

УДК 632.4:635.1:582.288.43

© Ф. Б. Ганнибал

МЕЛКОСПОРОВЫЕ ВИДЫ РОДА *ALTERNARIA* НА ЗЛАКАХ

GANNIBAL F. B. SMALL-SPORED SPECIES OF THE GENUS *ALTERNARIA* ON GRASSES

Виды рода *Alternaria* очень распространены на различных растительных субстратах, в том числе и на злаках Poaceae (Rotem, 1994).

За последние два-три десятилетия, главным образом благодаря исследованиям Симмонса, таксономия рода *Alternaria* претерпела существенные изменения. Сформировался новый взгляд на набор признаков, которым следует придавать основное таксономическое значение.

Наибольшие трудности в данный момент вызывает таксономия так называемых мелкоспоровых видов, длина конидий которых в чистой культуре обычно не превышает 60 мкм. В микологической и фитопатологической литературе при описании какого-либо из этих таксонов в подавляющем большинстве случаев используется эпитет *A. alternata* (Fr.) Keissl. (прежнее название *A. tenuis* Nees). Этот вид обнаруживали практически на всех субстратах растительного происхождения и считали убиквистом (Neergaard, 1945). Лишь немногие работы по микрофлоре злаков не содержат упоминания *A. alternata*. Он отмечался на семенах и реже на других частях почти всех изучавшихся зерновых и кормовых злаков (Указатель..., 1966; Методические указания..., 1976).

Для разграничения мелкоспоровых видов в настоящее время основное значение предлагается придавать *габитусу споруляции* (three-dimensional sporulation pattern), т. е. пространственному расположению и особенностям ветвления конидиеносцев и цепочек спор (Simmons, 1993; Simmons, Roberts, 1993). Из-за большой вариабельности характер морфологических признаков одного и того же вида может меняться в зависимости от субстрата, температуры, влажности и других экологических факторов. Чтобы избежать проблем, связанных с такой нестабильностью, Симмонс (Simmons, 1992) предложил исследовать *Alternaria* в контролируемых условиях: в чистой культуре на определенных средах при переменном освещении (для стимуляции спороношения). Кроме того, были осуществлены попытки подобрать специальные питательные среды для дифференциации близких видов по культуральным признакам (Andersen, Thrane, 1996). Справедливость разделения видов по указанным морфологическим и культуральным признакам была подтверждена данными молекулярных и биохимических исследований (Andersen et al., 2002). Однако установлено, что некоторые мелкоспоровые виды (например, *A. alternata*, *A. infectoria*, *A. tenuissima* и др.) имеют двойников, сходных морфологически, но отличающихся по спектру метаболитов и молекулярным маркерам (Andersen et al., 2002). Такие группы видов (species-group), состоящие из таксонов с трудноотличимыми габитусами споруляции, стали обозначать по названию первых описанных в них видов. В настоящее время они подвергаются более детальному изучению.

Надо, однако, заметить, что существуют и другие взгляды на таксономию *Alternaria*, игнорирующие габитус спороношения и некоторые другие признаки как таксономически важные и по-прежнему объединяющие все мелкоспоровые виды в один — *A. alternata* (Kusaba, Tsuge, 1994; Nishimura et al., 1978).

В литературе нами обнаружено около 30 видов рода *Alternaria*, отмеченных когда-либо на злаках. Таксономическое положение многих из них остается неясным или их упоминание является, на наш взгляд, результатом неверного определения.

Отдельно следует упомянуть *A. alternata*. Этот вид (*sensu* Simmons) является легитимным, хотя, по данным Симмонса (Simmons, 1993), встречается относительно редко. Однако и сейчас большинство исследователей, сталкиваясь с каким-либо мелкоспоровым представителем *Alternaria*, идут по наиболее простому пути, идентифицируя его как *A. alternata* (*sensu lato*) и не приводя в публикации какие-либо уточнения. Таким образом, в большинстве случаев нельзя понять, что стоит за этим названием в той или иной статье. Подобная ситуация наблюдается и в отношении *A. tenuissima*, упоминающимся в литературе заметно реже.

Несколько грибов (*A. compactum* Marchaseva, *A. botryospora* Marchaseva и *A. tenuis* Nees f. *semenicola* Marchaseva), описанных на злаках (Мархасьева, 1957), не имеют диагнозов на латинском языке, что делает их названия недействительными. Кроме того, описания плохо проиллюстрированы и не указано местонахождение оригинального материала. У *A. secalis* (Fee) Sacc. et Traverso, по сообщению Симмонса (Simmons, 1995), типовой материал также отсутствует, описание довольно общее, а иллюстрации хотя и достаточно хороши, но подсчет размеров конидий по увеличению, указанному на рисунке, дает цифры, которые слишком велики для изображенного типа конидий. Из-за уже упомянутого отсутствия типового образца таксономическое положение *A. secalis* остается неясным (Simmons, 1995) и использование данного эпитета, как и трех предыдущих, в дальнейшем нецелесообразно. Все четыре таксона (*A. compactum*, *A. botryospora*, *A. tenuis* f. *semenicola* и *A. secalis*) упоминались в литературе очень редко или не цитировались вообще.

В литературе отмечены три вида, которые являются узкоспециализированными на хозяевах, не относящихся к злакам. Вид *A. oleracea* Milbrath (корректное название *A. brassicicola* (Schwein.) Wiltshire) отмечался на пшенице (Указатель..., 1966) и райграсе (Методические указания..., 1976), *A. raphani* Groves et Skolko (= *A. japonica* Yoshii) был обнаружен на рисе в Китае (Yung-nien, 1953) и *A. porri* (Ellis) Neerg. отмечен как патоген некоторых кормовых злаковых трав (Методические указания..., 1976). Упоминание этих видов на злаках единичны и, вероятнее всего, являются либо результатом ошибочного определения, либо последствием случайного попадания на них спор рода *Alternaria*.

Статус восьми видов остается нам не очень понятным, так как они отсутствуют в последних ревизиях рода *Alternaria* (Ellis, 1971, 1976; Simmons, 1994). К ним относятся *A. brassicae* (Berk.) Sacc. f. *tritici* P. Braun и *A. peglioni* Curzi (Горленко, 1951), выявленные на пшенице; *A. hordei* Sawada (Указатель..., 1966; Методические указания..., 1976) на ячмене; *A. geophila* Dasz. (Рудаков, Шмелева, 1988) и *A. oryzae* Hara (Yung-nien, 1953; Указатель..., 1966; Пересыпкин, 1979) на рисе; *A. humicola* Oudem. (Методические указания..., 1976) на овсянице луговой; *A. fasciculata* (Cooke et Ellis) L. R. Jones et Grout (Указатель..., 1966) на кукурузе. Большинство из них встречается в литературе также достаточно редко и, вероятно, является синонимами или неэффективно обнаруженными названиями. Жюли (Joly, 1964) считал *A. humicola* и *A. brassicae* f. *tritici* синонимами *A. tenuissima sensu lato*.

На листьях кукурузы также отмечались некоторые виды упраздненного рода *Macrosporium*. В работе Ф. Е. Немлиенко (1957) приведены три возбудителя заболеваний листьев кукурузы: *M. culmorum* Cooke. et Harkn. (впоследствии ставший синонимом *A. culmorum* (Cooke et Harkn.) Joly), *M. diversisporum* Thüm. и *M. maydis* Cooke et Ellis. Судя по описаниям можно говорить о вероятной принадлежности патогенов к мелкоспоровым видам *Alternaria*.

К легитимным, давно и подробно описанным видам относятся три, охарактеризованные в сводках Эллиса (Ellis, 1971, 1976): *A. saparva* (Subram.) Deighton, обнаружен-

ный на *Lepidagathis* и *Zea* в Индии, *A. padwickii* (Ganguly) M. B. Ellis на рисе в Африке и Азии и *A. longissima* Deighton et Mac Garvie на кукурузе, рисе и сорго в Центральной и Северной Америке, Африке, Азии. Однако данные секвенирования митохондриальной рДНК позволили предположить, что *A. longissima* значительно отличается от всех остальных исследованных представителей рода *Alternaria* и, скорее всего, является анаморфой *Leptosphaeria* (Pryor, Gilbertson, 2000).

Результатом скрупулезного изучения некоторых образцов мелкоспоровых *Alternaria* со злаков стало выделение Симмонсом (Simmons, 1994) в группе *A. infectoria* трех новых видов. Это *A. triticimaculans* E. G. Simmons et Perelló из Аргентины, *A. oregonensis* E. G. Simmons из США и *A. metachromatica* E. G. Simmons из Австралии. Все три вида — патогены *Triticum aestivum*. Собственно *A. infectoria* и его сумчатая стадия — *Lewia infectoria* (Fuckel) Barr et E. G. Simmons обнаружены американским исследователем на всех изученных им на тот момент злаках: *Elymus*, *Festuca*, *Hordeum*, *Lolium*, *Triticum*. По его мнению, истинный *A. infectoria* приурочен исключительно к злакам (Simmons, 1986).

Все эти четыре вида *Alternaria*, включая *A. infectoria*, являются очень близкими. Четкое отличие от других имеет только *A. metachromatica*, формирующий голубой мицелий и конидии и голубоватые колонии. Остальные виды незначительно отличаются по размеру и форме конидий, количеству перегородок и месту образования вторичных конидиеносцев. Анализ метаболитов и морфолого-культуральных свойств показал значительное отличие *A. metachromatica* и *A. oregonensis* друг от друга и от *A. triticimaculans* и *A. infectoria* и в то же время сходство последних двух видов между собой (Andersen et al., 2002).

Восемь лет назад Симмонс (Simmons, 1996) описал *A. cetera* E. G. Simmons на листьях *Elymus scabrus* var. *plurinervis* и *Triticum* sp. из Австралии. Вид, являясь мелкоспоровым, достаточно ясно отличается от других формой конидий и габитусом споруляции.

К числу устоявшихся относятся *A. triticina* Prasada et Prabhu и *A. triticicola* V. G. Rao, описанные на *Triticum aestivum*. Недавно было дано новое более подробное описание типовых образцов этих видов, подтверждающее их легитимность (Simmons, 1994).

Вид *A. triticina* обнаруживали чаще других как специализированный патоген пшеницы в Индии на листьях и зерне *Triticum aestivum* (Ram, Joshi, 1979). Существуют единичные свидетельства выявления этого вида в Европе на листьях *T. durum* (Frisullo, 1982), на зерне пшеницы, ячменя, ржи и овса (Logrieco, 1990) в Мексике, Северной Африке (Rotem, 1994). Из-за неравномерного обнаружения патогена, связанного с очень широко возделываемой культурой, есть предположение, что он нередко ошибочно принимается за какой-либо другой мелкоспоровый вид или наоборот (Rotem, 1994).

В России *A. triticina* был выделен из листьев и зерна пшеницы в Краснодарском крае (Зазимко и др., 2003). По мнению этих авторов, именно этот вид в последние годы доминировал среди возбудителей некрозов листьев озимой пшеницы. Однако приведенные описания и рисунки обнаруженного гриба не вполне соответствуют описанию типового образца, сделанного Симмонсом (Simmons, 1994).

Вид *A. triticicola* ранее отмечали редко и только в Индии на пшенице (Noble, Richardson, 1968), однако недавно он был обнаружен в Норвегии на семенах овса (Kwa-sna, Kosiak, 2002).

В нашей стране при идентификации видов рода *Alternaria* на зерновых культурах и других хозяевах многочисленные публикации Симмонса не учитывались. При обнаружении *Alternaria* на злаках традиционно указывается вид *A. alternata* sensu lato (= *A. tenuis*) (например, Пересыпкин, 1979; Назарова, Соколова, 2002) или названия видов не приводятся со всем.

В отечественной литературе *A. infectoria* не упоминается, хотя существуют данные о широком распространении на сухих листьях и стеблях некоторых злаков его телеоморфы — *Pleospora infectoria* (= *Lewia infectoria*).

Детальное исследование мелкоспоровых представителей рода *Alternaria*, патогенов злаков, на основе современных представлений о таксономии рода проводилось только в

Таблица 1

Виды рода *Alternaria*, обнаруженные в надземных частях злаков из России и некоторых зарубежных стран

Регион	Количество изолятов			
	группы видов			<i>Alternaria</i> sp.
	<i>A. alternata</i>	<i>A. infectoria</i>	<i>A. tenuissima</i>	
Алтайский край	—	1	3	—
Белгородская обл.	—	3	14	—
Калужская обл.	1	2	12	—
Краснодарский край	—	6	7	4
Ленинградская обл.	9	109	280	10
Московская обл.	—	3	2	—
Омская обл.	1	2	19	2
Пензенская обл.	—	12	26	—
Приморский край	—	—	31	1
Ростовская обл.	—	1	21	2
Самарская обл.	—	3	1	—
Саратовская обл.	—	1	21	3
Северная Осетия	—	3	33	5
Ставропольский край	—	1	5	1
Татарстан	—	—	3	4
Тюменская обл.	—	—	10	1
Челябинская обл.	1	1	8	2
Белоруссия	3	2	4	2
Германия	—	3	2	—
Китай (Харбин)	—	—	2	3
Чехия	—	4	—	4

Дании (Andersen et al., 1996). Была изучена микобиота зерна ячменя. Чаще других встречались виды группы *A. infectoria*, реже – *A. tenuissima* и совсем редко – *A. alternata*. До этой работы для зерновых в Дании всегда отмечали исключительно *A. alternata* sensu lato.

В работе, посвященной таксономии мелкоспоровых видов *Alternaria* (Andersen et al., 2002), упоминаются штаммы из группы видов *A. arborescens* Simmons, выделенные из ячменя в Дании, и *A. infectoria*, полученные в Новой Зеландии из пшеницы, райграса, овса, ячменя и ржи.

Обычно виды рода *Alternaria* упоминаются в связи с черным зародышем, одним из наиболее распространенных заболеваний большинства зерновых культур во многих странах. Помимо других грибов среди возбудителей часто отмечают *A. alternata* (Пересыпкин, 1979), реже *A. triticina* (Ram, Joshi, 1979). М. В. Жукова указывает 4 вида рода *Alternaria* в зерне пшеницы: *A. alternata* (чаще всего), *A. tenuissima* и два неидентифицированных.

Таким образом, информация о видах рода *Alternaria*, патогенных для злаков, оставляет массу таксономических и микофлористических вопросов.

В задачу нашего исследования входило изучение видового состава грибов рода *Alternaria* на злаках России и некоторых зарубежных стран.

Анализировали наличие инфекции в образцах различных видов злаков. В первую очередь — зерно пшеницы, ржи, ячменя и овса урожая 1999—2003 гг. и в меньшей степени — другие надземные части растений, преимущественно культурных злаков, собранных автором и присланных коллегами в 2001—2003 гг. из 17 областей России, а также из Белоруссии, Китая, Германии и Чехии.

Изоляцию грибов в чистую культуру осуществляли кусочками пораженной ткани. Последние промывали в проточной воде в течение 1 ч. Затем их помещали в 0.1 %-й

Виды рода *Alternaria*, выделенные с культурных и диких злаков

Растение-хозяин	Пораженный орган	Количество изолятов			<i>Alternaria</i> sp.
		группы видов			
		<i>A. alternata</i>	<i>A. infectoria</i>	<i>A. tenuissima</i>	
<i>Agropyron pectinatum</i> (Bieb.) Beauv.	Колос	—	1	6	—
<i>Avena sativa</i> L.	Листья	—	—	3	—
	Зерно	1	10	63	4
	Чешуйки	—	12	50	1
<i>Bromopsis inermis</i> (Leyss.) Holub	Листья	—	—	2	—
	»	—	1	—	2
<i>Elytrigia repens</i> (L.) Nevski	Чешуйки	—	—	3	2
	»	—	—	1	—
<i>Hordeum distichon</i> L.	Листья	—	—	1	—
	Зерно	—	—	45	2
<i>Hordeum vulgare</i> L.	Листья	—	—	5	—
	Зерно	3	4	48	5
<i>Oryza sativa</i> L.	»	—	—	1	—
<i>Secale cereale</i> L.	Листья	—	3	8	—
	Зерно	8	28	57	2
	Чешуйки	—	5	17	—
<i>Triticale rimpaui</i> (Wittm.) Müntz.	Зерно	—	5	17	—
	Чешуйки	—	—	8	—
<i>Triticum aestivum</i> L.	Листья	—	28	43	13
	Зерно	3	50	103	15
	Чешуйки	—	9	11	—
<i>Triticum durum</i> Desf.	Зерно	—	1	13	2

водный раствор нитрата серебра на 30—40 (зерно на 60) с для стерилизации поверхности, после чего трижды ополаскивали стерильной водой и переносили в чашки Петри с картофельно-морковным агаром (КМА).

Изоляты анализировали, используя рекомендации Симмонса (Simmons, 1990, 1992): культивировали на КМА под люминесцентными лампами (10 ч света/14 ч темноты) при $25 \pm 3^\circ\text{C}$. На 5—10-е сут. колонии просматривали непосредственно в чашках Петри под бинокляром (при 50-кратном увеличении) и под микроскопом (увеличение 100).

Виды *рода Alternaria* были обнаружены в 64 образцах зерна, листьев и колосковых чешуек 11 видов растений. Всего было выделено и проанализировано более 700 изолятов этого рода. Большинство из них представляют три группы видов рода *Alternaria*.

Основную часть изолятов мы отнесли к группам *A. tenuissima* (504) и *A. infectoria* (157). Представители этих групп встречались во всех образцах, откуда удалось выделить большое количество изолятов: во всех регионах, на листьях, зерне и колосковых чешуйках всех исследованных видов растений (табл. 1 и 2). И лишь 15 изолятов отнесены нами к группе *A. alternata*.

Один штамм, выделенный из листьев *T. aestivum* из Краснодарского края, был идентифицирован как *A. triticina*. В семенах *Avena sativa* L. из Ленинградской обл. был обнаружен *A. trititicola*. Остальные 48 изолятов определить до вида (группы видов) пока не удалось.

A. infectoria. На КМА колонии обычно покрыты относительно развитым воздушным мицелием, бесцветные или при интенсивном спороношении бледно-серые, зональные. Спорношение обычно начинает появляться в центре колонии лишь на

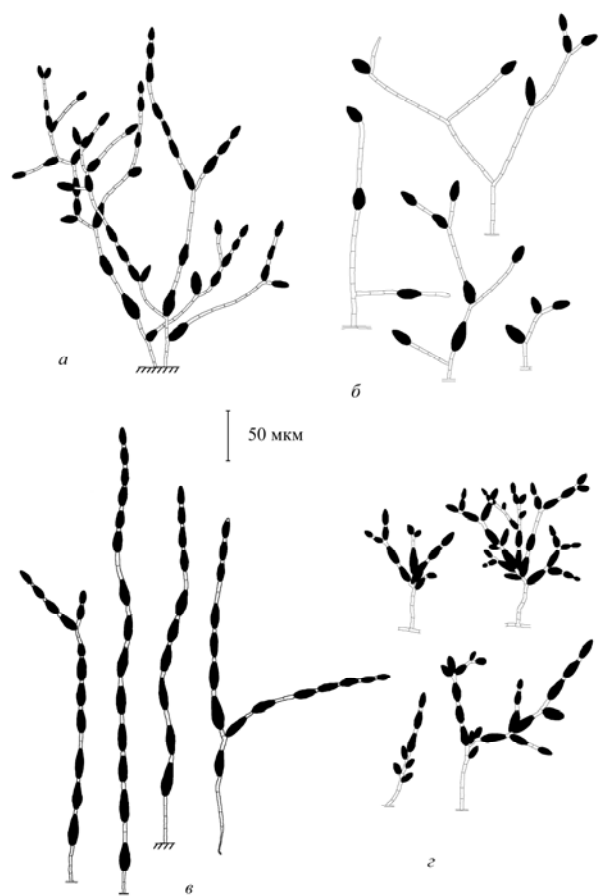


Рис. 1. Общий вид спороношения мелкоспоровых представителей рода *Alternaria* на картофельно-морковном агаре: *a, б* — группа видов *A. infectoria*, *в* — группа видов *A. tenuissima*, *г* — группа видов *A. alternata*.

5—10-е сут с образованием на воздушном мицелии отдельных цепочек конидий, часто имеющих длинные вторичные конидиеносцы. Цепочки могут представлять собой хорошо разветвленные густые «кустики», состоящие из многих десятков конидий (рис. 1, *a*) или содержать небольшое количество конидий (рис. 1, *б*).

A. tenuissima. На КМА изоляты этой группы формируют серые, темно-серые, реже светлые, иногда с оливковым оттенком зональные колонии, обычно со слабо- или сред-

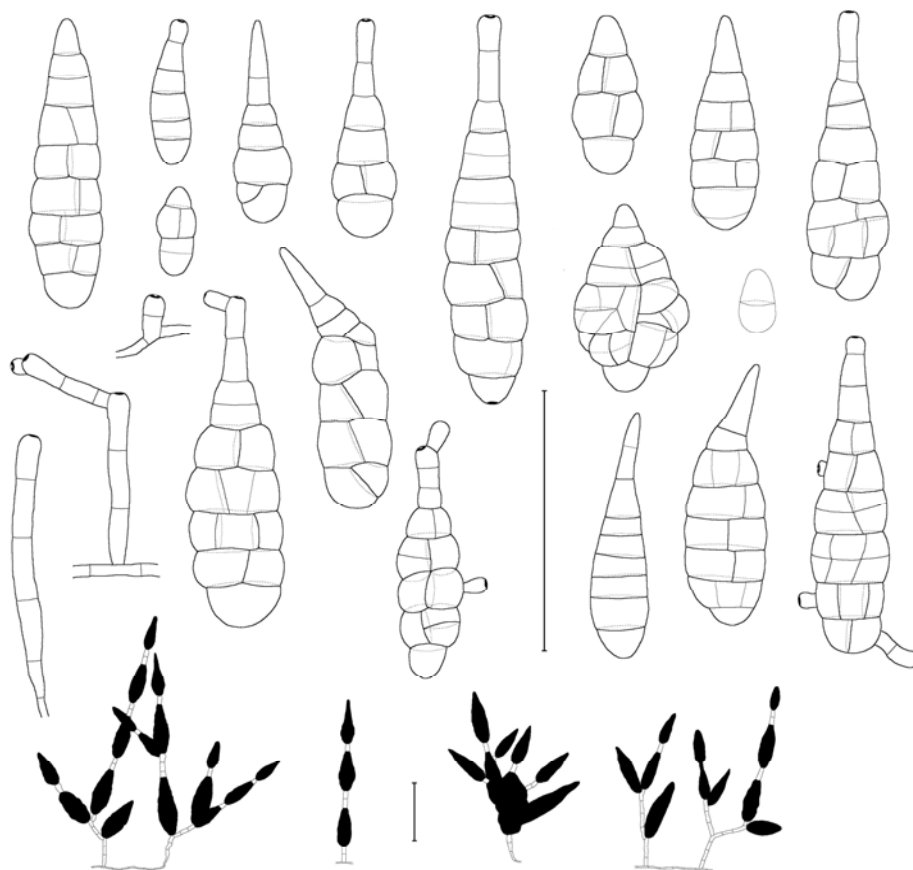


Рис. 2. Изолят *A. triticiola* из семян овса: общий вид спороношения на картофельно-морковном агаре (а) и конидии гриба (б).

неразвитым воздушным мицелием. На воздушном и субстратном мицелии наблюдается обильное спороношение. Цепочки, состоящие чаще всего из 5—10 (15) конидий, остаются неразветвленными по крайней мере в течение первых 3—5 сут своего развития, а затем обычно образуют одно или несколько ответвлений (рис. 1, в).

A. alternata. На КМА колонии зональные, серые или темно-серые со слабым воздушным мицелием. Конидиеносцы формируются на субстратном или воздушном мицелии и несут чаще всего несколько недлинных цепочек конидий, которые очень скоро начинают ветвиться и образуют «кустики», состоящие из 1—2 десятков конидий (рис. 1, г).

Размер и форма спор трех вышеуказанных групп видов сходна. Отличия заключаются в особенностях вторичных конидиеносцев: *A. tenuissima* имеет короткие (2—10(20) мкм) вторичные конидиеносцы с 1—2 конидиогенными локусами, *A. infectoria* — короткие или нередко длинные (до 100 мкм) с 1—3 локусами, а *A. alternata* — обычно короткие (2—20 мкм) с 1—3(5) локусами (рис. 1).

A. triticiola. На КМА колонии зональные, бледно-серые или бледно-оливково-серые, с негустым паутинистым воздушным мицелием, более развитым в центре колонии. Конидиеносцы оливковые 20—80 × 3—5 мкм с 1—3(4) конидиальными локусами, прямые или коленчатые, чаще всего одиночные, не ветвящиеся. Конидии оливковые, с широкоовальным до узкоэллиптическим корпусом, 20—60 × 10—18 мкм, часто заканчивающиеся вторичным конидиеносцем 4—120 × 3—5 мкм, имеющим 1—3 конидиогенных локуса. Поперечных перегородок 3—6, а также по 1 или несколько вторичных продольных или косых перегородок в одном или всех поперечных сегментах корпуса

конидии. Возле септ молодые споры слегка, а зрелые обычно сильно перетянуты. Габитус спороношения сходен с *A. infectoria* — ветвящиеся цепочки, состоящие чаще всего из 2—10 конидий, разделенных длинными вторичными конидиеносцами.

A. triticicola. На КМА колонии зональные от почти бесцветных до бледно-коричневых со слабым паутинистым воздушным мицелием. На поверхности колонии заметны отдельные мелкие сероватые пучки — компактные густые кустики спороношения, состоящие из цепочек длиной по 2—4 конидии (рис. 2, б). Конидиеносцы оливковые 10—60 × 2.5—5 мкм с 1—3 конидиогенными локусами, прямые или коленчатые, боковые или терминальные, обычно одиночные, неветвящиеся. Споры оливковые 30(60)75 × 8(12.5)20 мкм, с овальным до почти цилиндрического корпусом, заканчивающиеся на вершине конической клеткой либо вторичным конидиеносцем 8—30 × 3—5 мкм. Первичных поперечных перегородок 4—10, иногда несколько тонких вторичных и 1—3 поперечных перегородки в одном или нескольких сегментах споры. Возле перегородок обычно споры слегка перетянуты. Старые споры часто имеют 1—6 боковых вторичных конидиеносцев 2—20 мкм длиной (рис. 2, а).

Симмонс (Simmons, 1994) при ревизии *A. triticicola* привел описание спор и конидиеносцев только с гербарного образца. По его диагнозу, споры данного вида крупнее и имеют большее количество перегородок, чем в нашем описании. Однако на искусственных питательных средах виды рода *Alternaria* могут иметь более мелкие споры (Klimesova, Prasil, 1989). Принимая во внимание этот факт, мы идентифицировали описанный выше образец именно как *A. triticicola*. Справедливость нашего определения косвенно подтверждает обнаружение этого вида в Норвегии также в зерне овса (Kwasna, Kosiak, 2002).

Таким образом, результаты наших исследований подтверждают мнение, что *A. alternata* sensu Simmons (1990) отнюдь не самый часто встречающийся вид в сравнении с другими мелкоспоровыми представителями рода *Alternaria* (Simmons, 1993; Левкина, 2003), по крайней мере на злаках, а преобладающими являются *A. tenuissima* и *A. infectoria*. Впервые в России обнаружен вид *A. triticicola*. В дальнейшем мы планируем продолжить работу по таксономии видов рода *Alternaria* и исследованию их патогенности и токсигенности.

Помимо видов *Alternaria* нами на злаках были обнаружены грибы из близких к нему родов *Ulocladium* и *Embellisia*.

Embellisia chlamydospora (Hoes, Bruehl et Shaw) E. G. Simmons — корни *Triticum aestivum* L., Северный Кавказ, 2003.

Ulocladium botrytis Preuss — семена *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub., Омск, 1999 г.; листья *Triticum aestivum* L., Санкт-Петербург, 2003; семена *Hordeum distichon* L., Санкт-Петербург, 2002.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Горленко М. В. Болезни пшеницы. М.: Сельхозгиз, 1951. 254 с.
- Зазимко М. И., Монастырская Э. И., Горьковенко В. С. Патогенный комплекс на озимой пшенице // Защита и карантин растений. 2003. № 4. С. 18—20.
- Левкина Л. М. Род *Alternaria* Nees // Новое в систематике и номенклатуре грибов / Под ред. Ю. Т. Дьякова, Ю. В. Сергеева. М.: Национальная академия микологии; Микология для всех, 2003. С. 276—303.
- Мархасьева В. А. Чорний зародок пшениці та заходи боротьби з ним. Київ: Видавництво АН УРСР, 1957. 81 с.
- Методические указания по определению зараженности семян и проростков злаковых культур грибными болезнями / Под ред. М. К. Хохрякова, Н. Г. Хорошайлова. Л., 1976. 59с.
- Назарова Л. Н., Соколова Е. А. Прогрессирующие болезни зерновых культур // Агро XXI. 2002. № 4. С. 2—3.
- Немлиенко Ф. Е. Болезни кукурузы. М.: Сельхозгиз, 1957. 230 с.
- Пересыпкин В. Ф. Болезни зерновых культур. М.: Колос, 1979. 279 с.

- Рудаков О. Л., Шмелева Г. К. Токсигенная активность микромицетов филлопланы риса // Микол. и фитопатол. 1988. Т. 22, вып. 6. С. 570—573.
- Указатель возбудителей болезней сельскохозяйственных растений. Вып. 1 (по зерновым культурам) / Под ред. М. К. Хохлаева. Л., 1966. 63 с.
- Andersen B., Thrane U. Differentiation of *Alternaria infectoria* and *Alternaria alternata* based on morphology, metabolite profiles, and cultural characteristics // Can. J. Microbiol. 1996. N 42. P. 685—689.
- Andersen B., Thrane U., Svendsen A., Rasmussen I. A. Associated field mycobiota on malt barley // Can. J. Bot. 1996. Vol. 74, N 6. P. 854—858.
- Andersen B., Krøger E., Roberts R. G. Chemical and morphological segregation of *Alternaria arborescens*, *A. infectoria* and *A. tenuissima* species-group // Mycol. Res. 2002. Vol. 106, N 2. P. 170—182.
- Ellis M. B. Dematiaceous Hyphomycetes. Kew, Surrey: CAB Internat., Mycol., Inst., 1971. 608 p.
- Ellis M. B. More dematiaceous Hyphomycetes. Kew, Surrey: CAB Internat., Mycol., Inst., 1976. 507 p.
- Frisullo S. Parassiti fungini delle piante nell'Italia meridionale. 1. *Alternaria triticina* Pras. et Prab. su frumento duro // Phytopathologia mediterranea. 1982. N 21. P. 113—115.
- Joly P. Le genre *Alternaria*. Paris, 1964. 250 p.
- Klimesova M., Prasil K. Morphological Variability of the conidia of *Alternaria alternata* (Hyphomycetes) // Novit. Bot. Univ. Carol. 1989. Vol. 5. P. 7—27.
- Kusaba M., Tsuge T. Nuclear ribosomal DNA variation and pathogenic specialization in *Alternaria* fungi known to produce host-specific toxins // Appl. Environm. Microbiol. 1994. Vol. 60, N 9. P. 3055—3062.
- Kwasna H., Kosiak B. *Lewia* teleomorph of *Alternaria triticicola* from oat grain in Norway is now described // The 7th Int. Mycol. Congress. Book of abstracts. 2002. P. 215.
- Logrieco A., Bottalico A., Solfrizzo M., Mule G. Incidence of *Alternaria* species in grains from Mediterranean countries and their ability to produce mycotoxins // Mycologia. 1990. Vol. 82, N 4. P. 501—505.
- Neergaard P. Danish species of *Alternaria* and *Stemphylium*. Taxonomy, parasitism, economical significance. Copenhagen: Munksgaard, Oxford univ. press, 1945. 560 p.
- Nishimura S., Sugihara M., Kohmoto K., Otani H. Two different phases in pathogenicity of the *Alternaria* pathogen causing black spot disease of Japanese pear // J. Fac. Agric. Tottori Univ. 1978. N 13. P. 1—10.
- Noble M., Richardson M. J. An annotated list of seed-borne diseases. Kew: Surrey, 1968. 191 p.
- Pryor B. M., Gilbertson R. L. Molecular phylogenetic relationships amongst *Alternaria* species and related fungi based upon analysis of nuclear ITS and mt SSU rDNA sequences // Mycol. Res. 2000. Vol. 104, N 11. P. 1312—1321.
- Ram B., Joshi L. M. Effect of artificial inoculation of *Alternaria triticina* on yield components of wheat // Zeitschrift für PflKrankh. PflSchutz (Journ. Plant Dis. Protect.). 1979. Vol. 86, N 12. S. 741—744.
- Rotem J. The genus *Alternaria*. Biology, epidemiology and pathogenicity. St. Paul, Minnesota: ASP Press, 1994. 326 p.
- Simmons E. G. *Alternaria* themes and variations (22—26) // Mycotaxon. 1986. Vol. 30, N 1. P. 287—308.
- Simmons E. G. *Alternaria* themes and variations (27—53) // Mycotaxon. 1990. Vol. 37. P. 79—119.
- Simmons E. G. *Alternaria* taxonomy: current status, viewpoint, challenge // *Alternaria*. Biology, Plant Diseases and Metabolites / Ed. J. Chelkowski, A. Visconti. Amsterdam: Elsevier, 1992. P. 1—36.
- Simmons E. G. *Alternaria* themes and variations (63—72) // Mycotaxon. 1993. Vol. 48. P. 91—107.
- Simmons E. G. *Alternaria* themes and variations (106—111) // Mycotaxon. 1994. Vol. 50. p. 409—427.

Simmons E. G. *Alternaria* chronology and catalogue raisonne. Pt 1. 1796—1871 // *Mycotaxon*. 1995. Vol. 55. P. 1—53.

Simmons E. G. *Alternaria* themes and variations (145—149) // *Mycotaxon*. 1996. Vol. 57. P. 391--409.

Simmons E. G., Roberts R. G. *Alternaria* themes and variations (73) // *Mycotaxon*. 1993. Vol. 58. P. 109—140.

Yung-nien Y. A preliminary study of seed-inhabiting fungi of rice // *Acta agr. Sin.* 1953. Vol. 4, N 2. P. 139—153.

Всероссийский институт защиты растений
Санкт-Петербург

Поступила 11 XI 2003

SUMMARY

About 30 species of *Alternaria* were published for hosts from Poaceae. Only 10 species have defined status at this time. Five *Alternaria* species were found by author on grasses in Russia. Three of them (*A. tenuissima*, *A. infectoria*, *A. alternata* [sensu Simmons]) are small-spored and usually are identified as *A. alternata*. One species (*A. triticicola*) is the first record for Russia.

Рецензент — В. А. Мельник