агаре колония гриба плотная серого или асфальтового цвета, складчатая, реверс угольно-черный с синеватым оттенком. Гифы гриба с многочисленными хламидоспорами размером 8.0×8.5 μ, возникающие группами, нередко уплотнены мицелиальным сплетением и внешне напоминающие микросклероции.

Цикл развития возбудителя. Для возбудителя антракноза овса – *C. graminicola* характерен гипостроматический путь развития, который определяет наличие вегетативной стромы и микросклероциев, служащих основой для механического давления на внешние эпидермальные растительные клетки и выполняющих роль покоящейся формы в зимний период на пораженных растительных остатках в почве. В весенне-летний период при наступлении температуры воздуха выше 10°С и высокой влажности, создаваемой выпадающими осадками, на перезимовавших в растительных остатках склероциях формируется обильное конидиальное спороношение в ацервулах гриба (рис. 20б). Исследования показали, что численность конидий при благоприятных условиях (15-18°С) для развития гриба достигает огромной величины (Котова, 1996). Так, в весенне-летний период при покрытии до 30% поверхности почвы зараженными растительными остатками он составляет не менее 50 млн. конидий на 1 м^2. Такая численность кони-

дий, распространяемая каплями дождя, ветром, частицами почвы после оседания на растении-хозяине приводит к массовому поражению здоровых растений и определяет возможность возникновения эпифитотий при повторных и бессменных в течение 3 лет посевах овса.

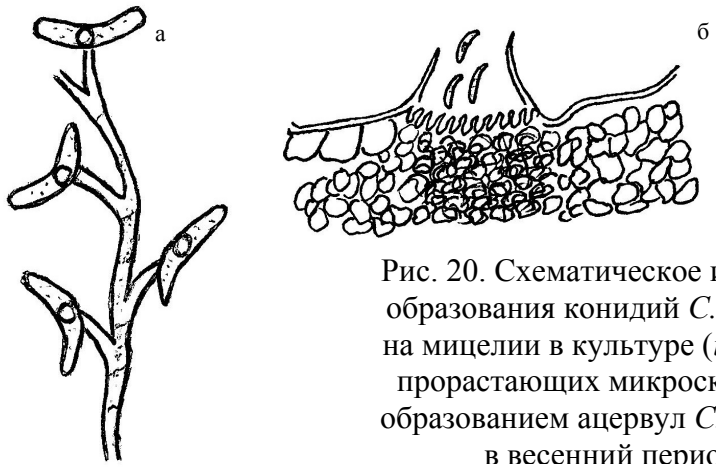

Рис. 20. Схематическое изображение образования конидий *C. graminicola* на мицелии в культуре (*in vitro*) (а) и прорастающих микросклероциев с образованием ацервул *C. graminicola* в весенний период (б)

Процесс внедрения *C. graminicola* в зеленые листья и стебли овса детально исследованы за рубежом Политис (Polytis, 1976). Автор показал, что конидии *C. graminicola* на поверхности растения-хозяина прорастают в аппрессории, которые образуя инфекционные гифы и с помощью энзимов, формирующихся в этих структурах, растворяют эпидермальные клетки и помогают патогену проникать в нижележащие слои растительных клеток, не вызывая их гибели. Плазмолемма клеток хозяина на разрушается, сохраняет целостность и нередко инвагинирует внутрь клеток. По мнению автора, в этот период проникновение возбудителя и его развитие в растительной ткани протекает по биотрофному типу. Впоследствии гифы гриба проникают в соседние клетки и межклеточное пространство, вегетативно развиваясь в них и, образуя мицелиальные сплетения, отличающиеся плотной консистенцией, преобразуются в микросклероции – покоящуюся стадию гриба. По мере увеличения в размерах микросклероции выступают из ткани, нарушая ее целостность с появлением трещин, разрывов.

В вегетационных опытах (Котова, 1996) по изучению паразитизма *C. graminicola* установлено, что инкубационный период гриба от фазы заражения растений овса в фазу цветения (использовали суспензию конидий плотностью 1×10^4 шт./мл и расход инокулюма 2 мл/растение) до появления типичных признаков болезни и формирования микроклероциев на инокулированных стеблях растений составляет до 30-40 дней при температуре 18-20°С. Первичные симптомы в виде многочисленных обесцвеченных пятен, нередко водянистых пятен в местах поражения и позднее появление меланизи-

рованных склероциев на стеблях в полевых условиях обычно совпадает с фазой молочной спелости растений овса. Признано, что морфофизиологические функции растений (размер ассимиляционной поверхности стеблей, листьев, ростовые процессы) в этот период определяют структуру урожая. Нарушение этих процессов при сильном заражении растений антракнозом приводит к резкому снижению массы 1000 зерен (до 60% и более) и нередко проявлению пустоколосости и гибели растений. Изоляты *C. graminicola* с овса в вегетационных опытах в слабой и умеренной степени поражали сорго, кукурузу и злаковые травы: тимофеевку, ежу сборную, мятлик.

Меры борьбы. Возделывание овса в принятых адаптивных для зоны севооборотах с исключением повторных посевов культуры. При подготовке семян к посеву проведение фитопатологического анализа в целях определения пораженности семян различными болезнями, в т.ч. и антракнозом (наличие склероциев на чешуйках семени, остях). Воздушный обогрев зерна и обязательное протравливание семян с использованием химических препаратов, рекомендуемых «Каталогом пестицидов и агрохимикатов, разрешенных к применению на территории РФ в 2012 г.». Протравливание семян с увлажнением (воды 5-10 л/т) одним из препаратов (кг/т, л/т): тебуконазол: раксил КС (60 г/л) – 0.5; фундазол (беномил) СП (500 г/кг) – 2-3; премис 200 (200 г/л) – 0,19-0,25; девидент стар, КС (30+6.3 г/л) – 1; проведение посева в ранние сжатые сроки. Высокий агрофон: применение полного комплекса удобрений: $N_{80}P_{80}K_{80}$ с предварительным внесением извести в почву, что способствует получению высокого урожая зерна до 35-40 ц/га на темно-серых лесных и даже подзолистых почвах. Проведение мониторинга за развитием болезней в период вегетации в целях определения очагов накопления инфекционного начала. После уборки урожая на зараженных полях следует проводить лущение стерни с последующей зяблевой вспашкой, способствующих уничтожению запасов инфекции на пораженных растительных остатках. Устойчивых сортов к антракнозу не выявлено. Сорт Боррус, районированный в ряде регионов Нечерноземной зоны, отличается высокой восприимчивостью к антракнозу.

Антракноз кукурузы

На кукурузе в России распространены 2 формы антракноза, вызываемые разными видами *Colletotrichum*. Один из возбудителей вызывает пятнистость на листьях и идентифицирован впервые в СССР в 1933 г. ученым А.И. Лобик как *Colletotrichum zeae* Lobik (Немлиенко, 1957). На листьях возникают вначале сероватые с желтизной мелкие пятна, впоследствии увеличивающиеся до 0.3-0.5 мм, на поверхности которых за-

метна сплетенная грибница возбудителя, позднее формирующиеся розовато-коричневого цвета ложа (ацервулы) с бесцветными конидиеносцами и по краям ложа септированными щетинками размером 57-98 μ. Размер ложа в поперечнике достигает 72.8-120 μ. Конидии, образующиеся на конидиеносцах, бесцветные, булавовидные или удлиненно-яйцевидные 8.4-3.9×5.6 μ. Антракноз, вызываемый *C. zeae*, распространен на Украине, в России встречается крайне редко.

Вторая форма антракноза проявляется в виде стеблевой гнили, увядания листьев, нередко болезнь встречается на початках и зерне кукурузы, изредка на корнях. Возбудитель охарактеризован как *Colletotrichum graminicola* (Ces.) Wils.

В нашей стране антракноз, вызываемый *C. graminicola*, встречается нередко в виде пятнистости листьев, реже стеблевой гнили в слабой и умеренной степени в европейской части России, а также в Сибири и на ДВ (Иващенко, 1992, 2007). Автором еще ранее установлена высокая вредоносность антракноза, проявляющегося в виде стеблевой гнили, в южных районах Украины (Иващенко, 1990). За рубежом антракноз кукурузы широко распространен и наносит существенный вред культуре в странах Южной и Северной Америки, Африки, Австралии, странах Западной Европы и других регионах.

Признаки болезни. При поражении грибом листьев, влагалищ и стеблей кукурузы возникают удлиненные, буроватые, иногда с красноватым или оранжевым окаймлением пятна, размером от 0.5-2 см, чаще концентрирующиеся в области междоузлий. Они могут сливаться, разрастаться, захватывая всю листовую пластинку. Стебли могут поражаться в разные фазы развития кукурузы. При этом наружные части стебля обесцвечиваются, бледнеют, позднее на них появляются светло-коричневые с темным оттенком полосы, простирающиеся на несколько междоузлий вверх. Внутри поверхность коры стеблей черного цвета, легко отслаивается и нередко заметны спороложа гриба с черными щетинками и образующимися склероциями, размером 100-800 μ. А.С. Саломе (1979), по материалам американских исследователей, показывает, что поражение стебля – это наиболее вредоносная форма, приводящая к его разрушению, полеганию и преждевременной гибели растений. Потери могут достигать до 40% в зависимости от восприимчивости сортов, времени заражения и погодных условий. В США (Anderson, White, 1994) при заражении растений суспензией конидий *C. graminicola* с высокой плотностью 10^4-10^8 в фазу срединной мутовки и в фазу цветения (укол суспензией спор проводили стальной иглой в кору стебля) установлена прямая корреляция с процентом полегания и гибелью растений кукурузы до фазы созревания. Этот метод широко используется в селекционной практике в целях выявления генотипической и он-

тогенетической устойчивости растений к антракнозу.

Спороношение на кукурузе на листьях и стеблях продуцируется большей частью гипостроматически. После проникновения конидий через аппрессории, а также через повреждения насекомыми и различными травмами, в здоровые клетки, соседние эпидермальные клетки, окружающие паренхиму и подустьичные камеры, полностью пронизываются гифами гриба. Развитие поверхностной стромы сопровождается обильным мицелиальным развитием, гифы гриба через открытые устьица проникают на поверхность клеток и формируют ацервулы: конидиальное спороношение и щетинки. Конидии *C. graminicola*, образующиеся в ацервулах на зараженных листьях и стеблях, окружены слизистым матриксом (Nicholson et al., 1980, 1989). Богатые пролином протеины в слизистом веществе, по мнению авторов, защищают конидии от токсических фенолов, включающих кумариновую и феруловую кислоты. Распространение конидий происходит во влажную погоду в период дождей, с каплями росы, поскольку вода необходима для выщелачивания спор из ацервул, и способствует переносу инфекции на здоровые ткани. В последующем было установлено (Anderson et al., 1996) в конидиальной слизи ацервул *C. graminicola* наличие полифенолоксидазы, которая также играет большую роль в выживаемости гриба, повышении активности конидий благодаря детоксикации растительных фенолов.

По мнению ряда авторов (Bergstom, 1999; Eicher et al., 2006), синдром гнили стеблей кукурузы – это комплексное заболевание, где доминирующее участие в развитии болезни принимает *C. graminicola.* Колонизация стеблей осуществляется проникновением гриба в эпидермальные клетки, а затем в паренхиматические волокна стебля, которые быстро разрушаются, вызывая преждевременное увядание растений.

Меры борьбы включают введение севооборотов, тщательное уничтожение зараженных растительных остатков, протравливание семян, возделывание устойчивых сортов.

Антракноз сорго

Возбудитель болезни *Colletotrichum sublineolum* Sutt. (Sutton, 1980). Впервые это заболевание было найдено в Того – районах Восточной Африки, и возбудитель был идентифицирован как и на кукурузе – *Colletotrichum graminicola*. Sutton, детально исследовав диагностику болезни, морфологические структуры и специализацию *C. graminicola* на кукурузе и сорго, и других злаковых растениях, пришел к выводу о наличии двух специализированных форм, приуроченных к поражению растений-

хозяев: кукурузы и сорго. Ряд отличительных признаков и экспериментальное изучение онтогенеза гриба дало возможность автору охарактеризовать новый таксон возбудителя сорго как *C. sublineolum.*

В настоящее время антракноз сорго зарегистрирован в различных странах Африки, Латинской Америки, юго-восточных районах США, в странах Юго-Восточной Азии, Австралии, где культивируется эта культура, имеющая пищевое (крупяное) и кормовое значение. В России, где возделывается сорго (Саратовская, Оренбургская, Астраханская области) антракноз не отмечен. В связи с дальнейшим развитием кормопроизводства эта культура может быть продвинута и во влажные районы нашей страны, и не исключена возможность появления этого опасного заболевания. Следует отметить, что в различных странах в годы эпифитотий (в жарких и увлажненных районах) на восприимчивых сортах потери урожая достигают 50% и более.

Антракноз сорго может поражать листья, стебель, цветоножки и метельчатое (общее) соцветие, зерно. На листьях при их поражении вначале появляются многочисленные эллиптические пятна до 5 мм в диаметре, позднее пятна, сливаясь, становятся темно-серыми в центре и затем, захватывая широкую и большую часть пластинки листа, пятна по цвету варьируют от темной до багровой окраски. Со временем на пятнах появляются многочисленные ацервулы (ложа) темного или коричневого цвета, с образованием на поверхности ацервул и в промежутках между ними обильного порошистого кремово-розового налета спор – конидиального спороношения. На стеблях заболевание диагностируется как красная гниль, пронизывающая эпидермальные и сосудистые ткани стебля.

На устойчивых сортах симптомы антракноза характеризуются небольшими пигментированными пятнами от красного до коричнево-багрового цвета без формирования ацервул.

В последние годы учеными в Бразилии выявлен диморфизм конидиального спороношения возбудителя суданского сорго: серповидные конидии – одноядерные и овальные конидии, имеющие 3 ядра. Споры отличались величиной и формой. На жидкой культуральной среде на КДА, как правило, вначале преимущественно отмечалось образование овальных конидий, через 4-6 дней – формировались серповидные конидии (Menville et al., 1995; Sonza-Paccoda et al., 2003).

Меры борьбы: соблюдение севооборотов, уничтожение растительных остатков обработкой почвы, обязательное применение перспективных фунгицидов для обеззараживания семян. Возбудитель сохраняется в зараженных семенах до 20 месяцев, снижая

их жизнеспособность с 87.2 до 18.1% (Gwary et al., 2006), селекция устойчивых сортов.

2.3 Антракноз пасленовых культур

Антракноз картофеля

Возбудитель болезни – *Colletotrichum coccodes* (Walr.) Hughes (синоним *C. atramentarium*). Интенсивные технологии возделывания картофеля с использованием более глубоких знаний и более современных средств рассчитаны на получение высоких урожаев. Использование высокопроизводительной техники, позволяющей одновременно выполнять несколько операций по уходу за растениями, ведут к возрастанию механических повреждений, которые не могут обеспечить стабильную в фитосанитарном отношении агрокультуру картофеля. Возрастает роль одних видов заболеваний при уменьшении роли других. Большое значение в последние годы на картофеле приобретает антракноз. Возбудитель болезни *C. coccodes* вызывает на клубнях болезнь, известную, как черная пятнистость клубней картофеля (black dot), имеет широкую тенденцию к расширению ареала в нашей стране и других странах мира. Вначале это заболевание было отмечено в 1965 г. на посадках картофеля в Северо-Западной зоне, зараженность клубней черной пятнистостью в условиях хранения достигала 39% (Никитина, 1972). В 1975 г. это заболевание зарегистрировано в Белоруссии с поражением клубней в условиях хранения >30% (Дорожкин и др., 1976). Позднее с 1986 г. болезнь распространялась на производственных посадках картофеля в Московской, Калужской и реже в Орловской областях (Рандриамарадахи, 1986). По данным автора, в хранилищах Московской области зараженность клубней сорта Любимец и других составила 33-52%. В полевых условиях урожай клубней в результате поражения антракнозом снизился на 54-60%.

По информации бывшего заместителя начальника отдела по защите растений филиала ФГУ «Россельхозцентр» заслуженного агронома РФ Н.Ф. Семенякиной, антракноз картофеля в 2009 г. имел широкое распространение в Ленинградской области. Пораженность клубней сорта Невский в условиях хранения в отдельных хозяйствах достигала 90-95%. В полевых условиях в период вегетации было отмечено массовое поражение ботвы. Сходная картина распространения антракноза на картофеле имела место и в 2008 г. В Вологодской области в 2009 г., по данным специалистов по защите растений, в отдельных хозяйствах отмечена полная гибель производственных посадок картофеля (сорт Ярославна и др.) от антракноза. Заболевание распространено в Псковской

области и Карелии (семинар специалистов по защите растений Северо-Западной зоны филиала Россельхозцентра, июнь 2010 г.). Необходимо отметить, что антракноз картофеля приобретает широкое распространение в ряде стран мира: Иране (Okhovat et al., 1996), Израиле, Нидерландах (Nitzan et al., 2002), Англии (Camedic et al., 2003), в ЮАР и Франции (впервые отмечено, как новое заболевание) в 2004 г. (Glais, Andrivon, 2004), Канаде (Dauch et al., 2006).

При рассмотрении симптомов болезни важно подчеркнуть, что возбудитель *C. coccodes* поражает все органы растений картофеля: стебли, побеги, столоны, корни и клубни. Типичная черная пятнистость с серебристыми коричневыми пятнами появляется на поверхности клубня с насыщением по всей болезненной ткани мелких черных микросклероциев. Сильно пораженные клубни сморщиваются, кожица с поверхности легко сдирается, где также образуются мелкие склероции. Поверхность клубней неровная, бугристая. На срезе пораженных клубней прослеживается буро-окрашенная ткань на глубину 0.5-0.8 см, со временем появляются твердые вдавленные пятна. При длительной инкубации в условиях хранилищ симптомы болезни распространяются по всему клубню, появляется мокнущая ткань, ослизнение и полное разрушение таких клубней.

На растениях картофеля в поле симптомы болезни на стеблях проявляются во второй половине вегетации в виде светлых пятен, чаще всего в месте прикрепления черешков. Пораженные стебли в дождливую погоду могут загнивать и при подсушивании покрываться множеством черных точечных микросклероциев гриба (рис. XI и XII). На подземной части стебля разрушается верхняя ткань кожуры с появлением фиолетовой или синей окраски верхней внутренней поверхности стебля. Склероции на подземной части крупные, углистые, расположены одиночно или группами.

Спороношение гриба при благоприятных условиях погоды и восприимчивости растения развивается на всех пораженных органах растения в виде мелких ацервул (лож) розовой или лососевой окраски. Конидии *C. coccodes* прямые цилиндрические с закругленными концами, размером 14-17×4-6.5 μ. Через несколько дней (5-7) в местах образования ацервул закладываются сначала бесцветные, затем розоватые, и позднее коричневые до черного цвета микросклероции 0.8-0.9 мм в диаметре с пронизывающими их щетинками (рис. XIII).

Циркуляция возбудителя болезни осуществляется по следующей схеме: зараженные маточные клубни, затем инфекция переходит на стебли, далее на столоны, корни и клубни нового урожая.

Инкубационный период при инокуляции суспензией спор стеблей растения составляет при оптимальных условиях температуры 24-28°С – 18 дней. При заражении клубней в условиях хранения (при низких температурах) суспензией конидий в норме 3×10^6/мл инкубационный период (появление симптомов болезни) продолжительный и может составлять от 3 до 5 месяцев (Рандриамарадахи, 1986; Glais, Andrivon, 2004). Представляют интерес ряд зарубежных работ, посвященных образу жизни *C. coccodes*, его специализации, роли и значения почвенной инфекции гриба в возобновлении болезни. Убедительные опыты по определению почвенного инокулюма *C. coccodes* путем использования для этих целей микроклубней и микрорастений проведены английскими учеными Камедик и др. (Camedic et al., 2003). В первом случае образцы почвы были подобраны с разным интервалом после выращивания картофеля. Во втором – использовалась почва с искусственным заражением конидиями и микросклероциями фитопатогена. Степень спорулирующих некрозов определяли по проценту площади, образующейся на поверхности микроклубней. Чувствительность метода при анализе образцов почв составила 0.4 микросклероция на 1 г почвы, а при искусственном заражении почвы инокулюмом гриба составила 9 конидий/1 г почвы или 1 микросклероций/г почвы. Таким образом, в первом случае биологический метод был более чувствителен при анализе естественно зараженной почвы и он, по мнению авторов, может быть надежно использован в выявлении численности инокулюма *C. coccodes* в почве.

Обширные исследования по изучению специализации *C. coccodes* Райдом и Пеннипакер (Raid, Pennypacker, 1987) легли в основу гипотезы, что возбудитель антракноза *C. coccodes* является широко специализированным и может поражать, по данным авторов, 18 сорных растений, относящихся к 10 различным семействам. И в качестве вывода авторы подтверждают, что сорные растения могут резервировать и поддерживать инфекцию гриба между ротациями сельскохозяйственных культур. Основанием этому послужили поиски перспективных штаммов гриба для применения их в качестве биогербицидов на посевах сельскохозяйственных культур. Так, в Канаде (Dauch et al., 2006) изыскиваются возможности перспективных штаммов *C. coccodes* для применения их в качестве биогербицида против сорняка *Abutilon theophrasty* (канатник Теофраста – семейство Мальвовые). При этом разрабатывается метод количественной оценки содержания гриба *C. coccodes* в почве после использования биогербицида методом PCR.

В России и за рубежом отсутствуют сведения о появлении сумчатой стадии гриба

C. coccodes. Вместе с тем при изучении патогенности различных изолятов *C. coccodes* определены группы вегетативной несовместимости у 110 изолятов патогена из Израиля, Нидерландов, Франции (Nitzan et al., 2002). Авторами выявлены 4 группы вегетативной несовместимости и лишь у двух изолятов отмечена самосовместимость. Наиболее агрессивные изоляты по патогенности выявлены из 3 группы.

Меры борьбы. Высокий агрофон с соблюдением комплексного внесения органических и минеральных удобрений; освоение и соблюдение севооборотов в хозяйствах зоны с исключением повторных посевов картофеля. Обработку почву под картофель следует проводить с учетом особенностей каждого поля в зависимости от чередования культур и степени окультуренности полей. Проведение ранней зяблевой вспашки для обеспечения активного разложения пораженных растительных остатков и их запашка на достаточную глубину в целях уничтожения на них конидий и микроклероциев гриба и фитосанитарного оздоровления почвы для последующей культуры.

В весенний период переборка картофеля при 14-16°С в целях выявления скрытой инфекции и отбора зараженных клубней. Прогрев семенного картофеля в течение 2-3 недель для провоцирования микросклероциев к активизации их развития и формированию ацервул гриба в целях последующего их уничтожения при обеззараживании следующими препаратами в л, кг/т: флудиоксатил: максим КС (25 г/л) – 0,4; карбендазил: колфуго супер КС (200 г/л) – 0,2-0,3; имидаклонрид + пентикурон: престиж КС (140+150 г/л) – 0.7-1 с использованием малообъемного опрыскивания (до 2 л/т).

В период вегетации – борьба с сорняками, тщательный уход за растениями и создание условий для лучшего роста и развития культуры, раннее скашивание ботвы с удалением с поля.

В период уборки: просушивание клубней до закладки на хранение и обеззараживание семенного картофеля УМО (2 л/т) суспензией флудиоксанилом: максим КС (25 г/л) – 0.2 л/т. Обработку семенных клубней максим проводят через 3-5 дней после уборки картофеля, весной высаживают эти клубни без переборки и протравливания. За рубежом в Иране в качестве микробиологического средства защиты с возбудителем *C. coccodes* на картофеле показана высокая эффективность *in vitro* из всех видов рода *Trichoderma – T. harzianum*. На основе этих исследований разрабатывается микробиологический препарат в борьбе с антракнозом картофеля (Okhovat et al., 1996).

Из других профилактических мероприятий в борьбе с болезнями картофеля имеет значение вентиляция хранилищ и буртов, температура воздуха не должна превышать

2-3°С, влажность 85-90%.

Устойчивых форм картофеля к антракнозу не выявлено. За рубежом признано, что белые клубневые сорта картофеля более восприимчивы к антракнозу, чем фиолетовые и с красноватой окраской (Read, 1991). Районированные сорта в Северо-Западном и других регионах Нечерноземной зоны, такие как Невский, Демодедовский, Любимец, Ярославна очень восприимчивы к антракнозу. Вместе с тем, для Северо-Западной и Центральной зоны Нечерноземья на картофеле рекомендованы слабо поражаемые комплексом болезней сорта: Елизавета, Петербургский, Луговской, Чародей, Криница, Удача, Пушкинец (Павлюшин, 2010).

Антракноз томата

Возбудитель *Colletotrichum coccodes* (Walr.) Hughes.

В России заболевание встречается изредка в отдельных регионах. Впервые оно зафиксировано на томатах в Краснодарском крае в 1971 г. (Валид, 1974). В последующие годы широкое распространение этого заболевания отмечалось лишь в Краснодарском крае.

Еще ранее в нашей стране А.Б. Бондарцев-Монтаверде в 30^{x} годах это заболевание отметил на томатах в Украине , в 40^{x} гг. – в Закавказье, в 50^{x} гг. – в Литве (Родигин, 1982). В качестве возбудителя в тот период идентифицирован *C. atramentarium*, в настоящем являющийся синонимом *C. coccodes*.

За рубежом антракноз на томатах имеет широкое распространение в ряде стран: во Франции еще в 1974 г. четкую определенность в названии возбудителя антракноза *C. coccodes,* как отвечающего за появление черной пятнистости (black dot) томатов, исследование особенностей инфекционного процесса, проникновение возбудителя в ткани растений через аппрессории охарактеризовал Делон (Delon, 1974).

Болезнь на томатах имеет тенденцию к расширению в США, Германии, Польше и других странах. Потери от этого заболевания значительны. Так, в Краснодарском крае в 1972 г. поражение плодов томатов антракнозом достигало 37.5%. Сорт Молдавский ранний в течение суток после сбора урожая был поражен болезнью >50%. В Харьковской области в условиях теплицы в результате поражения корневой шейки, искривления проростков, образование на стеблях язв, надламывание их и гибель растений достигала 50-70% (Родигин, 1982).

Характерным для антракноза является поражение плодов. На их поверхности в результате поражения появляются вначале маленькие округлые, светлые, слегка вдав-

ленные пятна, которые со временем углубляются, увеличиваясь в размерах до 1.5-2.0 см. Поверхность пятен светлая, затем приобретает черный цвет в результате формирования под эпидермисом многочисленных черных склероциев. При разрастании пятна сливаются между собой, образуя большие водянистые язвы, превращающие плод в жидкую массу. Спороношение в виде ацервул на поверхности плода не образуется, а лишь под эпидермисом, при этом после снятия покровной ткани плода четко заметны щетинки и микросклероции.

На стеблях томатов, а иногда и на листьях, появляются некротические коричневые пятна, на стеблях позднее возникают продольные язвы, сливающиеся между собой, нередко окольцовывающие стебель. На трещинах и язвах формируется ложе с массой конидий и характерными для вида гриба щетинками. Конидии *C. coccodes* одноклеточные, цилиндрические на обоих концах закругленные с капельками масла. Длина конидий 14.7-22.9 μ, ширина 2.94-3.56 μ (Валид, 1974). Антракноз может передаваться с семенами (1-5.0% поражение семян), давая больные всходы. Основной источник инфекции – пораженные растительные остатки с покоящимися склероциями, на которых весной образуются ацервулы с конидиями, осуществляющие через аппрессории первичное заражение растений. В опытах авторов (Валид, 1974; Родигин, 1982) показано: гриб *C. coccodes* поражает растения из семейства пасленовых: картофель, томаты, баклажаны, табак, перцы, паслен, дурман, физалис, а также из семейства тыквенных дыни, арбузы, кабачки и тыкву.

Меры борьбы: тщательная обработка почвы методом глубокого запахивания пораженных растительных остатков; соблюдение севооборотов, адаптированных в зоне; использование здоровых семян. Создание условий для нормального роста и развития растений, оптимальные сроки уборки плодов. Возделывание более устойчивых сортов. На Краснодарской овоще-картофельной селекционной станции (КНИИОХ) в качестве устойчивых отмечены в 1974 г. сорта томатов: Волгоградский, Краснодарский, Гибрид 5, Подарок, Персиковидный (Валид, 1974). Для Северо-Западной зоны Нечерноземья в настоящее время рекомендованы перспективные, высокопродуктивные сорта томатов, устойчивые к комплексу болезней: Любань, Балтийский, Лисичка; для других регионов: Русский вкусный, Петр 1; для теплиц – Матрешка и другие.

Антракноз перца

Возбудитель – *Colletotrichum capsici* (Syd.) Butl. et Bisby. В России заболевание не отмечено. За рубежом широкое распространение антракноза на перцах имеет место в

Индии, Португалии, Корее и других странах. Поражаются антракнозом все надземные части растений, кроме красных плодов. На пораженных гипокотилях и позднее на всходах образуются вначале водянистые пятна, быстро разрастающиеся, со временем вызывающие увядание проростков перца. На листьях появляются водянистые, красновато-коричневые пятна, удлиняющиеся вдоль жилок и быстро охватывающие отмирающий лист. На стеблях и зеленых плодах образуются водянистые некрозы, затем наступает обширное разрушение пораженных тканей, стебли надламываются, зеленые плоды при поражении через 5 дней загнивают, превращаясь в слизистую массу. Поражение и механические травмы зеленых плодов усиливают активность патогена на восприимчивых хозяевах. Все восприимчивые ткани полностью сгнивают через 8-10 дней.

Первичное заражение растений происходит через аппрессории, образующиеся на конидиях, присутствующих на поверхности растений. Инфекционные гифы проникают через кутикулу и вызывают обширное разрушение стенок эпидермальных клеток, после гифы внедряются в тяжи склеренхимы непосредственно через их стенки.

Возникновение заболевания в поле связано с зараженными растительными остатками и семенами. В культуре *C. capsici* образует серый мицелий и многочисленные красновато-коричневые ацервулы, размером 96-124 мм, при культивировании гриба при оптимальной температуре 22-25 С. Конидиофоры короткие простые. Конидии одноклеточные, чаще бесформенные, размером 18-23 μ, склероции отсутствуют. Установлено, что возбудитель *in vitro* на питательных средах (жидкой среде Чапека) быстро через 14 дней секретирует токсин, содержащий в своем составе полисахарид, который ингибирует рост перца, а также вызывает угнетение прорастания некоторых бобовых: фасоли, сои, маша, вигны. В опытах по специализации *C. capsici* с перцев может поражать указанные выше бобовые культуры и при благоприятных условиях патоген может наносить им вред в полевых условиях (Roy, 1996).

Меры борьбы: обеззараживание семян и уничтожение зараженных растительных остатков, селекция устойчивых сортов.

2.4 Антракноз тыквенных культур

Антракноз арбуза, дыни, кабачка

Возбудитель *Colletotrichum lagenarium* (Pass.) Ellis and Halsted (синоним *C. orbiculare*). Заболевание широко распространено в нашей стране. Поражаются антракнозом арбуз, дыня, тыква и огурец в открытом и закрытом грунте. Заболевание приносит большой вред, поражая все надземные части растений. Больше всего страда-

ют плоды, на которых сначала появляются мелкие углубленные пятна, позднее превращающиеся в нерезко округленные или овальные пятна с глубокими язвами с розовыми подушечками (ацервулами), придавая им яркий медный оттенок, большей частью проявляющийся при поражении возбудителем арбузов и дынь, в связи с чем, болезнь получила название «медянка» (Наумов, 1952). Пятна со временем сливаются, ткань плода загнивает. Такие плоды часто становятся уродливыми, непривлекательными, вкус их становится горьким.

Заболевание проявляется уже на всходах, вызывая отмирание или загнивание проростков семян в почве или на ее поверхности. На растущих растениях на стеблях, листьях антракноз проявляется в форме вдавленных темных пятен. На листьях возникают вначале мелкие, между жилками светло-зеленые, затем мокнущие пятна, приобретающие при подсыхании красновато-коричневый оттенок. Такие пятна углубляются, выкрашиваются с образованием язв. На стеблях пятна более темные, глубоко вдавленные, при подсыхании образуются перетяжки, стебель утончается и засыхает. Ацервулы гриба, имеющие вид розовых подушечек с хорошо заметными, выступающими из ацервул темно-оливковыми щетинками (1-4 перегородки), образуются на всех пораженных органах растения. Конидии бесцветные, цилиндрические, иногда искривленные, размером 11.5-20×3.5-6 μ.

Плоды в результате появления многочисленных ацервул приобретают желто-оранжевый цвет, обусловленный массой конидий. Зараженные плоды дают зараженные семена. Мицелий гриба обычно располагается в поверхностных тканях семян, но при сильном поражении мицелий проникает до семядолей, а иногда достигает зародыша, большей частью гифы внутриклеточные, реже межклеточные, варьирующие по ширине от 2.5 до 3-4.5 μ. Сильно пораженные семена теряют свой нормальный вид, постепенно высыхают, и в результате семена недоразвитые и непригодные для посева (Ибрагимов, 1954).

В цикл развития паразита входят мицелий, ацервулы со щетинками, которые могут уплотняться и превращаться в склероции и пикниды. Склероции и пикниды, как правило, образуются в чистой культуре, но вполне возможно их появление в природе. Сумчатая стадия, известная как *Glomerella cingulata*, в России не выявлена (Ибрагимов, 1954). Распространение патогена в период вегетации осуществляется конидиями с каплями дождя, росой, ветром. При благоприятных условиях конидии проникают в ткань растения через гифальные трубочки, возникающие на аппрессориях, развивая там межклеточный и внутриклеточный мицелий, и при энзиматическом воздействии пара-

зита ткань загнивает и разрушается.

Развитие болезни протекает быстро. При высокой влажности воздуха 87-92% и температуре 22-27°С инкубационный период не превышает 3-6 дней. Источниками инфекции являются семена и почва с зараженными растительными остатками.

За рубежом при изучении моноспоровых культур (штаммов), изолированных с различных субстратов и растений-хозяев, проанализировали большое число видов и сортов тыквенных, и были выявлены 4 расы на пяти дифференцирующих растениях-хозяевах: арбузах, огурцах, тыквах. Так, установлено, что ни один из сортов арбуза не является высоко устойчивым к расе 2. Количество сортов, устойчивых к расам 1 и 3 относительно велико, и при этом выявлено, что устойчивость управляется одним и тем же доминантным геном (Кирай и др., 1974).

В России проводятся интенсивные исследования по изучению генофонда тыквенных (бахчевых) культур на устойчивость к отдельным и комплексу болезней. Во ВНИИ овощных и бахчевых культур (г. Астрахань) была идентифицирована 5 раса гриба *C. lagenarium* по методу Barnes, выделены перспективные и слабо поражаемые сорта для региона Нижнего Поволжья (Солдатенко, 1980).

Большой интерес представляют работы ВНИИ орошаемого земледелия и бахчеводства (Быковская опытная станция), Краснодарской опытной станции ВИР по селекции арбуза и других бахчевых культур на устойчивость к антракнозу (Варивода, 2003; Елацков, 2008). В настоящем известны 7 физиологических рас *C. lagenarium*. В этих учреждениях разработаны схемы селекционных работ, включающих скрещивание устойчивых сортов, изучение устойчивости гибридов на инфекционных фонах, и испытывается технология использования линий мужской стерильности на тыкве, патиссонах и других бахчевых культурах.

На Краснодарской опытной станции ВИР выделены устойчивые сорта арбуза из русской экологической группы: Родник, Красавчик, Гибрид 514, а также относительно устойчивые к болезни сорта Лидер и Холодок, которые по степени устойчивости достигали стандарта – сорта Астраханский и превосходили Мелитопольский. В последние годы Г.А. Теханович (2004) из генофонда ВИР рекомендованы сорта и образцы тыквенных, устойчивых к комплексу болезней для использования в селекции и в промышленных бахчевых хозяйствах: арбуза – Ранний Кубани, Подарок солнца, Красавчик, Ольгинский, отличающийся высокой урожайностью и вкусовыми качествами; тыквы – Зимняя сладкая, Кубанская, Жемчужина (для Северного Кавказа), Лечебная, Кустовая

оранжевая (для Нечерноземной зоны); кабачка – Бесплодные, Куанд, Желтоплодный (Нечерноземная зона, Центрально-черноземная зона, Дальний Восток); дыни – Кувшинка, Южанка – устойчивые к мучнистой росе и засухе, Золушка – высокоустойчивый к болезням, и Лакомка – с комплексной устойчивостью.

Наряду с использованием устойчивых сортов из агротехнических приемов в борьбе с антракнозом имеет значение введение севооборотов с возвращением бахчевых на прежнее место через 5-6 лет, высокий агрофон, тщательная обработка почвы в целях подавления инфекции на пораженных растительных остатках, и обязательное обеззараживание семян, используя для этих целей новейшие препаративные формы.

Антракноз огурца

Возбудитель *C. lagenarium*. Заболевание распространено повсеместно в открытом и защищенном грунте. Пораженность растений в отдельные годы может достигать высокого уровня от 30 до 100%, при интенсивности развития болезни до 50-60%, снижения урожая до 40-48% (Осницкая, 1970). Признаки болезни, образ жизни возбудителя сходны с таковыми при развитии антракнозов на тыквенных культурах.

Антракноз поражает все надземные части растений: листья, стебли, плоды. В период вегетации на пораженных органах растений возникают пятна различной формы: округлые, продолговатые светло-бурой или желтой окраски, с образованием на поверхности пятен желто-розовых подушечек (ацервул) с темно-оливковыми щетинками (с 1-4 перегородками). Конидии гриба бесцветные, цилиндрические, иногда искривленные, 11.5-20×3.6-6 μ. Со временем ткань пятен углубляется и выкрашивается, образуются язвы. Конидии, образующиеся в огромных количествах в ацервулах, с каплями росы, насекомыми и при дождевании в условиях тепла интенсивно распространяются, оседая на поверхности растения, прорастают в ростковые гифы, и через образующиеся на проростках конидий аппрессории проникают в здоровые клетки растений-хозяев.

Оригинальные исследования роли химического воздействия на клеточные стенки растений аппрессориев *C. lagenarium* при проникновении гриба в здоровые ткани растений огурца проведены японскими учеными (Kazumi et al., 1983). Авторы *in vitro* использовали целлюлозную мембрану, как упрощенную модель стенки растительной клетки, в целях обнаружения секреции при разрушении стенок энзимами у аппрессорий *C. lagenarium.* В опытах в различных аспектах исследуется роль морфологических структур гриба: конидий, меланизированных аппрессориев и формирующихся на них инфекционных гиф и способности их к инфекции растения. В этих целях аппрессории

были подвергнуты обработке циклогексимидом (препарат ингибирующий синтез белка), и на определенный период временно они были удалены из системы инфекционного процесса. В итоге полученные материалы позволили авторам сделать некоторые обобщения, что химическое растворение (деградация) энзимами стенок растительных клеток и использование продуктов их распада в качестве источника эндогенного питания активизирует новопротеиновый синтез в период морфогенеза аппрессорий. Это, в свою очередь, является решающим фактором в формировании жизнеспособных инфекционных гиф и успешной колонизации грибом растений огурца.

Для развития возбудителя антракноза в теплицах благоприятствует высокая относительная влажность 90-100% и температура 22-27°С. Инкубационный период при таких условиях протекает в течение 3 дней, при относительной влажности 63-70% – 6 дней, при резком снижении влажности до 50-55% заражение растений спорами гриба не происходит. В то же время снижение относительной влажности воздуха сказывается неблагоприятно на росте и развитии огурца. В связи с этим в подавлении развития болезни имеет значение общая фитосанитарная обстановка (дезинфекция теплиц), возможная регуляция режима выращивания, рекомендованная принятой технологией возделывания данной культуры (Новожилов, Элбакян, Корнилов, 1982). В период вегетации для повышения устойчивости огурца к антракнозу следует использовать компост при посадке и проведение опрыскивания растений в возрасте 1-2 листьев (18-21 день) растворами фосфатов: K_2HPO_4, K_3PO_4, Na_2HPO_4, Na_3PO_4 и $CaHPO_4$ (Gotstein et al., 1990). Этот эффект обусловлен способностью фосфатов обеспечивать образование нерастворимого в воде комплекса с Ca^{2+} или щелочной pH. Экспериментально установлено, что обработка семян огурца хитозаном при норме расхода препарата 0,2-0,5 г/кг и опрыскивание растений хитозаном 0.05% обеспечивает повышение болезнеустойчивости растений огурца к антракнозу; биологическая активность составляет 55-60% (Тютерев, 2002). В период вегетации в защищенном и открытом грунте против антракноза и других болезней рекомендуется проводить опрыскивание препаратами на основе меди хлорокиси: абига-пик ВС (400 г/л) – 3 л/га, меди сульфата трехосновной: купроксат КС (345г /л) – 5 л/га.

Внедрение устойчивых к антракнозу сортов огурца: в Госреестр по Западно-Сибирскому региону рекомендованы сорта: ВИТАН, Дачный F_1, Исток F_1, Любимец Хардвика – выносливые и среднеустойчивые к антракнозу; для Центрально-Черноземной зоны и Северного Кавказа для открытого грунта сорта: Невеста F_1, Пре-

стольный F_1; для Нечерноземной зоны: Рита F_1. Еще ранее в 2005 г. рекомендованы устойчивые к антракнозу сорта огурца: Неросимый-40, Сюрприз, Московский тепличный, ВИР-505, МОВИР, которые используются в настоящее время в условиях защищенного грунта.

2.5 Антракноз льна

Возбудитель – *Colletotrichum lini* Bolley (син. *C. linicolum*). Заболевание распространено во всех льносеющих районах России. Поражает все вегетативные и репродуктивные органы растений.

На проростках болезнь проявляется в виде поражения корешков, где образуются ржавые или оранжевые удлиненные пятна в более позднем возрасте переходящие в язвы. На семядолях появляются желтоватые или сероватые пятна, со временем охватывающие часто поверхностность всей семядоли, образуются перетяжки, что нередко приводит к отмиранию точки роста, побурению и гибели еще неокрепших молодых растений. На молодых листьях также возникают пятна серого цвета, со временем отмечается их подсыхание и отмирание листа. В фазу елочки – бутонизации болезнь проявляется слабо, в этот период отмечен переход болезни в скрытое (бессимптомное) состояние. Позднее на стеблях при сильном поражении появляются язвы, трещины, образуются многочисленные буроватые пятна, которые обуславливают так называемую «мраморную» пятнистость стебля в виде сплошного побурения стеблей, сохраняющуюся до конца вегетации растения. При наличии обильных рос, туманов, дождя пятнистость развивается вверх по стеблю; поражаются коробочки, где также отмечено побурение в форме пятен, а от них и семена. Пораженные семена обычно щуплые, теряют блеск, становятся тусклыми, имеют низкие посевные качества, и при посеве таких семян появляются проростки, которые в большинстве случаев погибают. Это приводит к изреживанию всходов. Развитию гриба благоприятствует повышение температуры воздуха (22-24°С) и влажная погода.

Спороношение гриба в виде ацервул с буроватыми щетинками (ложе) закладывается под эпидермисом на пораженных органах растения. Во влажную погоду можно наблюдать ацервулы в виде мелких оранжевых подушечек. Конидии одноклеточные, бесцветные, цилиндрические, несколько изогнутые.

Интересные данные об особенностях инфекционного процесса у изолятов *C. linicola*, выделенных с льна, получены английскими учеными (Latunde-Lada et al., 2007). Авторы показали, что гифы гриба *C. linicola* проникают непосредственно через

кутикулу хозяина, приводя к бессимптомной биотрофной фазе, характеризующейся образованием крупных многолопастных с несколькими сектами первичных гиф, развитие которых ограничивается исходной зараженной эпидермальной клеткой. Позднее через 48 часов наступает некротрофная фаза, когда образующиеся вторичные гифы внедряются в окружающую ткань листа или стебля, вызывая типичные симптомы антракноза с формированием ацервул с конидиями в пораженной ткани растений. Локализованная гемибиотрофная стадия и наступающая позднее некротрофная стадия у патогена *C. lini* и обуславливает, так называемую, «мраморную» пятнистость в виде сплошного побурения стеблей льна, охарактеризованной еще в 1952 г. Н.А. Наумовым.

Первичное распространение гриба осуществляется семенами и с почвой, где гриб сохраняется на пораженных растительных остатках мицелием. В условиях льноводческих хозяйств этому способствует расстил льносоломки на полях севооборотов, переуплотнение севооборота льном, а также несоблюдение общесанитарных мероприятий при обработке почвы и по уходу за растениями в период вегетации.

Возбудитель болезни *C. lini* – узко специализирован, приурочен к поражению льна и не поражает другие растения.

Отношение же различных сортов льна к этому заболеванию совсем неоднозначное. Так, во ВНИИ льна (г. Торжок) проводятся исследования по внутривидовой изменчивости возбудителя антракноза льна. Оценено 500 образцов льна по способности дифференцировать популяцию возбудителя льна по вирулентности. Идентифицированы 25 рас *C. lini* (Кудрявцева, 1998). Отобраны более устойчивые образцы, перспективные для использования в практике льноводства и в селекционной работе. Еще ранее в 1986 г. автором из 20 номеров ВНИИЛ отмечены с высокой устойчивостью к антракнозу сорта: Торжок, Успех, с устойчивостью к комплексу болезней и антракнозу: из США – образцы: К6295, Линота К-1999, Леона-К-6297; и позднее (Кудрявцева, 2005; Пролетова, Кудрявцева, 2008) выделены устойчивые к антракнозу – К6554, К№2, К№1 и др. В настоящем Госреестром рекомендованы слабо поражаемые антракнозом сорта: АМ98, Норд – селекции ВНИИЛ; ВНИИМК-630, Сангин – селекции ВНИИМК; Орион – селекции Псковского НИИСХ, Василек – селекции Вятской сельскохозяйственной академии; Кинельский 2000 – селекции ВНИИСС; сорт Пралеска селекции Белорусских селекционеров.

В систему мер защиты по борьбе с антракнозом и другими болезнями, кроме перспективных сортов льна, рекомендованы введение севооборотов с 5-летней ротацией;

высокий агрофон, в предпосевной период внесение комплекса микроудобрений (цинк, бор, медь по 2 кг д.в./га); протравливание семян с увлажнением (воды 3-5 л/т) препаратами в кг/т: на основе тебуконазола: раксил КС (60 г/л) – 0,5; тебу 60 МЭ (60 г/л), бункер ВСК (60 г/л), редут КС (60 г/л) – 0,4-0,5; раксил ультра КС (120 г/л) – 0,25; тиабендазола + флутриафола: винцит СК (25+25 г/л); тирама: ТМТД ВСК (400 г/кг) – 3,5-5.

В подавлении развития антракноза и других болезней в период вегетации целесообразно в фазу елочки проводить опрыскивание на основе беномила: фундазолом СП (500 г/кг) при норме расхода 1 кг/га.

2.6 Антракноз ягодных культур и винограда

Антракноз смородины (мухосед)

Возбудитель болезни *Gloeosporium ribis* (Lib.) Mont. et Desm. Сумчатая стадия *Pseudopeziza ribis* Kleb.

Заболевание широко распространено в Северо-Западном, Центральном регионе, а также в южных районах Сибири и на Дальнем Востоке страны. Среди ягодных культур более половины площадей составляют посадки черной и красной смородины. Антракноз поражает преимущественно листовую поверхность, но нередко поражает молодые побеги, черешки, плодоножки, ягоды. На листьях образуются мелкие бурые пятна до 1-2 мм в диаметре, окружены внешне здоровой хлофиллоносной тканью. На поверхности пятен образуются мелкие черные, как бы лакированные, подушечки – плодоношение гриба, при разрыве подушечек, чаще в сырую погоду, выступает беловатая или красноватая масса спор, склеенная слизистым веществом. В течение лета образуется несколько поколений конидий. Конидии серповидно изогнутые, узкие, одноклеточные, размером 17.5-28.3×5.4-8.7 μ. Часто макроконидии, прорастая образуют микроконидии, роль которых не выявлена (Натальина, 1963).

Споры распространяются в течение лета с каплями дождя, ветром, насекомыми, и, попадая на поверхность листьев, прорастают, образуя под эпидермисом плотную ткань – строму, которая перезимовывает в пораженных частях листа, а весной на этих стромах вырастают небольшие беловатые или светло-розовые апотеции – сумчатая стадия гриба. Сумчатая стадия – апотеции гриба узкоблюдцевидные, высотой до 0.8 мм на короткой толстой ножке. Гимениальный слой, образующийся на внутренней части апотециев, светлоокрашенный, кроме сумок с сумкоспорами содержит массу разветвленных парафиз. Сумки булавовидные 90-110×18-20 μ. Аскоспоры одноклеточные, эллипсоидальные 12-17×7-8 μ (рис. 21). В числе питающих растений для паразита указываются

только виды из рода *Ribes*, кроме красной смородины, как более восприимчивой к болезни, отмечены также черная и белая смородины. О.Б. Натальина (1963) выявила в пределах вида возбудителя болезни следующие сравнительно узкоспециализированные формы: *Gloeosporium ribis* f. *ribis-rubrae* на красной смородине, *G. ribis* f. *ribis nigrae* на черной смородине и *G. ribis* f. *Grossulariae* на крыжовнике. Хотя эти формы отличаются наибольшей приуроченностью к определенному виду смородины, но гриб способен нередко в слабой и умеренной степени, поражать черную, золотистую смородину и крыжовник.

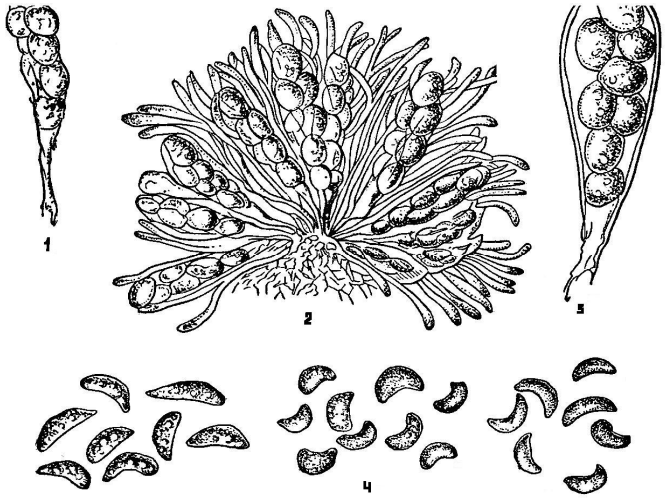

Рис. 21. Антракноз смородины (по О.Б. Натальиной, 1963)
Сумчатая стадия – *Pseudopeziza ribis*
1, 3 - сумки с аскоспорами, 2- плодовое тело - открытый апотеций,
4- конидии *Gloeosporium ribis*.

Вредоносность болезни состоит в преждевременном опадении пораженных листьев, у растений резко снижается запас питательных веществ, нарушаются физиологические функции, что отражается на снижении морозостойкости, отмирании отдельных ветвей. На зеленых побегах образуются мелкие язвочки с формированием черных лакированных подушечек со спороношением. Уменьшение прироста сказывается на количестве и качестве черенкового материала. При сильном развитии болезни в течение 2-3 лет и более кусты практически теряли свою продуктивность.

Показано, что при отсутствии химической защиты потери урожая могут достигать до 30% на восприимчивых сортах в Северо-Западном регионе, в северо-восточных районах Нечерноземной зоны – до 50% (Шапиро, Копыл, 2004; Шведова, 2004).

Меры борьбы. В связи с особенностями биологии возбудителя *G. ribis* – основным источником инфекции являются пораженные опавшие листья; поэтому тщательная обработка почвы в осенне-весеннее время способствует снижению инфекционного начала возбудителя антракноза. На пораженных листьях, заделанных на глубину до 10 см, апотеции не развиваются; обрезка пораженных побегов. Соблюдение высокой агрокультуры смородины. Иммунных к антракнозу сортов черной и красной смородины крайне мало (Шведов, 2004). Вместе с тем, для Северо-Западной зоны выявлена группа среднеустойчивых к антракнозу сортов, такие как Ненаглядная, Первенец, Голландская красная, Рондом, без применения пестицидов показали высокую рентабельность, сочетают высокую устойчивость к болезням с высокой урожайностью, и обладающие высокой зимостойкостью (Шапиро, Копыл, 2004).

В настоящем Госреестром РФ для различных зон страны рекомендованы устойчивые к антракнозу сорта черной смородины, селекции ГНУ ГНЦ ВНИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова, ГНУ ВНИИ садоводства им. И.В. Мичурина, ГНУ ВНИИ садоводства и картофелеводства, ГНУ ВНИИ плодовых культур, ГНУ Всероссийского селекционно-технологического института садоводства и питомниководства, ГНУ НИИ садоводства Сибири им. М.А. Лисавенко, ГНУ Дальневосточный НИИСХ, Белорусский НИИ плодоводства и картофелеводства и другие научные учреждения НИИСХ, зональные станции.

Так, устойчивыми к антракнозу являются сорта: Велой, Оржебин, Петербурженка – рекомендованы для Северо-Западной зоны ЦЧЗ, Волго-Вятского и Кавказского регионов. Сорт Искушение рекомендован для ЦЧЗ, Сеянец голубки – для ЦЧЗ и Восточно-Сибирского региона; Венера, Верность – для Уральского региона; Белорусская сладкая, Память Вавилова для Северо-Западной зоны, ЦЧЗ и др. регионов; Дальневосточная – для Северо-Западной зоны, Волго-Вятского региона, Западно-Сибирского и Дальне-Восточного регионов.

На восприимчивых районированных сортах в различных зонах для борьбы с антракнозом можно использовать химические препараты до цветения: меди сульфат + кальция гидроксид: бордоская смесь ВРП (960+ 900 г/кг) – 25-30 (3-4% раствор); меди хлорокись + цинеб: цихом СП (370+150 г/кг) – 3-4 кг/га. В питомниках препараты можно использовать без ограничений.

Антракноз малины

Возбудитель *Gloeosporium venetum* Speg. (синоним Sphaceloma necator (Ellis &

Everh) Jenr & Shear). Сумчатая стадия – телеоморфа *Elsinoë veneta* (Burkholder) Jenk. – в России не отмечена, за рубежом имеет место в различных странах.

В России заболевание встречается повсеместно, наиболее часто встречается в условиях сырого климата; Северо-Западной зоне, Сибири, менее вредоносно заболевание в Центральной и Южной зонах России.

Антракноз поражает листья, черешки, побеги, плоды. На листьях образуются пятна мелкие, угловатые, беловато-серые с пурпурной каймой. При большом количестве пятен они сливаются, и пораженная ткань в старых пятнах может выпадать. Сходные пятна возникают на черешках, иногда превращающиеся в язвочки.

Характерное поражение антракноза проявляется на стеблях, вначале с образованием отдельных маленьких глубоких язв, которые при сильном поражении сливаются сплошь и пораженная часть покрывается побуревшей опробковевшей, растрескивающейся тканью. Пораженная ткань сереет, побег приобретает серый цвет, боковые ветви, пораженные антракнозом, преждевременно отмирают.

На зрелых ягодах образуются язвы, приостанавливается рост ягод, они мумифицируются и засыхают. На пораженных частях растения гриб образует конидиальное спороношение. Ложа (ацервулы) бледные, одиночные грязно-зеленые малозаметные с короткими редкими конидиеносцами, расположенными на сплетении грибницы – строме гриба. Конидии продолговатые, одноклеточные, выступающие наружу желтоватой слизью, размер конидий 5-8×2-3 μ. Гриб может развиваться при 3-4°С, оптимум 20-21°С. Решающий фактор в развитии гриба – влажность. Споры распространяются с капельками дождя, росы, насекомыми. Инкубационный период при оптимальных условиях длится 7 дней.

Зимует антракноз в основном в побегах мицелием (реже на листьях), на котором весной формируются споры (Натальина, 1963).

Меры борьбы сходны с системой защиты черной смородины.

Антракноз земляники

Впервые антракноз земляники отмечен в России в Московской области и в Краснодарском крае в 2004-2005 гг. О.З. Метлицким, С.Е. Головиным, И.А. Андрицовой и Н.А. Холод (2007). Авторами подробно охарактеризована симптоматика болезни, история ее появления в нашей стране, вредоносность заболевания. Материалы опубликованы в научно-практическом журнале издательства Агрорус за 2007 г. Так установле-

но, что в Краснодарском крае сорт Мармеладе, завезенный в 2003 г. из Италии, в посадках земляники станицы Белореченской на площади 2 га полностью погиб от увядания растений и массового поражения ягод черной гнилью. В Подмосковье отмечалось массовое увядание сорта Зенга-Зенгана, Полка и др. сортов. По мнению авторов, антракнозом были поражены все органы растений земляники. На усах, молодых листьях возникли мелкие вдавленные красно-бурые пятна, позднее возникали черные язвы, сливаясь, они окольцовывали розетки, в дальнейшем растения, потерявшие тургор, увядали. При поражении цветков отмечалось их побурение и отмирание. На плодах возникали группами вдавленные пятна с диаметром 1.5-5 мм, засыхая, плоды приобретали шоколадно-бурый оттенок, позднее возникали черные пятна с твердой сухой гнилью. При наличии влаги ягоды покрывались лососёво-розовой клейкой слизистой массой, в сухую погоду плоды ссыхались и мумицировались. При поражении корней отмечалась их хлоротичность, побурение и засыхание. Авторы предварительно идентифицировали возбудителя антракноза как *Colletotrichum acutatum* (Simm.) Sutt.

Подобные признаки болезни при анализе растений и пораженных ягод земляники были обнаруженыв 2008-2009 гг. научными сотрудниками ВИЗР Л.И. Берестецкой и В.В. Котовой. Немногочисленные образцы растений поступили из Ленинградской области. Возбудитель болезни отнесен к *C. acutatum*.

В качестве возбудителя на землянике за рубежом отмечены различные виды *Colletotrichum*: доминирующим является вид *C. acutatum, C. fragariae* и нередко *C. gloeosporioides*. По данным Смит и Блека (Smith, Black, 1993) поражение антракнозом земляники в юго-восточных штатах США, проявляющегося в виде отмирания шейки некроза корней и увядания растений, наносит большой ущерб урожаю земляники и ее качеству. В течение 18 лет авторами выделено 36 изолятов – возбудителей антракноза, среди которых идентифицированы по видовому составу: *C. fragariae* – 18 изолятов, *C. acutatum* – 16, *C. gloeosporioides* – 2. Так, *C. acutatum* вызывает уплотненные, сжатые пятна на ягодах, размером >1-10 мм, в сильной степени пораженные ягоды мумифицируются. В таких ягодах возбудитель способен перезимовывать и на поверхности почвы, и на глубине 5-8 см. Постоянно колеблющиеся минусовые температуры в зимний период оказывают благоприятное влияние на выживаемость патогена. Через 3 месяца, по данным авторов, реизоляция гриба из мумифицированных ягод составляет 100%, в дальнейшем в весенне-летний период процент выделения возбудителя снижается до минимальных значений. Рядом исследователей установлено, что *C. acutatum* может перезимовывать мицелием и аппрессориями на различных частях

растений: корневой шейке, побегах, цветоносах и ягодах земляники (Warton et al., 2004). По данным авторов, вид *C. acutatum* на землянике впервые обнаружен Sheer в 1984 г., позднее он быстро распространился, поражая землянику в различных странах: в США, Канаде – в 1995 г., затем отмечен на Мальте (Porta-Ruglin et al., 2006), в Испании, Италии, Болгарии, Израиле, Шри-Ланке (Freeman, Katan, 1997; Martinez et al., 2003). В то же время есть указания, что вид *C. acutatum* паразитирует на соцветиях цитрусовых на севере Бразилии (Theodoro yt al., 2004).

Кроме *C. acutatum*, на землянике паразитирует *C. fragariae* (Brooks). Новый вид *C. fragariae* описан Brooks на землянике в штате Флорида (США), где нередко потери от антракноза этой культуры составляют 80% (Howard, 1972). Вид *C. fragariae* вызывает темно-коричневые пятна на листьях. На ягодах вызывает темные вдавленные внутрь ягод пятна (рис. 22а) на которых позднее образуются ацервулы (ложа) со щетинками (рис. 22в). Болезнь имеет широкое распространение в США, Бразилии, Великобритании, Австралии и других странах. Испанские ученые (Martinея-Colebras et al., 2003), исследуя филогенетические отношения между патогенами антракноза на землянике, провели молекулярный анализ (с использованием праймеров ПЦР) отдельных участков ДНК изолятов *C. acutatum*, *C. fragariae* и *C. gloeosporioides*. Установлен высокий уровень генетического расхождения у *C. acutatum,* образующих 2 кластера. Расхождения между возбудителями, поражающих землянику *C. fragariae* и *C. gloeosporioides*, были незначительными, поэтому авторы Мартинес и др. (2003) не склонны рассматривать их как самостоятельные виды.

Следует заметить в отношении *C. acutatum*, что генетическое и филогенетическое разнообразие у *C. acutatum* – космополитического патогена, вызывающего антракноз у широкого круга хозяев, очень высокое. По данным ученых (Sreennivasaprasad and Talhinhas, 2005) вид *C. acutatum* представляет даже большую опасность, чем *C. gloeosporioides*. Глобальная популяция патогена *C. acutatum* разделена на 8 молекулярных групп, имеющих корреляцию с морфологией и варьирующую взаимосвязь с хозяином и географическим происхождением.

По морфологии у возбудителей антракноза земляники имеются четкие различия. Так, *C. acutatum* характеризуется длинными цилиндрическими (нитчатыми) конидиями, в культуре имеет правильные края колоний и розовую пигментацию с оранжевым оттенком. *C. gloeospo-rioides* образует цилиндрические с закругленными концами, нередко овальные конидии, в культуре колония гриба вначале приобретает серую окра-

ску, позднее темно-коричневую.

Меры борьбы. Учитывая высокую опасность антракноза, как нового заболевания в нашей стране, необходимо соблюдать комплекс профилактических и фитосанитарных мероприятий, предупреждающих дальнейшее распространение болезни на промышленных плантациях земляники в различных регионах.

Осуществлять мониторинг за развитием болезни, в случае ее появления целесообразно уничтожать пораженные растения, плоды путем тщательной обработки почвы и посадки на участках, не поражаемых видами *Colletotrichum*, сельскохозяйственных культур.

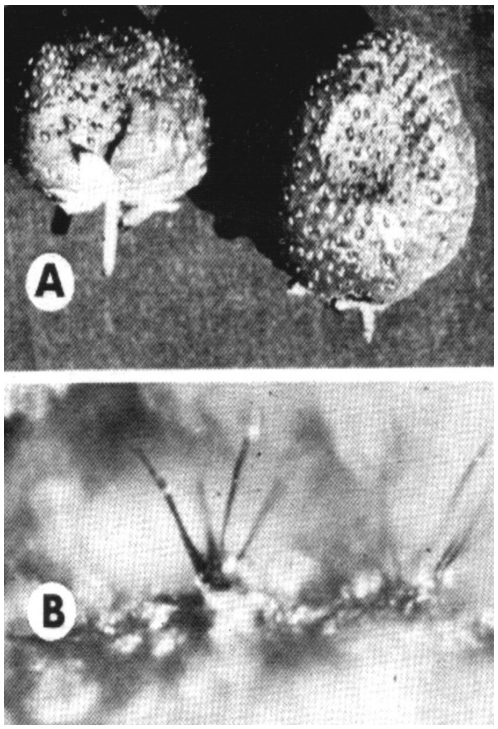

Рис 22. А. Ягоды земляники, пораженные *C. fragariae*; В. Спороложа гриба со щетинками (по C.M. Howard, 1972)

На слабо поражаемых плантациях (участках) создание высокой агрокультуры земляники, не допускать избыточного внесения азотных удобрений и проведение химических мероприятий с использованием перспективных фунгицидов. Из опыта зарубежных стран хорошие результаты по борьбе с антракнозом земляники получены при использовании каптофола, пропиконазола, манеба, манеб-диниконазола (в период цветения и плодоношения). В то же время первостепенное значение имеют исследования по разработке технологий применения перспективных микробиологических средств для борьбы с заболеванием на землянике в Японии, Израиле, Великобритании и других странах (Jeffries, 1998; Horowitz et al., 2005). В Израиле выделен непатогенный Remi-мутант *C. acutatum*, обозначенный как Ca-5, проявляющийся в отсутствии источника N (азота) обширный рост проростковой трубки до формирования аппрессория на поверхности различных органов земляники. Мутант Ca-5 не поражает растения и развивается некротрофно при прямой инокуляции поранений (травм) растений. В Испании при оценке большой коллекции сортов земляники на устойчивость к *C. acutatum* авторами впервые выделена устойчивая линия 1-297, не поражаемая антракнозом на всех стадиях развития заболевания (Martinez et al., 2003). При появлении антракноза на землянике в нашей стране возникает необходимость в разработке комплекса защитных мер борь-

бы в подавлении этого опасного заболевания.

Антракноз винограда

Возбудитель *Gloeosporium ampelophagum* (Pass.) Sacc. Заболеванием поражаются все органы растения: листья, плоды, молодые побеги, которые поражаются возбудителем болезни в молодом возрасте, пока они еще не одеревенели. На них появляются бурые пятна, постепенно удлиняющиеся, в дальнейшем пятна приобретают продолговатую или эллиптическую форму, окаймленную темно-бурой полоской. Нередко на побегах хорошо заметны ложа. На старых побегах чаще наблюдаются продольные язвы, иногда захватывающие целое междоузлие. Паренхима коры и древесина разрушена, сосуды тянутся в виде тяжей по дну раны, по краям образуются наплывы. Часть побега, которая расположена выше язвы, чернеет и засыхает, такой побег часто надламывается и погибает.

На листьях возникают мелкие угловатые или неправильные пятна серой окраски с красноватым окаймлением (рис. XIV). Часто на листьях наблюдаются многочисленные отверстия, которые образуются на месте выпавших пятен.

При поражении ягод, также как и на черешках, плодоножках возникают бурые пятна, окруженные темной каймой (рис. XV). На сильно пораженных ягодах можно наблюдать их деформацию. На таких ягодах обнаруживаются мелкие ложа (подушечки) конидиального спороношения, состоящие из коротких конидиеносцев с конидиями. Конидии бесцветные, одноклеточные, продолговатые и несколько согнутые с двумя каплями масла. Сходные ложа могут формироваться и на пораженных побегах и других частях растения. Щетинки отсутствуют. Заболевание встречается во всех республиках Северного Кавказа.

Меры борьбы. Обрезка и уничтожение пораженных побегов. На слабо пораженных побегах весеннее и осеннее опрыскивание.

Для районов Северного Кавказа в настоящее время разработаны химические обработки в период вегетации против доминирующих болезней винограда, в т.ч. и против антракноза. Среди химических препаратов включены целый ряд перспективных и эффективных препаратов, которые при их использовании дают положительный эффект в борьбе с комплексом болезней (Евдокимова, 2009).

Из устойчивых сортов к антракнозу и другим болезням выявлены: Декабрьский, Жемчуг зала, Мечта, Кристалл, Кардинал, Новокубанский белый, Рислинг, Мускат янтарный и другие, районированные в Краснодарском крае и других районах Кавказа

(Евдокимова, 2009).

2.7 Антракноз цветочных культур

Антракноз диффенбахии

В настоящее время в России уделяется большое внимание промышленному цветоводству, включающему и декоративное садоводство.

Новой культурой в тепличном хозяйстве России, в том числе и в Ленинградской области, является диффенбахия (*Deffenbachia maculata*) из семейства ароидных (Araceae). Это красивое декоративное растение, используемое для озеленения учреждений и офисов. По данным американских специалистов (Chase, El-Qholl, 1982), культивирование диффенбахии ежегодно дает прибыль в 6 млн. долларов только лишь в одном штате Флорида. Сведения о болезнях диффенбахии очень ограничены.

Вместе с тем, детальными исследованиями в 1992-1995 гг. и позднее выявлено широкое распространение антракноза диффенбахии в теплицах Таврического отделения производственного цветочно-питомнического объединения «Цветы» Санкт-Петербурга. Поражение растений антракнозом в отдельных теплицах достигало 70-85% и представляло опасность для промышленного цветоводства Санкт-Петербурга (Котова, Газель, 1995).

Возбудитель болезни в анаморфной (конидиальной) стадии идентифицирован нами как *Colletotrichum gloeosporioides* Penzig. – типовая культура, а в телеоморфной (сумчатой) стадии как *Glomerella cingulata* (Stonem.) Spauld. et Schrenk. – также типовая культура. Идентификация возбудителя проведена по Арксу (Arx, 1957).

Заболевание на листьях вначале проявляется в виде незначительных обесцвеченных, быстро увеличивающихся в размерах, затем сливающихся пятен, приобретающих желтую окраску. Поражение обычно начинается с края листа, затем распространяется до центральной жилки; нередко заболевание охватывает лишь половину листа. Листья могут складываться по средней жилке нижней стороной внутрь. На влагалищах листьев и стебле заболевание проявляется в виде язвочек, вначале небольших, позднее сливающихся; пораженная ткань приобретает хлоротичную окраску, позднее желтеет и постепенно засыхает (рис. 23). Проявление болезни можно заметить на нижних более старых листьях, затем болезнь постепенно переходит на вновь отрастающие листья и листовые влагалища и при благоприятных условиях может распространиться на все или большинство листьев и вызывать их увядание. Больные листья, черешки, стебли покрываются многочисленными разбросанными ложами от светло-розовой до светло-коричневой и темной окраски.

Рис. 23. Начальные признаки антракноза на листьях диффенбахии

Процесс образования конидиального спороношения длится в течение всего времени, пока инфекция не распространится по всему листу. Ложа (ацервулы) представляет собой гимениальный слой, состоящий из тесно сидящих конидиеносцев, расположенных на более или менее плотном сплетении грибных гиф. Конидиеносцы бесцветные, удлиненные, палочковидные, расположены тесным плотным слоем и большей частью субэпидермально, на поверхности пораженной ткани выступают только конидии. Конидии возникают акрогенно друг за другом, легко отделяются от конидиеносцев. Конидии одноклеточные, бесцветные, удлиненные, реже эллипсоидальные с закругленными концами, содержат зернистую плазму, 6.5-10.8×2.4-2.8 μ, в среднем 7.9×2.6 μ. В середине конидий часто можно наблюдать более светлое пятно. Нередко в ложах присутствуют темноокрашенные, значительно выдающиеся над ложем щетинки, обычно утончающиеся к вершине. Они могут быть прямостоячими или изогнутыми с несколькими перегородками, 19-30 μ в длину и 2.0-2.4 μ в ширину в основании (рис. 24).

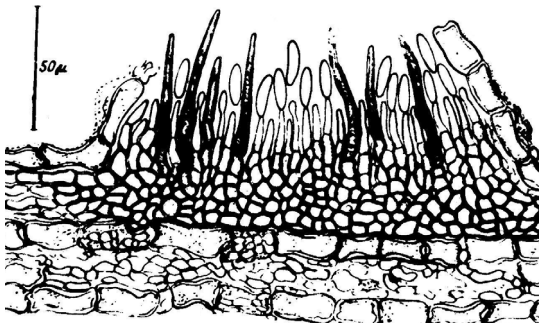

Рис. 24. Ложе *Colletotrichum gloeosporioides* (по Arx, 1957)

При высокой относительной влажности воздуха на пораженной ткани конидии собираются в слизистые подушечки, поэтому распространение конидий в условиях оранжереи может происходить лишь при дождевании или с насекомыми. В некоторых случаях в пораженной ткани их образуется до 15-20 штук в поле зрения микроскопа при большом увеличении.

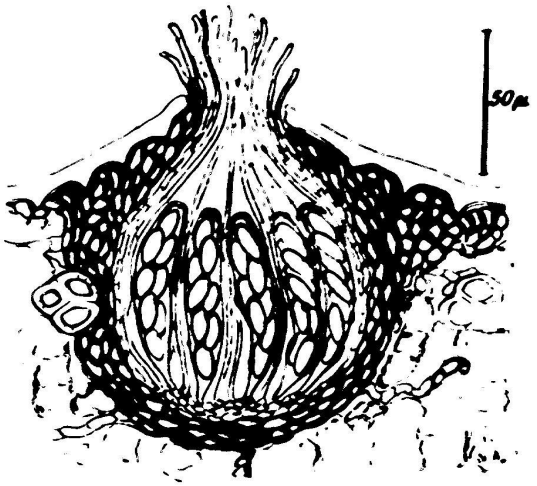

Рис. 25. Псевдотеции *Glomerella cingulata* (по Arx, 1957)

Псевдотеции погружены в ткань растения небольшой стромой или без нее, нередко с небольшим сосочковидным устьицем или без такого выступа, имеют плотную кожистую консистенцию, состоят из небольшого слоя бурых угловатых клеток (рис.25, 26).

Нередко шейка плодового тела выстлана короткими гифами – перифизами. Размер псевдотециев в пораженной ткани 190-250×200-210 μ. Сумки образуют на дне псевдотеция гимениальный слой, парафизы отсутствуют.

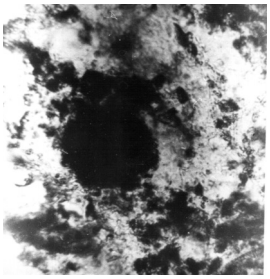

Рис. 26. Единичные псевдотеции *Glomerella Cingulata* на листьях диффенбахии

Рис. 27. Сумки и аскоспоры *Glomerella cingulata*

Характерной особенностью рода *Glomerella* являются сумки с непостоянной и растворяющейся при созревании ножкой и тонкими стенками, в результате чего высвобождающиеся аскоспоры нередко свободно расположены в слизи (рис. 27). Сумки сравнительно немногочисленные булавовидные, удлиненно-булавовидные, 20-30×4.8 μ. Аскоспоры числом 8 штук, располагающиеся в сумке в 2 ряда, одноклеточные, удлиненно-овальные, либо почти цилиндрические, на обоих концах округлые или тупозаостренные, 10.8-19.6×6.0-7.4 μ, в среднем 16.0×4.8 μ, бесцветные, с 2 капельками жира

или с зернистой плотоплазмой. Созревание отдельных псевдотециев наступает быстро, часто спустя 10-15 суток после их образования. Иногда при микроскопических анализах пораженной ткани видно, что плодовые тела могут представлять собой своеобразное «псевдостроматическое образование», на котором формируются ложа со щетинками. Изучение морфологии псевдотециев типа конидиального спороношения с листьев растений показало, что изменчивость этих признаков не выходит за пределы указанных для вида гриба Арксом (Arx, 1957). Тем не менее размеры конидий, аскоспор, сумок и псевдотециев в нашем материале в 1,5-1,8 раза меньше, чем указанные Арксом. Признано, что изменчивость величины псевдотециев, сумок и аскоспор у грибов группы порядка пиреномицетов может сильно изменяться в зависимости от возраста систематических групп грибов и различной степени их эволюционного развития (Черепанова, 1957). При прорастании конидии и аскоспоры образуют ростковые трубочки, на которых затем возникают аппрессории. Последние могут появляться непосредственно и на конидиях или сумкоспорах неопределенной формы: круглые или полукруглые, шишковидные, чечевицеобразные, в начале прозрачные, в дальнейшем приобретают темную окраску. Размер их колеблется от 4.8-5.2×3.6-2.8 μ. Стенки аппрессориев жесткие, при заражении растения-хозяина аппрессории прочно фиксируются на его поверхности (кутикуле), образуя инфекционные трубочки, проникающие через эпидермис в ткань растения (рис. 28).

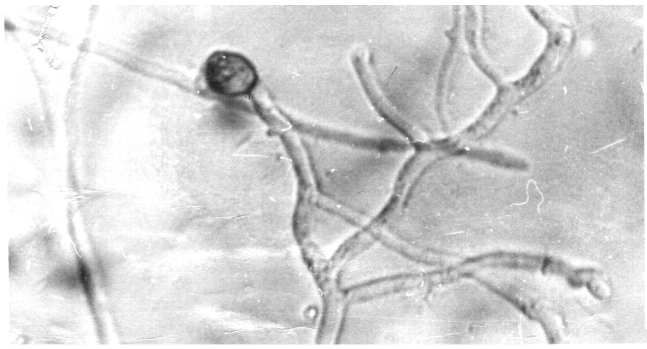

Рис. 28. Прорастание аскоспор с образованием аппрессориев

Colletotrichum gloeosporioides легко выделяется в чистую культуру и хорошо растет на различных питательных агарах: картофельно-глюкозном, овсяном, агаре Чапека и на различных отварах: гороховом, фасолевом, люпиновом. Обращает на себя внимание и тот факт, что на агаризованных и жидких средах гриб образует мицелий и в массе телеоморфную стадию, относящуюся к *Glomerella cingulata*. Анаморфная стадия, как правило, не развивается или представлена крайне ограниченным количеством конидий: на картофельно-глюкозной и среде Чапека колонии гриба компактные, низ-

кие, вначале с белым, затем грязно-серым оттенком из-за проявляющихся многочисленных темных строматических образований, которые представляют собой скопление плодовых тел – псевдотециев (рис. 29, 30).

Рис. 29. Возбудитель антракноза диффенбахии на питательных средах.
Справа – картофельно-глюкозный агар, слева – агар Чапека

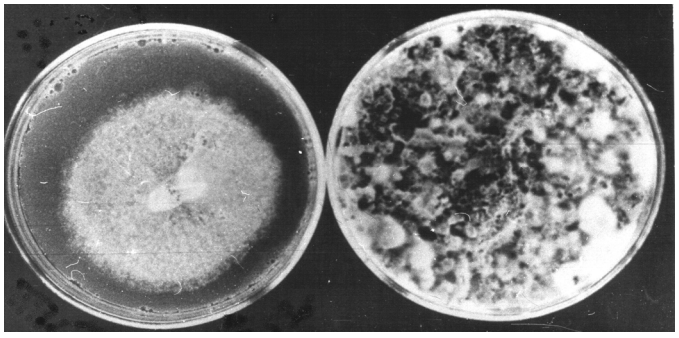

Рис. 30. Возбудитель антракноза диффенбахии на питательных средах.
Справа – кукурузно-мучнистый агар,
Слева – агар Чапека

Colletotrichum gloeosporioides обладает явными патогенными свойствами. В серии лабораторных и оранжерейных опытов при инокуляции растения-хозяина различными способами (методом нанесения суспензии конидий различных изолятов гриба плотностью 1×10^3-10^5/мл на растения диффенбахии или опрыскиванием отдельных листьев диффенбахии, черешки которых в течение опыта смачивались 0.0004%-м раствором бензимидазола) во всех вариантах отмечено 70-100% заражение листьев, на которых возникали некротические пятна с последующим постепенным отмиранием пораженной ткани и привяданием листьев. Наибольшая патогенность гриба проявилась в лабораторных условиях при температуре 18-20°С и сохранялась в течение короткого времени. Гриб обнаружили на пораженных листьях в анаморфной и телеоморфной стадиях спустя 7-10 суток после инокуляции.

Изоляты гриба в телеоморфной стадии оказались менее патогенными на растении-хозяине. Внешне симптомы (при искусственном заражении суспензией сумкоспор

плотностью 1.0×10^3/мл) были обнаружены на 30% листьев, при этом скрытый период развития болезни составлял 40-50 суток. Реизоляция гриба с пораженных листьев в чистую культуру была положительной.

В наших оранжерейных опытах установлено, что *C. gloeosporioides* с диффенбахии обладает сравнительно широкой специализацией и способен поражать представителей бобовых – люпин, клевер, люцерну, чину, вику, а также овощные – морковь и из лесных – тополь (табл. 10).

Таблица 10. Результаты искусственного заражения *C. gloeosporioides* видов растений в оранжерейные условиях

Виды	Интенсивность*		Виды	Интенсивность*	
	поражения растений	споро-ношений**		поражения растений	споро-ношений**
Порядок аронниковые			Порядок злаки		
Diffenbachia maculata - Диффенбахия	+++	+++	*Triticum vulgare* - Пшеница	–	–
Порядок аралиевые			Порядок бегониевые		
Daucus sativus - Морковь	++	+	*Begonia semperflorens* - Бегония	–	–
Порядок бобовые			Порядок каммелиновые		
Medicago sativa - Люцерна	++	++	*Tradescantia zebrine* - Традесканция	–	–
Trifolium repens - Клевер	++	++	Порядок лилейные		
Lupinus albus - Люпин	++	++	*Amaryllis belladonna* - Амариллис	–	–
Vicia sativa - Вика	++	++	Порядок розоцветные		
Lathyrus sativus - Чина	+	++	*Fragaria ananassa* - Земляника	–	–
Melilotus albus - Донник	+	+	*+ слабое, ++ умеренное, +++ сильное. **образования репродуктивных спороношений		
Порядок ивовые					
Populus nigra - Тополь	++	++			

На этих культурах все изоляты *C. gloeosporioides* были патогенными при использовании в качестве инокулюма суспензии конидий плотностью 1.0×10^5/мл. Первым признаком появления антракноза на растениях является развитие на листьях крупных обширных пятен белесоватого или желтоватого цвета с коричневым оттенком. Края листьев в последующем скручиваются вдоль средней жилки, затем листья увядают и опадают. Обычно вслед за появлением первых симптомов на листьях наблюдается образование в пораженной ткани анаморфной и телеоморфной стадий гриба.Анализируя

данные таблицы, следует указать, что при достаточно широкой специализации у гриба *C. gloeosporioides* имеется определенный круг растений-хозяев. Можно предполагать, что список растений-хозяев у этого возбудителя может возрастать за счет перехода гриба на новые растения-хозяева.

По нашему мнению, появление этого возбудителя в нашей стране связано с завозом зараженных черенков (побегов) диффенбахии из Польши, где эта культура выращивается для озеленения офисов как красивое декоративное растение. Контроль за перевозкой семян, посадочных черенков должен производиться очень тщательно и на научной основе.

Признано, что *C. gloeosporioides* – полифаг, способный поражать многочисленных представителей из различных ботанических семейств. Возбудитель в анаморфной и телеоморфной стадиях имеет свыше 600 синонимов (Arx, 1957).

Особую опасность этот возбудитель представляет для тропических и субтропических культур (подробные сведения по экологии возбудителя представлены в I части книги).

Меры борьбы. В борьбе с антракнозоам диффенбахии в тепличных условиях необходимо соблюдать общие организационные и фитосанитарные мероприятия при выращивании растений. Возбудитель антракноза диффенбахии обладает высокими репродуктивными способностями. На пораженных листьях на площади 10 мм^2 формируется до 10 ацервул, в каждой из которых может образовываться свыше 1 млн. конидий, способных распространяться с черенками, насекомыми и по воздуху.

Проведение мониторинга за развитием болезни на маточных и производственных посадках; при этом соблюдать тщательный уход за каждым растением. При дождевании целесообразно использовать микродозы меди (0,01%).

Выделение грибов рода Colletotrichum в чистую культуру и разграничение видов по диагностическим признакам

Род *Colletotrichum*, объединяющий ранее (Satton, 1980) свыше 900 видов, очень богат и разнообразен. В настоящие время известно 37 видов, поражающих важнейшие сельскохозяйственные культуры.

Все виды, относящиеся к группе *Gloeosporioides*, а также другие виды рода *Colletotrichum* легко выделяются в чистую культуру (*in vitro*) на различные агаровые среды (картофельно-глюкозную, овсяную, гороховую, фасолевую, агар Чапека, голодный агар и жидкие среды) из небольших стерилизованных кусочков пораженной ткани.

Для хранения и изучения патогена из выращенной колонии грибы диск с мицелием гриба помещают в пробирку со средой.

В приложении приводятся краткие сведения по диагностике и некоторым морфолого-культуральным признакам для разграничения видов рода *Colletotrichum*, поражающих важнейшие сельскохозяйственные культуры в России.

ЛИТЕРАТУРА

Агаев Р.Н. Методика изучения устойчивости люпина к антракнозу// IX Всесоюз. совещ. по иммунитету растений к болезням и вредителям. Минск, 1991, т. II, с. 224-226.

Агаев Р.Н. Опасное заболевание люпина//Защита растений. 1993, 8. с.40-41

Валид Абдул Латиф. Изучение антракноза томатов в центральной зоне Краснодарского края и некоторых мер борьбы: автореф. дис. на соиск. степ. канд. биолог. наук. Краснодар, 1974. 22 с.

Варивода О.П. Селекция арбузов на устойчивость к фузариозу и антракнозу//Вестн. Росс. Акад. сельскохоз. наук. 2003, 4. С. 49.

Васильевский Н.И. Каракулин Б.П. Паразитные несовершенные грибы. Меланкониевые/М.-Л. : Издательство Академии наук СССР, 1950. Ч. II. 680 с.

Вишнякова М.А. Генофонд зерновых бобовых ВИР – источник исходного материала для перспективных направлений селекции/Генетические ресурсы культурных растений: тез. докл. Междунар. науч.-практ. конф.; РАСХН, ВИР. СПб., 2001. С. 236-238.

Гасич Е.Л., Берестецкий А.О. Микобиота сорных растений – изучение и использование/ История и современность лаборатории микологии и фитопатологии им. А.А. Ячевского; приложение к Вестн. защиты растений. СПб, 2007. С. 101-108.

Генофонд и селекция зерновых бобовых культур (люпин, вика, соя, фасоль). Теоретические основы селекции бобовых/под ред. Б.С. Курловича и С.И. Репьева. СПб, ВИР, 1995. 150 с.

Гикашвили К.Г. К изучению болезней апельсина в Грузинской ССР//Труды по защ. раст. АН Груз. ССР. – 1950, VII. – С. 75-77.

Гоголишвили З.А. Антракоз цитрусовых (*Colletotrichum gloeosporioides*) в Западной Грузии и меры борьбы с ним: автореф. дисс. на соиск. степ. канд. с.-х. наук. 1982. 25 с.

Гришина Е.Е., Дебелый Г.А. Новый исходный материал в селекции зернобобовых культур на устойчивость к фузариозу и другим болезням/Материалы IX Всеросс. совещ. по иммунитету растений к болезням и вредителям. Минск, 1991, 1 С. 86-87.

Гусейнов Э.С. Микофлора и основные грибные болезни плодовых культур Азербайджанской ССР: автореф. дисс. на соиск. степ. канд. биолог. наук. Л., 1970. 27 с.

Дмитриев А.П., Михайлова Л.А., Берлянд-Кожевников В.М. Влияние концентрации уредоспор возбудителя бурой ржавчины на инокуляцию растений пшеницы// Микология и фитопатология. 1976, 10, 1. С. 23-28.

Доброзракова Т.Л. Определитель болезней растений. М-Л., 1956.

Дорожкин Н.А., Чекалинская Н.И., Нитиевская В.И. Болезни бобовых культур в БССР. – Минск: Наука и техника, 1978. 192 с.

Дорожкин Н.А., Бельская С.И. Болезни картофеля. Минск, 1979. 192 с.

Евдокимова Е.А. Микозы виноградной лозы в Краснодарском крае: автореф. дисс. на соиск. степ. канд. биолог. наук. СПб, 2009. 24 с.

Евсиков Д.О. Антракноз люпина и его вредоносность//Защита растений: сб. научн. тр. Минск, 2000, XIX/XXIII. С. 128-135.

Елацков Ю.А. Оценка образцов арбуза на устойчивость к антракнозу (Кубанская опыт. станция ВИР)// Картофель и овощи. 2008, 5. С. 29-30.

Заостровных В.И. Дубовицкая Л.К. Вредные организмы сои и система фитосанитарной организации её посевов. Новосибирск, 2003. 526 с.

Ибрагимов Г.Р. Критическая характеристика некоторых родов мелянкониевых грибов (*Gloeosporium* и *Colletotrichum*)/под ред. М.К. Хохрякова. Баку: Изд. АГУ, 1954. 213 с.

Иванюк В.Г., Евсиков Д.О. Поражаемость сортов люпина антракнозом// Защита растений: сб. научн. тр. Минск, 2000, XXIV. С. 65-71.

Иващенко В.Г. Устойчивость кукурузы к основным болезням и разработка методов её повышения. Автореф. докт. дисс. на соиск. степ. докт. биолог. наук. СПб, ВИЗР, 1992. 38 с.

Иващенко В.Г. Распространение основных болезней кукурузы в современной России и СНГ/ История и современность лаборатории микологии и фитопатологии им. А.А. Ячевского; приложение к Вестн. защиты растений. СПб, 2007. С. 68-64.

Иващенко В.Г. Вредоносность стеблевых гнилей кукурузы на юге Украины// Селекция и семеноводство. 1990, 5. С. 19-22.

Кирай З., Клемент З., Шоймоши Ф., Вереш Й. Методы фитопатологии М.: Колос, 1974. 343 с.

Конарев А.В. Белковые ингибиторы гидролаз в защитных механизмах растений//Проблемы оптимизации фитосанитарного состояния растениеводства. СПб, 1997. С. 229-234.

Кононов А.С. Эффективный способ повышения полевого фитоиммунитета у *Lupinus luteus* L.// Аграрная наука. 2000, 7.-С.16-18.

Корнейчук Н.С. Грибные болезни однолетних кормовых люпинов: обоснование агротехнических и селекционных методов защиты: автореф. дис. на соиск. учен. степ. докт. биолог. Наук. Минск, 1996. 48 с.

Корнейчук Н.С. Роль погодных факторов в возникновении и развитии эпифитотий антракноза на люпине//Защита растений. 1998, 5. С.40.

Котова В.В. Биологическое обоснование и разработка мероприятий по защите зернобобовых культур от болезней в Нечерноземной зоне// Труды ВИЗР. 1977, т. 50.

Котова В. В., Шекунова Е.Г. Болезни зернобобовых культур/ Распространение болезней сельхоз. культур в РСФСР в 1976 году и прогноз их появления в 1977, М. 1977.

Котова В.В., Цветкова Н.А., Симон А.М., Якушева А.С. Антракноз люпина //Защита растений от вредителей и болезней: сборник научн. тр./ СПбГАУ. СПб, 1994. С. 64-70.

Котова В.В., Газель И. Диффенбахия – растение-хозяин для *Colletotrichum gloeosporioides* Penz.// Микология и фитопатология. 1995, 28, 5. С. 47-51.

Котова В.В. Антракноз овса//Защита и карантин растений. 1996, 12. С. 30.

Котова В.В. Кунгурцева О.В. Антракноз люпина: биологические особенности возбудителя болезни// Состояние и перспективы развития люпиносеяния в России: тезисы докладов Международ. науч.-практ. конф.; ВНИИ люпина. Брянск, 2001. С. 56-58.

Кривченко В.И., Хохрякова Т.М., Никитина Е.В. Болезни кормовых бобовых культур в Нечерноземной зоне РСФСР: метод. указания. Л., 1975. – 74 с.

Кудрявцева А.п. Внутривидовая дифференциация по вирулентности антракноза льна//Микология и фитопатология. 1998, 32, 6. С. 62-64.

Кудрявцева А.П. Селекция льна-долгунца на устойчивость к пасмо и антракнозу//Защита и каран-

тин растений. 2005, 12. С. 19-20.

Кунгурцева О.В. Экспресс-метод определения устойчивости люпина к антракнозу// Сборник методических рекомендаций по защите растений; РАСХН, ВИЗР. СПб, 1998. С. 162-163.

Кунгурцева О.В. Биоэкологические особенности возбудителя антракноза люпина желтого: автореф. дисс. на соиск. степ. канд. биолог. наук. – СПб, ВИЗР. 2006. 19 с.

Курлович Б.С. Люпин – *Lupinus* L. (география, классификация, селекция): атореф. дисс. на соиск. степ. докт. биолог. наук в форме науч. докл. СПб, 1991. 48 с.

Лагаускас А., Недзинскиене Г.А., Реперкиене Ю. Грибы, поражающие *Lupinus angustifolius*, *L. luteus* в Литве//Микология и фитопатология. 2006, 40, 5. С. 438-448.

Мельник В.А. Рецензия на книгу Ainsworth G.C. and Bisb: Dictionary of the fungi Commonwealth Mycological Institute/ Sixted Kew Surrey, 1971//Микология и фитопатология. – 1972, 6, 1. С. 96-97.

Мельник В.А. Целомицетные грибы СССР// Микология и фитопатология. 1984, 18, 1. С. 9-13.

Мельник В.А. Конидиогенез и проблемы таксономии целомицетов// Микология и фитопатология//Микология и фитопатология. 1985, 19, 2. С. 172-179.

Метлицкая О.Б., Головин С.Е., Андрицова И.А., Холод И.А. Антракноз садовой земляники//Агрорус. 2007, 4. с. 40-41.

Миняева О.М. Антракноз клевера. М.: Сельхозгиз, 1952. 80 с.

Миняева О.М. Устойчивость клевера к болезням. Обзор. М., 1975. 45 с.

Миняйло В.А. Меры борьбы с антракнозом люпина/ Кормопроизводство. 2003, 1. С. 27-29.

Мирошин В.М., Власенков М.Н. Итоги сортоизучения районированных и новых сортов люпина/Биологический и экономический потенциал люпина и пути его реализации: тезисы докл. Междунар. науч.-практ. конф. Брянск, 1997. С. 38-42.

Натальина О.Б. Болезни ягодников. М. Изд-во с.-х. лит-ры. 1963. 271 с.

Наумов Н.А. Болезни сельскохозяйственных растений. М.: Сельхозгиз, 1952. 664 с.

Немлиенко Ф.Е. Болезни кукурузы. М.: Сельхозгиз, 1957. 230 с.

Никитина Е.В. Антракноз картофеля// Картофель и овощи. 1972, 3. С 40-41.

Новожилов К.В., Элбакян М.А., Корнилов В.Г. Основы рациональной защиты овощных культур в закрытом грунте//Защита растений. 1982, 9. С. 22-24.

Овчинникова А.М., Солотчина Г.Ф., Политанова Т.А. Болезни и вредители сои на юге Дальнего Востока и меры борьбы с ними. Владивосток, 1971. 181 с.

Осницкая Е.А. Болезни овощных культур в кн.: Распространение вредителей и болезней сельскохозяйственных культур в РСФСР в 1969 г. и прогноз их появления в 1970 г. – МСХ РСФСР, ВИЗР. М., 1970. С. 252-263.

Павлюкова Т.П., Талаш А.И. Особенности ведения виноградников в черноморской зоне Краснодарского края. Краснодар, 2010. 140 с.

Павлюшин В.А. научное обеспечение защиты растений и продовольственная безопасность России//Защита и карантин растений. 2010, 2. с. 11-15.

Пидопличко Н.М. Грибы – паразиты культурных растений. Определитель. Т. 2. Киев: Наукова Думка, 1971. 300 с.

Пимохова Л.И., Царапнева Ж.В. Защита люпина от антракноза// Защита и карантин растений. 2012,

4, с. 41-42.

Подкина Д.В. Вредоносность антракноза сои// Бюллетень ВНИИ масличных культур. 1986, 4, 9. С. 41-49.

Полянская Л.М., Толстихина Т.Е., Кочкина Г.А., Иванушкина Н.Е., Звягинцев Д.Г. Закономерности прорастания конидий фитопатогенных грибов// Микробиология. 2004, 73, 4. С. 455-460.

Пролетова Н.В., Кудрявцева А.П. Современные проблемы иммунитета к вредным организмам/Материалы 2-ой Всеросс. конф. по иммунитету. 2008. С. 169-172.

Пузиевский А.П. Оценка исходного материала для селекции люпина желтого на семенную продуктивность и толерантность к антракнозу: автореф. дисс. на соиск. науч. степ. канд. с.-х. наук. Брянск, 2009. 20 с.

Рагимов У.А. Новые заболевания в западном районе Азербайджанской ССР. – Баку: Изд. АН Аз. ССР, 1958, 1. С. 65-68.

Рандриамародахи Ф. Антракноз картофеля и обоснование мер борьбы с ним: автореф. дисс. на соиск. степ. канд. с.-х. наук. М., 1986. 22 с.

Родигин В.М. Антракноз томатов//Защита растений. 1982, 9. С. 46-47.

Руцкая В.И., Миняйло М.А., Миняйло А.К. Особенности биологии антракноза люпина желтого и разработка приемов химической защиты// Состояние и перспективы развития люпиносеяния в XXI веке: тезисы докл. Международ. науч.-практ. конф.; ВНИИ люпина. Брянск, 2001. С. 168-170

Савченко Л.Ф., Рудаков О.Л., Миняйло В.А. Антракноз люпина// Защита растений. 1994, 6. С. 30.

Савченко Л.Ф., Рудаков О.Л. Антракноз люпина// Защита и карантин растений. 1998, 9. С. 17-18.

Савченко Л.Ф., Рудаков О.Л. Паразитические свойства возбудителя антракноза люпина// Состояние и перспективы развития люпиносеяния в XXI веке: тезисы докл. Международ. научно-практ. конф.; ВНИИ люпина. Брянск, 2001. С. 58-60.

Саламатова Е.В., Левитин М.М. Виды рода *Colletotrichum* на люпине и клевере//Биологический и экономический потенциал люпина и пути его реализации: тезисы докл. Межд. научн. практ. конф.; ВНИИ люпина. Брянск, 1997. С. 58-60.

Саломе А.С. Болезни кукурузы и их вредоносность//Сельское хозяйство за рубежом. 1979, 7. с. 29-30.

Свитингем М. Производство люпина в Западной Австралии и борьба с вредителями и болезнями// Состояние и перспективы развития люпиносеяния в XXI веке: тез. докл. Междунар. научн.-практ. конф.; ВНИИ люпина. Брянск, 2001. С 15-18.

Солдатенко О.М. Борьба с антракнозом дынь в защищенном грунте.//Науч.-техн. бюллетень Укр. НИИ овощеводства и бахчеводства. 1980, 12. С. 35-39.

Такунов И.П. Люпин в земледелии России. Брянск, 1996. 372 с.

Такунов И.П. Агробиологические основы увеличения производства люпина в Нечерноземной зоне России: диссерт. в виде научн. доклада на соиск учен. степени докт. биол. наук. Брянск, 1998. 49.

Такунов И.П. Энергосберегающая роль люпина в современном сельскохозяйственном производстве// Кормопроизводство. 2001, 1. С. 3-7.

Такунов И.П. Энергосберегающая роль люпина в современном сельскохозяйственном производстве/ Такунов И.П.// Кормопроизводство. 2001, 1. С. 3-7.

Талиев М.Н., Андреев Л.Н. О действии факторов роста (бактериальные витамины) на прорастание спор бурой и желтой ржавчины пшеницы// Доклады Акад. наук СССР. 1957, 117, 6. С. 1074-1076.

Тетерникова-Бабаян Д.Н. Болезни овощебахчевых культур в Армении и меры борьбы с ними. Ереван: Изд. «Митк», 1964. 368 с.

Теханович Г.А. Доноры генофонда на устойчивость к болезням бахчевых культур в селекции. ГНЦ РФ ВИР. СПб, 2004. С. 1-14.

Тютерев С.Л. Электронно-микроскопическая характеристика штаммов *Colletotrichum lagenarium*, чувствительных к беномилу//Генетика. 1982, 16, 3. С. 252-246.

Тютерев С.Л. Научные основы индуцированной болезнеустойчивости растений. СПб. 2002. 298 с.

Усольцева М.Ю. Пятнистость листьев клевера в Северо-Западной зоне: автореф. дис. на соиск. науч. степ. канд. биолог. наук. Л., 1987. 14 с.

Чжан Хэ Цзин Биологическое обоснование мер борьбы с антракнозом фасоли: автореф. дисс. на соиск. степ. канд. с.-х. наук. Л., 1960. 18 с.

Цветкова Н.А., Костицын В.В., Кунгурцева О.В., Московченко В.Г. Развитие антракноза люпина при разных температурных условиях// Защита растений от вредителей и болезней: сборник научн. тр./ СпбГАУ. – СПб, 1994. – С. 70-74.

Цветкова Н.А., Котова В.В., Кунгурцева О.В. Антракноз люпина, его вредоносность и биологические особенности возбудителя болезни/Всероссийский съезд по защите растений: тезисы докладов; ВИЗР. СПб, 1995. С. 102-103

Шапиро Я.С., Копыл Г.А. Устойчивость смородины красной к микозным пятнистостям как основа беспестицидной технологии её возделывания/Защита раст. от вредителей, болезней и сорняков. Юбилейный сб. науч. тр. СпбГАУ. СПб. 2004. С. 141.

Шведова В.А. Фитосанитарный мониторинг основных патогенов разнообразных видов Ribis L. в Северо-Западном районе РФ//Защита раст. от вредителей, болезней и сорняков. Юбилейный сб. науч. тр. СпбГАУ. Спб. 2004. С. 136.

Якушева А.С. Поражение люпина антракнозом на разных стадиях его онтогенеза// Защита растений в условиях реформирования агропромышленного комплекса: экономика, эффективность, экологичность: тез. докл. Всерос. съезд по защите растений, МСХ РФ, РАСХН. ВИЗР. СПб, 1995. С. 109-110.

Якушева А.С., Самошкина А.И., Итомленская Э.А. К вопросу оценки исходного селекционного материала// Эколого-экономические основы усовершенствования интегрированных систем защиты растений от вредителей, болезней и сорняков: тезисы докл. научн.-произв. конф. Минск, 1996, ч. II. С. 50-51

Якушева А.С., Самошкина А.И. Некоторые вопросы паразитической специализации возбудителя антракноза на люпине// Биологический и экономический потенциал люпина и пути его реализации: тезисы докл. Межд. научн.- практ. конф.; ВНИИ люпина. Брянск, 1997. С. 63-66.

Якушева А.С. Разработка лабораторного экспресс-метода оценки люпина на устойчивость к антракнозу// Биологический и экономический потенциал люпина и пути его реализации: тезисы докл. Межд. научн. практ. конф.; ВНИИ люпина. Брянск, 1997. С. 60-63.

Якушева А.С. Проявление антракноза на люпине и фитоэкспертиза семян// Защита и карантин растений. 2000, 11. С. 19-20.

Якушева А.С. Селекция желтого люпина на устойчивость к антракнозу// Кормопроизводство. 2001,

2 С 23-24.

Якушева А.С., Соловьянова Н.Н. Оценка люпина на устойчивость к антракнозу: метод. рекомендации; РАСХН, ВНИИ люпина. Брянск, 2001. 18 с.

Якушева А.С., Соловьянова Н.Н. Сравнительное испытание сортов и перспективных образцов узколистного люпина на устойчивость к антракнозу//Научное обеспечение люпиносеяния в России: тезисы докл. Междунар. нач.-практ. конф.; РАСХН, ВНИИ люпина. Брянск, 2005. С.77-79.

Abreu C.L.M. Reacao de cultivares de cebola do ciclo de dias ioneos ao “mal-dassete-voltas” // Summa Phytopathology. 1990, 16, 314, p. 239-242.

Agostini J.P., Timmer L.W. Population dynamics and survival of strains of *Colletotrichum gloeosporioides* on citrus in Florida // Phytopathology. 1994, 84, 4, p. 420-425.

Alahakoon P.W., Brown A.E., Sreenivasaprasad S. Cross-infection potential of genetic groups of Colletotrichum gloeosporioides on tropical fruits // Physiol. and Mol. Plant Pathol. 1994, 44, 2, p. 93-103.

Anderson B., White D.G. Evaluation of methods for identification of corn genotypes with stalk rot and lodging resistance // Plant Disease. 1994, 78, 6, p. 590-593.

Anderson D.W., Nicholson R.L. Characterization of a laccase in the conidial mucilage of *Colletotrichum graminicola* // Mycologia. 1996, 88, 6, p. 996-1002.

Ansari K.I., Palacios N., Araya C., Langin T., Egan D. and Doohan F.M. Pathogenic and genetic variability among *Colletotrichum lindemuthianum* isolates of different geographic origins // Plant Pathology. 2004, 53, 5, p. 635-642.

Arx J.A. von. Die Arten der Gattung *Colletotrichum* Cda. // Phytopathologische Zeitschrift. 1957, 29, 4, s. 413-468.

Arx J.A. von. Kultur- und Infektionsversuche mit *Colletotrichum*-Arten // Tijdschrift over Plantenziekten Wageningen. 1957, 63, 4, s. 171-189.

Baker C.J., O’Neill N.R., Tomerlin J.R. Accumulation of phenolic compounds in incompatible clone/race interactions of *Medicago sativa* and *Colletotrichum trifolii* // Physiolog. and Molecular Plant Pathol. 1989, 35, p. 231-241.

Barksdale T.H.E. Resistance in Tomato in Six Anthracnose Fungus // Phytopathology. 1972, 62, 6, p. 660-663.

Barnard E.L. Anthracnose of Acacia spp. // Plant Pathology Circular. 1984, 265, p. 1269.

Benyamini N., Schiffmann-Nadel M. Latent infection in avocado fruit due to *Colletotrichum gloeosporioides* // Phytopathology. 1972, 62, 6, p. 592-594.

Bergstrom G.C. Pathogenesis of maize stems by *Colletotrichum graminicola* // Phytoparasitica. 1999, 26, 4. p. 360.

Bernstein Beryl, Shabi E., Lehr E. *Colletotrichum gloeosporioides* the incitant of apple bitter rot, peach anthracnose and pecan anthracnose in southeastern United States // Phytoparasitica. 1993, 21, 2, p. 141-142.

Bhardwaj C.L., Singh B.M. Strain variation in *Colletotrichum dematium* f. sp. *truncatum* from four leguminous hosts // Indian j. Mycol. and Plant Pathology. 1986, 16, 12, p. 139-141.

Bolkan H.A., Cupertino F.P., Dianese J.C., Takatsu A. Fungi associated with pre- and postharvest fruit rots of papaya and their control in central Brazil // Plant Disease Reporter. 1976, 60, 7, p. 605-609.

Brown G.E. Factors affecting postharvest development of *Colletotrichum gloeosporioides* in citrus fruits //

Phytopathology. 1975, 65, 4, p. 404-409.

CaféFilho A.C., Reifschneider F.J.B. and Tateishi N.T. Pathogenicity of *Colletotrichum gloeosporioides* to carrot // Tropical Pest Management. 1986, 32, 4, p. 274-276.

Camedic S.F., Choisceul J.W., Roberts A.M.I. Detection of *Colletotrichum coccodes* and *Helminthosporium solani* in soils by bioassay // Plant Pathology. 2003, 52, 1, p. 13-21.

Chase A.R., El-Gholl N.E. Stem rot, cutting rot and leaf spot of *Dieffenbachia maculate* 'perfection' incited by *Fusarium solani* // Plant Disease. 1982, 66, 7, p. 595-598.

Chilton S.J.P. Variations in sporulation of different of *Colletotrichum destructivum* // Mycologia. 1943, 35, 1, p. 13-20.

Coates L.M., Miurhead I.F., Irwin J.A.G., Gowanlock D.H. Initial infection processes by *Colletotrichum gloeosporioides* on avocado fruit // Mycol. Res. 1993, 97, 11, p. 1363-1370.

Dauch A.L., Watson A.K., Seguin P., Jabaji-Hare S.H. Real-time PCR quantification of *Colletotrichum coccodes* DNA in soil from bioherbicide field-release assays with normalization for PCR inhibition // Can. j. Plant Pathology. 2006, 28, 1, p. 42-51.

Davis R.D. Seedborne *Colletotrichum gloeosporioides* infection and fungicidal control in *Stylosanthes* spp. // Seed Sci. and Technolog. 1987, 15, 3, p. 785-792.

Delon R. Etude ultranstructurale et comparative des relations plante hote/champignon de deux agents pathogenes (*Pyrenochaeta lycopersici* Gerlach et Schneider, et *Colletotrichum coccodes* (Wallr.) Hughes) des racines de tomates / Universite de Nancy 1 UEP (Nancy, FRA). 1974, 70 p.

Dickman M.B., Alvarez A.M. Latent infection of papaya caused by *Colletotrichum gloeosporioides* // Plant Disease. 1983, 67, 7, p. 748-750.

Dillard H.R., Cobb A.C. Survival of *Colletotrichum lindemuthianum* in bean debris in New-York State // Plant disease. 1993, 77, 12, p. 1233-1238.

Donald E. Welty. Blue lupine as host for *Colletotrichum trifolii* from alfalfa and for *Colletotrichum fragariae* from strawberry // Plant Disease. 1984, 68, 2, p. 142-144.

Eichler N., Horbach R., Floss D., Küster S., Kiesow A., Deising H.B. Determinanten der penetrationskompetenz bei *Colletotrichum graminicola* / 100 jahre Mitteilung schefte 2006. Mitteilungen aus der Biologischen Bundesanstalt für Land- und Fortwirtschaft (2006) 400, 254.

Fagan H.J. Postbloom fruit drop, a new disease of citrus associated with a form of «*Colletotrichum gloeosporioides*» // Ann. Appl. Biol. 1979, 91, 1, p. 13-20.

Feiler U., Nirenberg H.I. Eine neue klassische Methode zur Bestimmung des *Colletotrichum* Befalls an Saatgut von *Lupinus* spp. / Nachrichtenbl. Deut. Pflanzenschutzd. 1998, 50, 10, s. 259-262.

Feiler U., Nirenberg H.I. Anthraknose an Lupine. Teil 1: *Colletotrichum*-Befallsbilder bei den drei landwirtschaftlich wichtigen Lupinearten *Lupinus albus, L. angustifolius* und *L. luteus* // Nachrichtenbl. Deut. Pflanzenschutzd. 2004, 56, 1, s. 1-8.

Freeman S., Katan T. Identification of *Colletotrichum* species responsible for anthracnose and root necrosis of strawberry in Israel // Phytopathology. 1997, 87, 5, p. 516-521.

Frencel I. Antraknoza – nova chworoba lubinow w Polsce // Ochrona Roslin. 1997, XLI, 10, p. 7-9.

Gasich E.L., Titova J.F. Mycobiota of *Galinsoga parviflora* and *Colletotrichum gloeosporioides* as a candidate pathogen to control this target weed / Proc. IVth International Bioherbicide Workshop (6-7th August

1999, Glasgow). University of Strathclyde, Glasgow, Scotland. 1999, p. 30.

Glais I., Andrivon D. Deep sunken lesions – an atypical symptom on potato tubers caused by *Colletotrichum coccodes* during storage // Plant Pathology. 2004, 53, 2, p. 254.

Gondran J., Lagattu R.C., Vuillaume E. Anthracnose (*Colletotrichum gloeosporioides*) of *Lupinus albus* and *L. mutabilis* in France / Proc. 4th Int. Lupin Conf., Geraldton, western Austral. 1986, p. 325.

Gondran J., Pacault D., Pissard M.-F. Anthracnose susceptibility of white lupin and disease control by chemicals. Preliminary results / Abstract book of 8th Int. Lupin Conf. Pacific Grove, California, USA. 1996, p. 190.

Gwary D.M., Mailafiya D.M., Jibrin T.J. Survival of *Colletotrichum sublineolum* and other seed-borne fungi in sorghum after twenty months of storage // Int. J. Agric. Biol. 2006, 8, 3, p. 676-679.

Holmstrom-Ruddick B., Mortensen K. Factors affecting pathogenicity of a benomyl-resistant strain of *Colletotrichum gloeosporioides* f. sp. *malvae* // Mycologia Res. 1995, 99, p. 1108-1112.

Horowitz S., Freeman S., Zveibil A., Yarden O. A mutation in the NirA-like transcription factor causes lack of pathogenicity in *Colletotrichum acutatum* on strawberry // Phytoparasitica. 2005, 33, 3, p. 293-294. [lecture], Abstracts of presentations at the 26th Congress of the Israeli Phytopathological Society (February 14-15, 2005, Bet Dagan, Israel).

Howard C.M. A strawberry fruit rot caused by *Colletotrichum fragariae* // Phytopathology. 1972, 62, 6, p. 600-602.

Irwin H.R., Cameron D.F. Two diseases in *Stylosanthes* spp. caused by *Colletotrichum gloeosporioides* in Australia and pathogenic specialisation within one of the causal organisms // Aust. J. Agric. Res. 1978, 29, p. 305-317.

Jeffries P. Exploitation of microbial antagonism for the biocontrol of disease caused by *Colletotrichum* // Phytoparasitica. 1998, 26, 4, p. 356.

Kazumi Suzuki, Iwao Furusawa, Masaki Amamoto. Role of chemical dissolution of cellulose membranes in the appressorial penetration by *Colletotrichum lagenarium* // Ann. Phytopath. Soc. Japan. 1983, 40: 481-487.

Khan S.H., Aked J., Magan N. Control of the anthracnose pathogen of banana (*C. musae*) using antioxidants alone and in combination with thiabendazole or imazalil // Plant Pathology. 2001, 50, 5, p. 601-608.

Korsten L. Biological control potential against *Colletotrichum gloeosporioides* // Phytoparasitica. 1998, 26, 4, p. 356.

LaMondia J.A. In vitro evaluation of fungicides against *Colletotrichum acutatum* isolates from strawberry // Adv. Strawberry Res. 1993, 12, p. 34-37.

Latunde-Lada A.O., Lucas J.A. Localized hemibiotrophy in *Colletotrichum*: cytological and molecular taxonomic similarities among C. *destructivum, C. linicola* and *C. truncatum* // Plant Pathology. 2007, 56, 3, p. 437-447.

Lenne J.M., Sonoda R.M. *Colletotrichum* spp. on tropical forage legumes // Plant Dis. Report. 1978, 62, p. 813-817.

Marks G.C., Bergee J.G., Riker A.J. Direct penetration of leaves of *Populus tremuloides* by *Colletotrichum gloeosporioides* // Phytopathology. 1965, 55, 4, p. 408-412.

Martinez-Culebras P.V., Querol A., Suarez-Fernandez M.B., Garcia-Lopez M.D., Barrio E. Phylogenetic relationships among *Colletotrichum* pathogens of strawberry and design of PCR primers for their identification

// J. Phytopath. 2003, 151, 3, p. 135-143.

McInnes T.B., Black L.L., Gatti J.M. Fungicides for control in strawberry anthracnose crown rot in summer // Adv. Strawberry Res. 1992, 11, p. 12-16.

Menville J., Frederuksen R. D. A. Dimorphism conidia of *Colletotrichum graminicola sorgum*\\Mycologia. 1995, 87, p. 87-89.

Miles J.W., Lenne J.M. Genetic variation within a natural *Stylosanthes guianensis*, *Colletotrichum gloeosporioides* host-pathogen population // Austr. Agric. Res. 1984, 35, 2, p. 211-218.

Nicholson R.L., Moraes W.B.C. Survival of *Colletotrichum graminicola*: importance of the spore matrix // Phytopathology. 1980, 70, 3, p. 255-261.

Nicholson R.L., Hipskind J., Asquith T.N. Protection against phenol toxicity by spore mucilage of *Colletotrichum graminicola*, an aid to secondary spread // Phytopathology. 1989, 79, 12, p. 1312-1318.

Nirenberg H.I., Feiler U., Hagedorn G. Description of *Colletotrichum lupini* comb. nov. in modern terms // Mycologia. 2002, 94, 2, p. 307-320.

Nitzan N., Nasanovsky Martina, Tal M., Isror Leath. Vegetative compatibility groups in *Colletotrichum coccodes* the causal agent of black dot in potato // Phytoparasitica. 2002, 30, 3, p. 301.

O'Connell R.J., Uronu A.B., Waksman L., Nash C., Keon J.P.R., Bailey J.A. Hemibiotrophic infection of *Pisum sativum* by *Colletotrichum truncatum* // Plant Patholog. 1993, 42, 5, p. 774-783.

Ogle H.J., Irwin J.A.G., Cameron D.F. Biology of *Colletotrichum gloeosporioides* isolates from tropical pasture legumes // Austr. J. Bot. 1986, 34, 5, p. 537-550.

Okhovat M., Lafani D., Karimi A.R., Rouham H. Evaluation of antagonistic effects of *Trichoderma* spp. on *Colletotrichum coccodes* (Wallr.) Hugnes isolated from potato // Iran J. Plant Pathology. 1996, 32, 3-4, p. 163-164.

Parmater J.K., Hood J.R., Scharph R.F. *Colletotrichum* blight of dwarf mistletoe // Phytopathology. 1959, 49, 12, p. 812-815.

Patil S.S., Tang C.S., Hunter J.E. Effect of benzyl isothiocyanate treatment on the development of postharvest rots in papayas // Plant Dis. Report. 1973, 57, 1, p. 86-89.

Plumbley R.A., Prusky D., Kobiler I. The effect of hot-water treatment on the levels of antifungal diene and quiescence of *Colletotrichum gloeosporioides* in avocado fruits // Plant Pathol. 1993, 42, 1, p. 116-120.

Politis D.J. Ultrastructure of penetration by *Colletotrichum graminicola* of highly resistant oat leaves // Physiol. Plant Pathology. 1976, 8, 2, p. 117-122.

Porta-Ruglia, Mifsud A. First record of *Colletotrichum acutatum* on strawberry in Malta // J. Plant Pathology. 2006, 88, 2, p. 220.

Porto M.D.M., Grau C.R., Zoeten G.A. de, Gaard G. Histopathology of *Colletotrichum trifolii* on alfalfa // Phytopathology. 1988, 78, 3, p. 345-349.

Prusky D., Keen N.T., Sims J.J., Midland S.L. Possible involvement of an antifungal diene in the latency of *Colletotrichum gloeosporioides* on unripe avocado fruits // Phytopathology. 1982, 72, 12, p. 1578-1582.

Prusky D., Keen N.T., Eaks I. Further evidence for the involvement of a preformed antifungal compound in the latency of *Colletotrichum gloeosporioides* on unripe avocado fruits // Physiolog. Plant Pathol. 1983, 22, 2, p. 189-198.

Prusky D., Kobiler I., Jacoby B., Sims J.J., Midland S.L. Inhibitors of avocado lypoxygenase; their possible

relationship with the latency of *Colletotrichum gloeosporioides* // Physiolog. Plant Pathol. 1985, 27, 3, p. 269-279.

Prusky D., Kobiler I., Jacoby B. Involvement of epicatechin in cultivar susceptibility of avocado fruits to *Colletotrichum gloeosporioides* after harvest // J. Phytopathology – Phytopathologische Zeitschrift . 1988, 123, 3, p. 140-146.

Prusky D., Gat Z., Burd P. Effect of relative humidity during mango growth on the incidence of quiescent infections of *Alternaria alternata* // Plant Disease. 1993, 77, 3, p. 249-252.

Prusky D. Avocado fruit – *Colletotrichum gloeosporioides* interactions. A model system for the study of host-pathogen interaction in harvested fruits // Phytoparasitica. 1999, 27, 2, p. 146-148.

Raid R.N., Pennypacker S.P. Weeds as hosts for *Colletotrichum coccodes* // Plant Diseases. 1987, 71, 7, p. 643-646.

Read P.J. The susceptibility of tubers of potato cultivars to black dot (*Colletotrichum coccodes* (Wallrs.) Hughes) // Ann. Appl. Biol. 1991, 119, 3, p. 475-482.

Reed P.J., Dickens J.S.W., O'Neill T.M. Occurrence of anthracnose (*Colletotrichum acutatum*) on ornamental lupin in the United Kingdom // Plant Pathology. 1996, 45, 2, p. 245-248.

Rodriguez-Guerra R., Ramirez-Rueda M.-T., O. Martinez de la Vega and Simpson J. Variation in genotype, pathotype and anastamosis groups of *Colletotrichum lindemuthianum* isolates from Mexico // Plant Pathology. 2003, 52, 2, p. 228-235.

Rodriguez-Guerra R., Ramirez-Rueda M.-T., Cabral-Enciso M., Garcia-Serrano M., Lira-Maldonado Z., Guevara-Gonzalez R.G., Gonzalez-Chavira M., Simpson J. Heterothallic mating observed between Mexican isolates of *Glomerella lindemuthiana* // Mycologia. 2005, 97, 4, p. 793-803.

Roy K.W. Seedling diseases caused in soybean by species of *Colletotrichum* and *Glomerella* // Phytopathology. 1982, 72, 8, p. 1093-1096.

Roy K.W. Falcate-spored species of *Colletotrichum* on soybean // Mycologia. 1996, 88, 6, p. 1003-1009.

Schreiner I.H., Wall G.C. Blotch miner associated with mango leaf anthracnose in Micronesia // Plant Disease. 1990, 74, 3, p. 253.

Shabi E., Katan Talma, Gera Hilda, Elisha S. Taxonomical determination of pathogenic *Colletotrichum gloeosporioides* of almond, anemone and avocado according to fungicide sensitivity // Phytoparasitica. 1993, 21, 2, p. 130-131.

Shurchill A.C.L., Baker C.J., O'Neill N.R., Elgin Jr. J.H. Development of *Colletotrichum trifolii* races 1 and 2 on alfalfa clones resistant and susceptible to anthracnose // Canad. J. of Botany. 1988, 66, 1, p. 75-81.

Simmonds J.H. Studies in the latent phase of *Colletotrichum* species concerning ripe rots of tropical fruits // Queensland J. Agr. Sci. 1963, 20, p. 373-424.

Smith B.J., Black L.L. Morphological, cultural and pathogenic variation among *Colletotrichum* species isolated from strawberry // Plant Disease. 1990, 74, 1, p. 69-76.

Smith B.J., Black L.L. In vitro fungicide studies show the occurrence of benomyl resistant *Colletotrichum* spp. from strawberry // Adv. Strawberry Res. 1993, 12, p. 42-48.

Souza-Paccola E.A., Favaro L.C.L., Bomfeti C.A., Meisquita S.F.P. and Paccola-Meirelles L.D. Cultural characterization and conidial dimorphism in *Colletotrichum sublineolum* // J. Phytopathol.- Phytopathologische Zeitschrift 2003, 151, 7-8, p. 383-388.

Sreenivasaprasad S., Talhinhas P. Genotypic and phenotypic diversity in *Colletotrichum acutatum* a cosmopolitan pathogen causing anthracnose on a wide range of hosts // Mol. Plant Pathology. 2005, 6, 4, p. 361-378.

Sutton B.C. Development of fructifications in *Colletotrichum graminicola* (Ces.) Wils. and related species // Can. J. of Botany. 1966, 44, 7, p. 887-897.

Tan Gan Jia. Juguang shengwu xuebao // Acta laser bio sin. 2008, 17, 2, p. 245-250.

Theodoro G.F., Peres N.A., Verona L.A.F. Outbreak of postbloom fruit drop of citrus caused by *Colletotrichum acutatum* in Santa Catarina State southern Brazil // Plant Pathology. 2004, 53, 2, p. 253.

Thornton A.B., Cisar C.R., TeBeest D.O. Mating of *Colletotrichum gloeosporioides* isolates with different host specificities on a parental host [abstract] // Phytopathology. 1994, 84, 10, p. 1150.

Tiffany L.H., Gilman J.C. Species of *Colletotrichum* from legumes // Mycologia. 1954, 46, 1, p. 52-75.

Timmer L.W., Zitko S.E. Timing of fungicide applications for control of postbloom fruit drop of citrus in Florida // Plant Disease. 1992, 76, 8, p. 820-823.

Timmer L.W., Zitko S.E. Relationships of environmental factors and inoculum levels to the incidence of postbloom fruit drop of citrus // Plant Disease. 1993, 77, 5, p. 501-504.

Tu J.C. Control of bean anthracnose caused by the delta and lambda races of *Colletotrichum lindemuthianum* in Canada // Plant Disease. 1988, 72, 1, p. 5-8.

Verma N., MacDonald L., Punja Z.K. Blueberry anthracnose in British Columbia: causal organisms weather requirements for infection and disease control strategies / Canad. Phytopatholog. Society, Annual Meeting, Montreal, 2003 // Can. J. Plant Pathol. 2003, 25, p. 438.

Wang X., Beno-Moualem D., Kobiler I., Leikin-Frenkel A., Lichter A., Prusky D. Expression of Δ12 fatty acid desaturase during the induced accumulation of the antifungal diene in avocado fruits: AFD in avocado fruits // Mol. Plant Pathol. 2004, 5, 6, p. 575-585.

Wang Soejun, Zhenjum Xuebao. Inst. of Crop Germplast Sources. Chinese Acad. of Agr. Sci. // Acta micolog. 1993, 12, 1, p. 41-47.

Wharton P.S., Diéguez-Uribeondo J. The biology of *Colletotrichum acutatum* // An. Jard. Bot. Madrid. 2004, 62, 1, p. 3-22.

Wastie R.L. Secondary leaf fall of *Hevea brasiliensis*: meteorological and other factors affecting infection by *Collet. gloeosporioides* // Ann. App. Biol. 1972, 72, 3, p. 283-293.

Weidemann G.J., TeBeest D.O. and Cartwringht R.D. Host specificity of *Colletotrichum gloeosporioides* f. sp. *aeschynomene* and *C. truncatum* in the Leguminosae // Phytopathology. 1988, 78, 7, p. 986-990.

Wheeler H.E. Sexual versus asexual reproduction in *Glomerella* // Mycologia. 1956, 48, p. 349-353.

Yang H.A., Sweetingham M.W. The taxonomy of *Colletotrichum* isolates associated with lupin anthracnose // Austral. J. Agr. Res. 1998, 49, 8, p. 1213-1223.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Рис. I. Здоровые растения люпина желтого

Рис. II. Симптомы антракноза на растениях

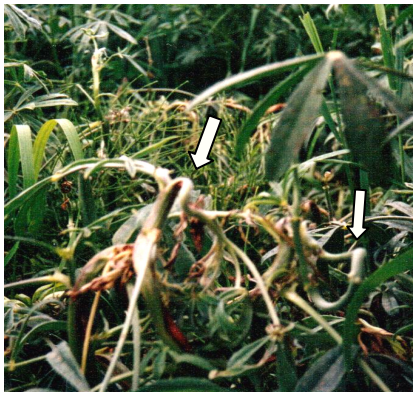

Рис. III. Искривление стеблей растений

Рис. IV. Язва на стебле желтого люпина, вызванное антракнозом

Рис. V. Язвы на растениях белого люпина

Рис. VI. Язвы на бобах люпина узколистного

Рис. VII. Пораженные бобы люпина многолетнего

Рис. VIII. Пораженные антракнозом бобы люпина желтого

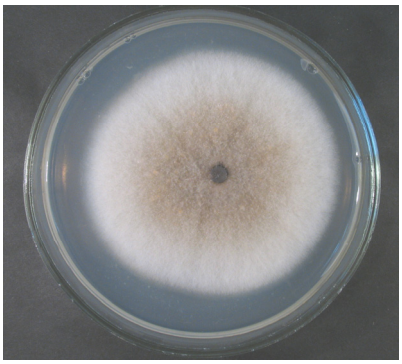

Рис. IX. Молодая колония гриба *C. lupini* var *lupini*

Рис. X. Колония *C. lupini* var *lupini* после 30-ти дней культивирования

Рис.XI.Растения картофеля, пораженные антракнозом (*Colletotrichum coccodes*) (по Семенякиной Н.Ф., 2009 г.)

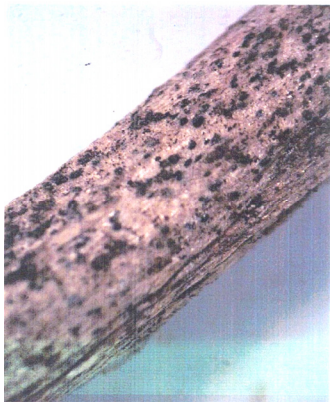

Рис. XII. Микросклероции *Colletotrichum coccodes* на стеблях картофеля (по Семенякиной Н.Ф., 2009 г.)

Рис. XIII. Микросклероции и щетинки *Colletotrichum coccodes* а стеблях картофеля (по Семенякиной Н.Ф., 2009 г.)

Рис. XIV. Поражение листа антракнозом (по Павлюковой, Талаш, 2010)

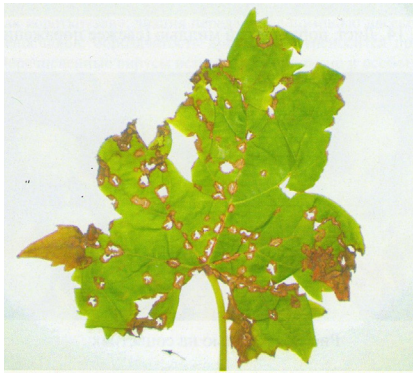

Рис. XV. Антракноз на ягодах (по Павлюковой, Талаш, 2010)

Рис. Антракноз земляники (ориг. фото Г.В. Якуба)

Характеристика видов рода *Colletotrichum*, поражающих важнейшие сельскохозяйственные культуры в России, по диагностике и морфолого-культуральным признакам

Растение-хозяин. Распространение	Признаки болезни	Морфолого-культуральные признаки. Характеристика		Связь с сумчатой стадией
		колоний	конидий/ аппрессориев	
Colletotrichum gloeosporioides				
Многоядный. В России зарегистрирован на диффенбахии (в условиях теплицы) и сорняках. В других странах распространен повсеместно.	На листьях вначале заболевание проявляется в виде незначительных обесцвеченных пятен, затем быстро увеличивающихся и сливающихся, приобретающих желтую окраску. На стеблях появляются углубленные сливающиеся язвочки, ткань приобретает хлоротичную окраску, стебли засыхают. Больные листья, черешки, стебли покрываются многочисленными ложами с конидиальным спороношением грибы – ацервулами, имеющими окраску от светло-розовой до светло-коричневой и темной. Нередко в них присутствуют темноокрашенные, заостренные кверху щетинки с несколькими перегородками, размером 19-20х2,0-2,4 µ. Несколько позднее или почти одновременно образуется сумчатая стадия. Плодовые тела – псевдотеции – образуются группами или по одиночке	Колония на КГА компактная, низкого роста, грязно-серого цвета с темными строматическими структурами – псевдотециями гриба. Нередко у отдельных изолятов гриба колонии четко очерчены, с края имеющие розоватый оттенок.	Конидии в ацервулях одноклеточные, прямые с закругленными концами, иногда суженные с одного конца, 9,6-19,4х 2,8-3,2 µ Аппрессории различные по форме: от овальных до эллипсоидальных и нередко многолопастных, чечевицеобразные, приобретающие темную окраску, 4,8-5,2х 2,8-3,6 µ. На манго и авокадо аппрессории могут достигать 6-16 µ	Сумчатая стадия *Glomerella cingulata*. псевдотеции расположены в пораженной ткани, размер 190-250х200-210 µ. Сумки булавовидные, размером 20-30х4,8 µ с 8-ю аскоспорами размером 10,8-19,6х6,0-7,4 µ. припрорастании последних образуются различные по форме аппрессории (шишковидные, округлые или чечевицеобразные)
Colletotrichum lupini var. *lupini*				
Все виды люпина, донник. В России заболевание зарегистрировано во всех люпиносеющих районах. За рубежом в Северной и Южной Америке, Австралии, Скандинавии, Прибалтике и других странах Европы, Австралии	Поражаются все надземные части растений. При поражении гипокотиля и корневой шейки образуются язвочки, при сильном поражении образующие перетяжку. Также вдавленные пятна появляются и на семядольных листьях. По мере роста растения симптомы проявляются на стеблях, листьях и черешках, цветоносах, цветках и бобах. В виде пятен и язв розовато-коричневого цвета. На пораженной ткани появляются ацервули розового или оранжевого цвета. Щетинки в ложах отсутствуют. Пораженное зерно щуплое, при сильном поражении с налетом конидиального спороношения гриба. Пораженные семена дают больные всходы, являющиеся источником заражения.	Колонии компактные, светлые, затем грязно-серого цвета с ложами, расположенными концентрическими кругами. Конидии, образующиеся в ложах, придают им цвет от розовато-оранжевого до ярко-оранжевого. На КГА иногда отмечается образование аппрессориев. С донника колонии складчатые, слизистые, с ярко-розовой окраск4ой (конидиальное спороношение гриба)	Конидии прямые одноклеточные с закругленными концами, размером 9,6-14,0х2,8-3,2 µ Аппрессории округлые, эллипсоидальные, размером 3,6х4,8 µ, темноокрашенные	Сумчатая стадия не обнаружена
Colletotrichum lindemuthianum				
Фасоль, может в отдельных районах поражать кормовые бобы, нут, сою. В Нечерноземной зоне и других районах России возбудитель поражает фасоль, и кормовые бобы	Поражает все надземные части растений: семядоли, стебли, листья, цветки, бобы и семена. На листьях, стеблях и черешках появляются темные вдавленные пятна с обильным экссудатом спор. По мере развития болезни образуются язвы, захватывающие створки бобов и семена, размером до 1 см. Пораженная ткани боба покрывается светло-розовыми подушечками (ацервулями) с конидиальным спороношением гриба	Колонии гриба от светло-серого до серого цвета, гифы ветвящиеся шириною 1,2-2,5 µ. возбудитель обладает плеоморфизмом: при неблагоприятных условиях in vitro образует хламидоспоры, пикниды с пикноспорами и склероции	Конидии одноклеточные овальные или продолговатые, размером 15-17х 4,8 µ. Конидии в чистой культуре более крупные: 34,6х7,5-9,3 µ, образуются в ложах со щетинками Аппрессории овально-шишковидные до многолопастных, 4-5х 6-8 µ	В Китае и Мексике обнаружена сумчатая стадия

Растение-хозяин. Распространение	Признаки болезни	Морфолого-культуральные признаки. Характеристика		Связь с сумчатой стадией
		колоний	конидий/ аппрессориев	
Colletotrichum truncatum				
Горох, крайне редко в виде мелких некротических пятен на чечевице, кормовых бобах, без спороношения. Имеет очаговое распространение в Сибири	Поражает листья, стебли, бобы гороха. На них появляются пятна округлой формы темно-коричневого цвета, от 1 до 2-3, мм с мелкими ацервулями (ложами) оранжевого цвета с черными щетинками, позднее появляются на пятнах мелкие угольно-черные склероции, чаще на бобах в виде сплошной черной корочки	Колонии на КГА плотные светло-серого цвета с редкими спорокучками розового цвета, пронизанными многочисленными щетинками. В дальнейшем появляются склероции в виде сплошной черной корочки	Конидии цилиндрические, нередко серповидные, 10-18,8х 2,0-4,0 µ, щетинки в ацервулях 100х8,0 µ, стерильные склероции пронизаны щетинками (при отсутствии конидий). Апппрессории глобусные, утолщенные и большей частью сидячие на конидиях, размером 3-6х 6-8 µ	Не отмечена
Colletotrichum dematium f. *truncatum*				
Соя. Очагами в Приморском и Краснодарском краях. За рубежом в США, Канаде и др. странах.	Поражает сою на всех стадиях развития. На стеблях – светло-бурые продолговатые вдавленные пятна с темной каймой и появляющимися мелкими ацрвулями с черными щетинками. На бобах возникают пятна с немногочисленными ложами (ацервулями). Пораженные семена морщинистые с низкой всхожестью. Признаки поражения сходны с таковыми на фасоли.	-	17-21х3,5-4,5 µ Апппрессории глобусные, размером 3-6х6-8 µ	Не известна
Colletotrichum destructivum				
Поражает сою, люцерну, клевер, лядвенец. В России не зарегистрирован. Отмечен в отдельных районах США.	Поражает стебли и бобы сои, что приводит к резкому снижению всхожести семян	-	-	-
Kabatiella caulivora				
Клевер. Болезнь распространена в северо-западной и центральной зонах Нечерноземья. За рубежом в США, Канаде, Австралии и др. странах	Возбудитель поражает все надземные части растений. На листьях, стеблях, черешках болезнь проявляется в виде мелких пятен, узких штрихов, постепенно расширяющихся и приобретающих буро-коричневую окраску. Со временем образуются язвы, на которых появляются мелкие розоватые подушечки (ацервули) гриба. Характерно потемнение жилок листа, от чего сетчатый рисунок жилок хорошо заметен в проходящем свете. Пораженные головки клевера имеют опаленный вид, приобретают фиолетовый цвет, в дальнейшем переходящий в бурый. При влажной погоде на пораженной ткани развиваются розовые подушечки, постепенно сливающиеся и образующие порошковидный налет конидиального спороношения.	На КГА гриб образует бесцветную колонию. Гифы септированы с тонкими стенками. С возрастом колония буреет. В старых культурах образуются плодовые тела типа пикнид. Споры в пикнидах слабо изогнутые мелкозернистые, образующиеся по псевдобазидиальному типу.	Конидиальное спороношение 2-х типов: образование одиночных одноклеточных серповидных конидий , размером 12-22х3,5-5,3 µ или розетки спор на концах гифы и образование спор на расширившейся клетке. Аппрессории шишковидные, нередко овальные	Не отмечена
Colletotrichum trifolii				
Клевер, люцерна. В России ареал не уточнен, встречается на клевере в Ленинградской и Брянской областях. За рубежом в Прибалтике, США, Австралии и др. странах	На всходах появляются темно-бурые пятна. На листьях и стеблях пятна от светло-бурых до серых, в центре образуются бурые ацервули со щетинками. Может поражать корневую систему, вызывая гибель растений	Колонии на КГА розовато-белого цвета, слабо опушенные	Конидии одноклеточные цилиндрические, размером 14,7х5,3 µ Аппрессории имеют размер 6-8х7-9 µ	Не отмечена

Растение-хозяин. Распространение	Признаки болезни	Морфолого-культуральные признаки. Характеристика		Связь с сумчатой стадией
		колоний	конидий/ аппрессориев	
Colletotrichum graminicola				
В России заболевание распространено на овсе в Нечерноземной зоне, в том числе в Северо-Западном регионе. Изредка поражает многолетние злаковые травы: мятлик, тимофеевку, ежу сборную, кострец и др. за рубежом зарегистрировано в США на овсе и др. зерновых культурах. На кукурузе в России заболевание распространено во всех районах. За рубежом антракноз кукурузы наносит существенный вред культуре в Америке, Австралии, Западной Европе и др. странах.	Гриб поражает все надземные части растения, слабее листья и умеренно колоски. На листьях появляются мелкие округлые, иногда точечные пятна, с возрастом приобретающие серую или оранжевую окраску. По мере развития пятна сливаются, диаметр их достигают 1-2,5 см, чаще такие пятна располагаются вдоль жилок листовой пластинки, нередко вызывая ее отмирание. На стеблях обычно в июне-начале июля и позднее образуются многочисленные едва заметные обесцвеченные водянистые пятна, более заметные после выметывания метелки. Позднее в местах поражения формируются многочисленные мелкие (0,5-4,5 µ) меланизированные склероции, на которых на которых возникают мелкие лососевого цвета ацервули, размером 1,2-2,6 µ. Появляющиеся на стеблях склероции разрывают эпидермис, пронизывая всю наружную поверхность стебля. Поверхность стебля, чаще в узлах, приобретает мелкобугристую поверхность, покрытую мелкими склероциями. В нашей стране антракноз проявляется в виде пятнистости листьев, реже в виде стеблевой гнили в слабой или умеренной степени. Нередко на листья и стеблях спороложа гриба с черными щетинками и образующиеся склероции, размером 100-800 µ, окруженные слизью.	Колония на КГА быстро растущая, приземистая, светло-серого цвета. конидиеносцы могут быть простой боковой ветвью, на концах которых изредка развиваются серповидные конидии. По мере старения колонии гриба образуются склероции.	Конидии, формирующиеся в ацервулях и in vitro, бесцветные серповидные, размером 11-15x2,3 µ; в ацервулях образуются темно-окрашенные щетинки с 1-3 перегородками, размером 53-130x6-8 µ. Аппрессории образуются при прорастании конидий во влажных условиях в летний период на пораженных стеблях и весной на перезимовавших склероциях	Не известна
Colletotrichum zeae				
Встречается на листьях кукурузы в Украине. В нашей стране нет сведений об этом заболевании.				
Colletotrichum sublineolum				
Сорго. Широко распространен в Южной и Северной Америке, Африке, Австралии и др. странах. В России заболевание пока не отмечено	Возбудитель поражает листья, стебли, цветоножки и соцветие, зерно. На листьях появляются многочисленные эллиптические пятна до 5 мм в диаметре. Пятна сливаются, становятся темно-серыми в центре, захватывая большую часть листа, затем приобретают темно-багровую окраску из-за образования лож и обильного порошистого кремово-розового налета спор - конидиального спороношения. На стеблях диагностируется красная гниль, пронизывающая эпидермальные и сосудистые ткани стебля. Зараженные семена щуплые, резко снижают жизнеспособность.	При культивировании на жидкой среде образуются рыхлые колонии. С начала в колонии образуются овальные конидии через 4-6 суток формируются серповидные конидии	Выявлен диморфизм конидий: серповидные - одноядерные и овальные, имеющие 3 ядра	Не отмечена

Растение-хозяин. Распространение	Признаки болезни	Морфолого-культуральные признаки. Характеристика		Связь с сумчатой стадией
		колоний	конидий/ аппрес-сориев	
Colletotrichum coccodes				
Картофель, томаты и др. В России встречается на картофеле в областях Северо-западной и Центральной зонах Нечерноземья. На томатах в Краснодарском крае и на Украине. За рубежом в США, Канаде, Англии, Иране, Израиле, ЮАР и др. Встречается в Краснодарском крае, в Украине в теплицах, чаще на проростках. За рубежом впервые антракноз на томатах описал Rene Delon (1974) во Франции	Болезнью поражаются все органы растений картофеля: стебли, столоны, клубни и корни. На клубнях проявляется в виде черной пятнистости с серебристыми коричневыми пятнами с разбросанными по всей поверхности ткани мелкими черными склероциями размером 0,5-1,0 мм. В условиях хранения появляется мокнущая ткань, вначале бурой окраски, постепенно полностью разрушающаяся. На стеблях заболевание проявляется во второй половине вегетации в виде светлых пятен, чаще всего в месте прикрепления черешков, по мере развития болезни стебли загнивают и покрываются множеством черных точечных микросклероциев гриба. На подземной части стебля разрушается верхняя часть ткани с появлением фиолетовой или синей окраски внутренней поверхности стебля. Склероции на подземной части крупные, углистые, расположены чаще группами. На пораженных органах развивается также коричневый мицелий и конидиальное спороношение в виде мелких ложе розовой или лососевой окраски со щетинками. На томатах характерно поражение плодов. На них появляются мелкие округлые, светлые вдавленные пятна, в дальнейшем углубляющиеся и увеличивающиеся в размерах до1,5-2,0 см. Сначала пятна светлые, со временем приобретающие черную окраску в результате формирования под эпидермисом многочисленных черных склероциев. Пятна, сливаясь, образуют водянистые язвы, превращающие плод в жидкую массу. Ложа с конидиями также образуются под эпидермисом. На стеблях образуются язвы с массой конидий и щетинок. Поражаются и семена, инфекция которых вызывает поражение проростков и корневую гниль на всходах.	-	Конидии прямые цилиндрические с закругленными концами, размером 14-22х4-6,5 µ. Позднее закладываются микросклероции от коричневого до черного цвета 0,5-0,9 мм с пронизывающими их щетинками. На томатах конидии однорядные одноклеточные гиалиновые.	Не отмечена. На томатах зарегистрирована телиоморфа *Glomerella cingulata* в 1931 (Stevens, 1931) во Франции. В настоящее время указаний о наличии сумчатой стадии нет.
Colletotrichum capsici				
Перец. В Росси заболевание не отмечено. За рубежом распространено в Индии, Корее, Португалии и др.	Поражаются все надземные части растения, кроме красных плодов. На пораженном гипокотиле и позднее на всходах образуются водянистые пятна, быстро разрастающиеся и вызывающие увядание проростков. На листьях пятна водянистые, красновато-коричневого цвета, распространяющие вдоль жилок и быстро охватывающие отмирающий лист. На стеблях и зеленых плодах – водянистые некрозы, приводящие к обширному разрушения тканей пораженных органов; стебли надламываются, плоды через 5 дней загнивают, превращаясь в слизистую массу.	На питательных средах гриб образует серый мицелий и ложа красно-коричневого цвета. Склероции отсутствую. На жидкой среде Чапека гриб продуцирует токсин, содержащий сахарид, который может угнетать и бобовые (фасоль, соя, маш, вигна).	Конидии длинные одноклеточные, размером 18-25х3-4 µ. Ацервулы на пораженной ткани размером 69-124 µ- Аппрессорий прорастает в инфекционную гифу через 24 часа после инокуляции суспензией конидий.	

Растение-хозяин. Распространение	Признаки болезни	Морфолого-культуральные признаки. Характеристика		Связь с сумчатой стадией
		колоний	конидий/ аппрессориев	
Colletotrichum lagenarium				
Тыквенные; арбуз, дыня, тыква, кабачки, огурец в открытом и защищенном грунте В России заболевание широко распространено в различных зонах, как и в других странах мира.	Болезнь поражает все надземные части растений. Больше всего страдают плоды, на которых появляются мелкие углубленные пятна, позднее превращающиеся в округлые или овальные глубокие язвы с розовыми подушечками (ложами), придающими им яркий медный оттенок, в связи с чем болезнь получила название «медянка». Плоды загнивают, становятся уродливыми и приобретают горький вкус. Поражаются и семена, поэтому при посеве зараженных семян наблюдается загнивание и отмирание проростков, на листьях и стеблях появляются между жилками мелкие светло-зеленые пятна, становящиеся со временем мокнущими с красно-коричневым оттенком и глубоко вдавленные перетяжки. В результате стебель утончается и засыхает. На всех пораженных органах образуются ложа гриба, имеющие вид розовых подушечек с темно-оливковыми щетинками с 1-4 перетяжками.	Колония плотная низкого роста. Гифы варьируют по ширине 2,5x3-4,5 µ. При старении в колонии образуются пикниды и склероции (in vitro). В природе образование пикнид и склероциев отмечается крайне редко.	Конидии бесцветные цилиндрические, редко искривленные, размером 11,5-20x3,5-6,0 µ. Аппрессории прорастают в инфекционные гифы и заражают растение.	Сумчатая стадия известна как *Glomerella cingulata*. В России не обнаружена.
Colletotrichum lini				
Лен. Заболевание распространено во всех льносеющих районах России. За рубежом в Англии и др. странах	Заболевание проявляется на всех вегетативных и генеративных органах растения. На проростках проявляется на корешках в виде ржавых удлиненных пятен, позднее превращающихся в язвы. На семядолях и листьях появляются желтоватые пятна, которые приводят со временем к подсыханию и отмиранию листьев. По мере роста растения на стеблях появляются язвы, трещины, многочисленные буроватые пятна, которые и обуславливают так называемую «мраморную» пятнистость стебля, которая сохраняется до конца вегетации. На коробочках болезнь проявляется также в виде бурых пятен. пораженные семена обычно щуплые, теряют блеск и имеют низкие посевные качества, что приводит к изреживанию всходов. Спороношение гриба закладывается на пораженных органах под эпидермисом в виде лож, имеющих вид мелких оранжевых подушечек.	-	Конидии бесцветные цилиндрические, несколько изогнутые, образуют ростковые гифы, непосредственно проникающие через кутикулу, приводя к бессимптомной биотрофной фазе с образованием первичных гиф, развитие которых ограничивается первичной эпидермальной клеткой. Позднее гифы проникают в окружающую ткань. Образование аппрессориев не отмечено.	Сумчатая стадия не отмечена.
Colletotrichum fragaria Colletotrichum gloeosporioides				
Земляника. Распространен в США, Бразилии, Англии, Австралии, Испании	Болезнь проявляется в виде темно-коричневых пятен на листьях, на ягодах – темные вдавленные пятна, на которых со временем образуются ацервулы (ложа) со щетинками	Колония плотная, серой окраски, позднее темно-коричневая	Цилиндрические с закругленными концами, редко овальные. Аппрессории овальные много лопастные	*У Colletotrichum fragaria* сумчатая стадия не отмечена, у *Colletotrichum gloeosporioides – Glomerella cingulata*
Colletotrichum				
Земляника и многие другие культуры. В России зарегистрирован в Краснодарском крае и Московской области на землянике. За рубежом в США, Канаде, Англии, Японии, Израиле, Болгарии, Испании, Мальте, Италии, Шри-Ланке и др.	В США болезнь проявляется в виде отмирания корней, некроза, увядания растений и их гибели. На ягодах сжатые уплотненные пятна, размером 1-10 мм, позднее ягоды мумифицируются.	Колонии гриба имеют правильные края и розовую пигментацию с оранжевым оттенком.	Конидии длинные цилиндрические (нитчатые). На срезах мозгового слоя под кутикулой можно видеть аппрессории гриба, при разрушении кутикулы аппрессории не обнаруживаются.	Не известна

Содержание

Введение 4
Часть I. Общие положения. К вопросу о таксономии грибов родов *Colletotrichum* и *Gloeosporium* 8
1.1 Сведения о грибах рода *Gloeosporium* 10
1.2 Вид *Colletotrichum gloeosporioides* как важнейший таксон рода 12
1.2.1 Распространение, биоразнообазие, особенности связи с сумчатой стадией 12
1.2.2 Аппрессориальный способ внедрения *C. gloeosporiodes* в ткань растения 15
1.2.3 Латентное состояние возбудителя как начальный этап реакции сверхчувствительности растений. Патогенез 18
1.2.4 Эволюционно-экологические связи *C. gloeosporiodes* с другими видами *Colletotrichum* 20
1.2.5 К вопросу о методах борьбы с антракнозом, вызываемым *C. gloeosporiodes*, и возможности использования штаммов гриба в качестве агента биоконтроля сорных растений 23
1.3 Вид *Colletotrichum lupini* в современной терминологии 26
1.4. Вид *Colletotrichum graminicola* на злаковых культурах 29
Часть II. Антракноз сельскохозяйственных и цветочных культур 32
2.1 Антракноз бобовых культур 32
Антракноз люпина 32
Распространение, признаки болезни, вредоносность возбудителя *Colletotrichum lupini var. lupini* 32
Морфология и культуральные особенности патогена 37
Цикл развития возбудителя 41
Паразитизм, специализация 47
Динамика развития заболевания и элементы прогноза 50
Меры борьбы 52
Антракноз фасоли 58
Антракноз гороха 63
Антракноз кормовых бобов 66
Антракноз сои 67
Антракноз клевера 69
Антракноз люцерны 73
2.2 Антракноз зерновых культур 74
Антракноз овса 74
Антракноз кукурузы 79
Антракноз сорго 81
2.3 Антракноз пасленовых культур 83
Антракноз картофеля 83
Антракноз томата 87
Антракноз перца 88
2.4 Антракноз тыквенных культур 89
Антракноз арбуза, дыни, кабачка 89
Антракноз огурца 92
2.5 Антракноз льна 94
2.6 Антракноз ягодных культур и винограда 96
Антракноз смородины (мухосед) 96
Антракноз малины 98
Антракноз земляники 99
Антракноз винограда 103
2.7. Антракноз цветочных культур 104
Антракноз диффенбахии 104
Выделение грибов рода *Colletotrichum* в чистую культуру и разграничение видов по диагностическим признакам 110
Литература 112
Приложения 123

Anthracnose of agricultural plants. Vera V. Kotova & Olga V. Kungurtseva. St.Petersburg: VIZR RAAS, 2014. 132 p. («Plant Protection News, Supplements», N11).

Abstract

The experimental material of Russian and foreign researchers on the distribution, symptomatology, biodiversity, way of life of anthracnose activators is generalized in the book, the general regularities of their development on the example of economically significant group of species of the genera *Colletotrichum* and *Gloeosporium* are shown.

General information is given in the Part I of the book on taxonomy of this group of fungi, on characters of their sporogenesis, on interrelations of conidial and ascigerous stages. One of the most important species of the genus *Colletotrichum* – *Colletotrichum gloeosporioides* essentially harming to floral plants worldwide is characterized by features of development of infectious process, special structures at germination of conidia – appressoria, ways of penetration of infectious hyphas in healthy tissues of plants, manifestation of latent infection in connection with physiological features of plants, and pathogenesis.

In the second Part (II) of the book, the comparative analysis of current state of the problem with anthracnoses of agricultural plants in Russia is given: the development cycle, specialization of causative agents of diseases, development of diseases in connection with weather conditions, protection system for phytosanitary optimization of sowings is shown.

The book is intended for researchers, students, specialists on plant protection, selectionists.

Key words: sowings, plant protection, causative agent, plant disease, fungus, anthracnose, *Colletotrichum*, *Gloeosporium*.

Vera V. Kotova & Olga V. Kungurtseva
All-Russian Institute of Plant Protection
Shosse Podbelskogo 3, VIZR
St. Petersburg-Pushkin 196608
RUSSIA

В серии *Приложение к журналу «Вестник защиты растений»* (ISSN 1815-3682 Print) опубликованы следующие монографии и сборники научных работ:

Igor Ya. Grichanov. Review of Afrotropical Dolichopodinae (Diptera: Dolichopodidae). St.Petersburg, 2004.

В.Г. Иващенко, Н.П. Шипилова, Л.А. Назаровская. Фузариоз колоса хлебных злаков. СПб, 2004.

В.В. Котова. Корневые гнили гороха и вики и меры защиты. СПб, 2004.

И.Я. Гричанов, Е.И. Овсянникова. Феромоны для фитосанитарного мониторинга вредных чешуекрылых. СПб, 2005.

Igor Ya. Grichanov. A checklist and keys to North European genera and species of Dolichopodidae (Diptera). St.Petersburg, 2006.

Igor Ya. Grichanov. A checklist and keys to Dolichopodidae (Diptera) of the Caucasus and East Mediterranean. St.Petersburg, 2007.

Лаборатория микологии и фитопатологии им. А.А. Ячевского ВИЗР. История и современность. Под редакцией А.П. Дмитриева. СПб, 2007.

В.В. Нейморовец. Полужесткокрылые насекомые (Heteroptera) Краснодарского края и Республики Адыгея. Список видов. Под редакцией И.Я. Гричанова. СПб, 2010.

Фауна и таксономия хищных мух Dolichopodidae (Diptera). Сборник научных работ. Под редакцией И.Я. Гричанова и О.П. Негробова. СПб, 2013.

В серии *Приложения к журналу «Вестник защиты растений»* (ISSN 2310-0605 Online) опубликованы следующие монографии и сборники научных работ:

Ф.А. Карлик, И.Я. Гричанов. Фитосанитарное законодательство России. Аналитический обзор. СПб, 2013. 80 с. (Вып. 10).

В.В. Котова, О.В. Кунгурцева. Антракноз сельскохозяйственных растений. СПб, 2014. 132 с. (Вып. 11).

А.Ф. Зубков. Агробиоценологическая модернизация защиты растений. СПб, 2014. 118 с. (Вып. 12).

Научное электронное издание.
ООО "ИННОВАЦИОННЫЙ ЦЕНТР ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ"
Лицензия ПЛД №69-253. Подписано к печати 2 мая 2014 г.
Компьютерная верстка
Т.Б. Шереметьевой и И.Я. Гричанова