

Ганнибал Ф.Б. Токсигенность и патогенность грибов рода *Alternaria* для злаков // Лаборатория микологии и фитопатологии им. А.А.Ячевского ВИЗР. История и современность. Под ред. А.П.Дмитриева. СПб. 2007. С. 82-93.

Данная pdf-версия статьи сконструирована автором и по форма не идентична печатному варианту.

УДК 632.4.01

ТОКСИГЕННОСТЬ И ПАТОГЕННОСТЬ ГРИБОВ РОДА *ALTERNARIA* ДЛЯ ЗЛАКОВ

Ф.Б. Ганнибал

Всероссийский НИИ защиты растений, Санкт-Петербург

Виды рода *Alternaria* встречаются на листьях и в семенах зерновых культур очень часто. Однако в связи со сложностью таксономии этой группы грибов отсутствует достоверная информация об экологии, биохимии, физиологии и хозяйственном значении конкретных видов. Нами установлено, что в условиях чистой культуры фитотоксичные метаболиты выделяют штаммы всех испытанных видов: *A. tenuissima*, *A. alternata*, *Alternaria sp.* (телеоморфа – *Lewia avenicola*) и виды комплекса '*A. infectoria*'. Значительно более токсигенными являются первые два вида. Ни один из 68 протестированных изолятов не вызывал в лабораторных условиях заражения молодых листьев разных сортов пшеницы и ячменя, несмотря на относительно высокую споровую нагрузку.

Среди болезней зерновых культур заметное место занимают альтернариозы – заболевания, вызываемые несовершенными грибами рода *Alternaria* Nees. Эти грибы способны поражать все органы растения, но чаще всего атаке подвергаются семена и листья. Вредоносность патогенов, поражающих семена зерновых культур, потенциально может заключаться в уменьшении массы урожая, в снижении потребительских и посевных качеств зерна. Виды *Alternaria*, заражая зерно, не влияют на его массу. Инфицированные семена обычно крупные и хорошо выполненные, имеют нормальную всхожесть и прорастают без видимых аномалий (Городилова, 1972; Семенов и др., 1988).

Информация о влиянии *Alternaria* spp. на пищевые качества зерна противоречива. Некоторыми исследователями отмечено снижение выпечных качеств муки, благодаря амилазной и протеолитической активности патогена (Logenz, 1986). По мнению же других авторов, связь между зараженностью пшеницы видами *Alternaria*, и биохимическими показателями зерна и муки (в т.ч. содержанием белков) отсутствует (Городилова, Шумилова, 1969; Conner, 1987).

Основная опасность, которую таит в себе присутствие видов *Alternaria* в зерне, – "загрязнение" сельскохозяйственной продукции вторичными метаболитами гриба, токсичными для растений, животных и человека. Токсины *Alternaria* spp. могут быть тератогенны, токсичны для эмбрионов или вызывать гематологические заболевания, а их концентрация в продукции растениеводства порой достигает существенных величин (Rotem, 1994). Неоднократно специальные исследования семян злаков приводили к обнаружению там токсинов *Alternaria* spp. В первую очередь такие метаболиты, как альтернариол, монометилловый эфир альтернариола и теназуоновая кислота, были выявлены в зерне пшеницы в Европе (Logrieco et al., 1990), Северной Америке (Webley, Jackson, 1998), Китае (Li, Yoshizawa, 2000) и Австралии (Webley et al., 1997).

Альтернариозная пятнистость листьев также может быть серьезным заболеванием пшеницы. Известно, что на юго-западе Индии распространение пятнистости, вызываемой *A. triticina* порой достигает до 85% (Karwasra et al., 1998). При поражении верхних листьев альтернариоз может приводить к существенным потерям урожая, особенно при совместном заражении с *Puccinia recondita* или *Cochliobolus sativus*, когда наблюдается синергетический эффект (Sokhi, Joshi, 1974). Другие виды *Alternaria* также могут встречаться на листьях зерновых культур, однако, их патогенность и вредоносность остаются до конца не изученными.

На злаках чаще всего встречаются так называемые мелкоспоровые виды *Alternaria*. Многие исследователи, сталкиваясь с этими видами, обычно обозначают их как *A. alternata*, что не всегда верно. Этот вид в прежнем широком его понимании является сборным. Мелкоспоровые и некоторые другие виды рода в последние два десятилетия активно изучались систематиками, в результате чего они были более четко отграничены друг от друга, также был описан ряд новых видов. С учетом современных таксономических данных можно утверждать, что на злаках обнаружено не менее 14 видов *Alternaria* (Ганнибал, 2004). Однако частые ошибки идентификации привели к тому, что отсутствует однозначное мнение о распространении, экологии и хозяйственном значении этих видов.

Целью настоящей работы являлась оценка токсигенности и патогенности для злаков разных видов и

популяций *Alternaria*. Кроме того, мы попытались найти морфологические признаки, которые могли бы служить маркерами высокой токсигенности и агрессивности. Объектами нашего исследования стали представители рода *Alternaria*, встречающиеся в России на зерновых культурах и других злаках: вид *A. tenuissima*, *A. alternata*, *Alternaria sp.* (несовершенная стадия сумчатого гриба *Lewia avenicola*) и виды комплекса '*A. infectoria*', а также представители близких родов – *Embellisia*, *Stemphylium* и *Ulocladium*.

Материалы и методы

Для изоляции грибов в чистую культуру семена или отрезки листьев промывали в проточной воде в течение одного часа. Затем их помещали в 0.1% водный раствор нитрата серебра на 30–40 с (семена на 60 с) для стерилизации поверхности. После чего трижды ополаскивали стерильной водой и переносили в чашки Петри с картофельно-морковным агаром (КМА: отвар 20 г картофеля и 20 г моркови, 20 г агара, вода до 1 л), рекомендованным для изоляции и идентификации видов *Alternaria* (Simmons, 1992).

Для проведения экспериментов было выделено 184 моноконидиальных изолята (табл. 1). Помимо наших изолятов в работу было включено 12 репрезентативных штаммов *Alternaria* из коллекции Э.Симмонса (E.G.Simmons), 3 штамма из коллекции ВНИИ сельскохозяйственной микробиологии (ВНИИСХМ) и один штамм из коллекции CAB International.

Токсигенность. При исследовании фитотоксических свойств изолятов были использованы общие рекомендации О.А.Берестецкого (1982). Фитотоксичность культуральной жидкости (КЖ) грибов тестировали на семенах пшеницы. Таким образом было исследовано 154 изолята. В качестве положительного контроля использовалась КЖ изолятов *Cochliobolus sativus* и *Curvularia inaequalis*, продемонстрировавших в предварительных опытах высокую токсичность. Каждый вариант был представлен 5 повторностями.

Изоляты выращивали в стационарных условиях в пробирках объемом 12 мл на поверхности 5 мл жидкой глюкозо-аспарагиновой среды (ГА; 20 г D-глюкозы, 2 г L-аспарагина и 20 г агара на 1 л воды) при 24–26°C без освещения в течение 7 суток. После чего 1.5 мл КЖ переносили в 1.5 мл микропробирку и центрифугировали 3 минуты при 14000 об/мин для осаждения спор и фрагментов мицелия.

Зерно пшеницы сорта Ленинградка стерилизовали как было описано выше, раскладывали в кассеты с ячейками 25×25 мм по 10–12 штук, замачивали в 0.8 мл центрифугированной КЖ и прорастивали при 100% влажности.

Таблица 1. Видовая принадлежность и количество штаммов, использованных в исследованиях

Виды	Растение-хозяин	Происхождение	К-во штаммов	
			Всего/Репрезентативных	
<i>Alternaria alternata</i> (Fr.) Keissl.	Arachis hypogaea, Avena sativa, Ficus carica, Hordeum distichon, Secale cereale, Triticum aestivum		13	1
<i>A. arborescens</i> E.G.Simmons	Lycopersicon esculentum	США, Калифорния	1	1
<i>A. tenuissima</i> (Kunze ex Nees et T.Nees: Fries) Wiltshire	Triticum aestivum	Ленинградская обл.	19	
		Краснодарский край	26	
		Приморский край	32	
	Hordeum vulgare	Ленинградская обл.	12	
	Cirsium arvense, Helianthus annuus, Dianthus sp., Phoenix canariensis, Quercus incana, Triticum aestivum	Европейская часть, Сибирь, Дальний Восток России	8	1
<i>Alternaria sp.</i> (<i>Lewia avenicola</i> Kosiak et Kwaśna)	Avena sativa	Ленинградская обл., Норвегия	2	1
Виды комплекса '<i>A. infectoria</i>'				
<i>A. arbusti</i> E.G.Simmons	Pyrus pyrifolia	США, Калифорния	1	1
<i>A. infectoria</i> E.G.Simmons	Triticum sp.	Великобритания	1	1
<i>A. metachromatica</i> E.G.Simmons	Triticum aestivum	Австралия	1	1
<i>A. novae-zelandiae</i> E.G.Simmons	Daucus carota	Новая Зеландия	1	1
<i>A. oregonensis</i> E.G.Simmons	Triticum sp.	США, Орегон	1	1
<i>A. triticimaculans</i> E.G.Simmons et Perelló	Triticum sp.	Аргентина	1	1

<i>A. triticina</i> Prasada et Prabhu	Triticum aestivum	Индия	1	1
<i>A. viburni</i> E.G.Simmons	Viburnum sp.	Нидерланды	1	1
?	Agropyron pectinatum, Allium fistulosum, Alopecurus arundinaceus, Avena sativa, Cirsium arvense, Eleutherococcus sp., Elytrigia repens, Hordeum distichon, H. vulgare, Leymus arenarius, Malus domestica, Secale cereale, Solanum tuberosum, Triticale rimpai, Triticum durum, T. aestivum	Европейская часть России, Западная Сибирь	51	
<u>Прочие феодиктиспоровые гифомицеты</u>				
<i>Embellisia chlamydospora</i> (Hoes, Bruehl et Shaw) E.G.Simmons	Triticum aestivum	Краснодарский край	1	
<i>Stemphylium</i> spp.	Avena sativa, Leymus arenarius, Triticum aestivum	Европейская часть России	4	
<i>Ulocladium</i> spp.	Bromopsis inermis, Hordeum distichon, Triticum aestivum, Zea mays	Европейская часть России, Западная Сибирь, Украина	5	
<u>Прочие виды</u>				
<i>Curvularia inaequalis</i> (Shear) Boedijn	Secale cereale	Белгородская обл.	1	
<i>Cochliobolus sativus</i> (S.Ito et Kurib.) Drechsler ex Dastur	Triticum aestivum	Приморский край	1	

Через 7 суток подсчитывали три показателя: всхожесть семян, длину самого длинного корешка и колеоптиля (у более развитых проростков – длину колеоптиля вместе с первым листом). На основании влияния КЖ на рост корешков все изоляты условно отнесли к следующим категориям: 1) не токсигенные штаммы – длина корешков 60–100% по сравнению с контролем; 2) умеренно токсигенные – 30–60%; 3) высоко токсигенные – менее 30%.

Патогенность. Для получения инокулюма изоляты выращивали в стеклянных чашках Петри на среде V-4 - 150 мл соковой смеси, включающей соки свеклы, сельдерея, моркови и томата в соотношении 4:3:2:1, 850 мл воды и 20 г агара (Михайлова и др., 2002) под эритемными лампами (две лампы ЛЭ-30 на расстоянии 30 см от чашек, длина волны 310–320 нм). Всхожесть спор в капле воды при комнатной температуре в темноте через 6–8 часов составляла 95–100%.

Для заражения растений пшеницы и ячменя применили лабораторную методику (Михайлова, Квитко, 1970). Использовали листья 10-суточных растений пшеницы, выращенные в кювете на смоченной водой фильтровальной бумаге. В первом эксперименте заражали листья пшеницы сортов Саратовская 29, Ленинградка, Олимпия 2, Бореал и ячменя сорта Турингия. Во втором эксперименте использовали листья пшеницы (Саратовская 29 и Ленинградка) и ячменя (Турингия), на каждом из которых перед обработкой суспензией спор делали иглой по три прокола.

В каждом варианте опыта каждый образец пшеницы и ячменя был представлен семью отрезками листьев, длиной по 2–3 см, которые раскладывали бок о бок в линию на фильтровальную бумагу, смоченную раствором бензимидазола (0.004%). Концы отрезков листьев прикрывали ватными валиками, смоченными тем же раствором. Каждый набор образцов инокулировали суспензией спор гриба при помощи пульверизатора, расходуя приблизительно 1 мл суспензии каждого штамма. Концентрация суспензии для заражения неповрежденных листьев составляла 1×10^6 конидий/мл, для листьев с проколом – 1×10^5 конидий/мл. В течение суток после обработки кюветы с листьями выдерживали в темноте, после чего помещали на полки, освещаемые люминесцентными лампами.

Заражение неповрежденных отрезков листьев проводили изолятами *A. tenuissima* и '*A. infectoria*' (25 изолятов, выделенных из пшеницы и ячменя). Листья с поранениями обрабатывали суспензией 68 изолятов, представляющих разные виды и популяции *A. tenuissima*, *A. alternata*, *Embellisia chlamydospora*, *Stemphylium* spp., *Ulocladium* spp. и комплекс видов '*A. infectoria*'.

Культуральные свойства. Полиморфизм изолятов по культуральным свойствам изучали на среде YES (20 г дрожжевого экстракта, 150 г сахарозы, 0.5 г сульфата магния, 20 г агара, 0.9 л воды, pH 5–6; Samson et al., 2000), культивируя изоляты в темноте при температуре 20–22°C.

Статистический анализ. Для проведения дисперсионного анализ и подсчета коэффициента корреляции (*r*) и наименьшей существенной разницы (НСР) между средними была использована компьютерная программа Statistica 6.1 (StatSoft Inc., 2004).

Результаты

Токсигенность. Исследование воздействия культуральной жидкости, на прорастание семян пшеницы показало сильные различия между штаммами по признаку токсигенности. Ни один из изолятов *Alternaria* полностью не подавлял прорастание зерновок. Общим для всех изолятов было то, что их культуральные жидкости сильнее подавляли рост корней, чем проростков.

Усредненные показатели фитоксичности приведены в таблице 2, из которой видно, что наиболее токсигенными видами оказались *A. tenuissima* и *A. alternata*. Среди 11 изолятов *A. alternata*, 10 были высоко токсигенными. Протестированный набор изолятов *A. tenuissima* наполовину состоял из высокотоксигенных образцов.

Представители комплекса '*A. infectoria*' в среднем показали меньшую токсигенность. Культуральная жидкость лишь половины изолятов обладала токсичностью, причем среди них было обнаружено всего два высокотоксигенных изолята.

Разница между воздействием КЖ на длину корешков, подсчитанная по методу НСР, оказалась существенной в парах "комплекс '*A. infectoria*' – *A. tenuissima*" и "комплекс '*A. infectoria*' – *A. alternata*" при $p < 0.001$, а в паре "*A. alternata* – *A. tenuissima*" лишь при $p < 0.07$. Среди штаммов *A. tenuissima*, обладающих фитотоксичными для пшеницы метаболитами, оказались штаммы, выделенные как из различных зерновых культур, так и из хозяйев, не относящихся к злакам.

Штаммы, относящиеся к видам *L. avenicola* и *E. chlamydospora*, показали умеренную токсигенность или были не токсигенны совсем. Среди четырех изолятов *Stemphylium* два были не токсигенными, культуральная жидкость одного (543-010) была умеренно токсичной, а другого (*S. vesicarium*) – высоко токсичной. Культуральная жидкость всех изолятов *Ulocladium* показала фитотоксическую активность. Один из изолятов (*U. atrum*) оказался высоко токсигенным.

Фитотоксичность изолята *Curvularia inaequalis* (положительный контроль) оказалась наибольшей, подавляющей прорастание семян почти полностью. Ни один из исследованных изолятов *Alternaria* не выделял столь токсичные метаболиты.

Сравнение изолятов *A. tenuissima* разного происхождения показало, что все популяции гриба на 95–100% состояли из токсигенных изолятов, среди которых около 50% были высоко токсигенными (табл. 3). "Пшеничные" популяции из разных регионов были очень схожи между собой по всем показателям, характеризующим токсигенность. Только "ячменная" группа изолятов, согласно тесту НСР ($p < 0.05$), существенно отличалась от всех остальных популяций по влиянию КЖ на всхожесть семян и длину корешков. Однако такая разница могла быть вызвана малой выборкой изолятов, выделенных из ячменя. Через 10 суток после обработки суспензией на отдельных листьях в некоторых вариантах опыта появились слабозаметные хлорозы. Однако дальнейшее инкубирование таких листьев во влажной камере не привело к появлению на них спороношения тех видов грибов, которыми проводилось заражение. Таким образом, все протестированные изоляты видов *Alternaria*, *Embellisia*, *Stemphylium* и *Ulocladium* оказались неспособными заражать молодые листья разных сортов пшеницы и ячменя, несмотря на относительно высокую споровую нагрузку.

Таблица 2. Токсигенность изолятов различных видов *Alternaria* и других родов

Виды	Количество протестированных штаммов	Всхожесть, % к контролю	Длины частей проростка, % к контролю		Доля токсигенных штаммов, %	
			Корешок	Колееп тиль	Всего/Высоко токсигенных	
<i>Alternaria alternata</i>	11	55.2	19.3	42.5	100.0	90.9
<i>A. tenuissima</i>	97	63.2	29.7	48.0	96.9	50.0
Комплекс видов ' <i>A. infectoria</i> '	32	80.3	58.0	78.3	53.1	6.3
<i>Alternaria sp. (Lewia avenicola)</i>	2	84.4	67.5	78.2	50.0	0.0
<i>Embellisia chlamydospora</i>	1	66.1	37.2	42.1	(100.0)	(0.0)
<i>Stemphylium spp.</i>	4	79.7	51.7	58.1	50.0	25.0
<i>Ulocladium spp.</i>	5	57.0	38.4	50.6	100.0	20.0
<i>Cochliobolus sativus</i>	1	26.2	13.1	23.2	(100.0)	(100.0)
<i>Curvularia inaequalis</i>	1	1.7	1.0	0.7	(100.0)	(100.0)

Культуральные признаки. При росте изолятов разных видов *Alternaria* на среде YES наблюдались заметные различия в культуральных свойствах. Разнообразие габитусов колоний можно разделить на четыре базовых культурально-морфологических типа (КМТ), основываясь на степени развития воздушного мицелия и его цвете. Часть изолятов имели уникальные фенотипы. Изоляты *A. tenuissima* (тип I) образовывали колонии с хорошо развитым воздушным мицелием различных оттенков, но чаще серо-зеленые. Изоляты *A. tenuissima* второго (II) типа имели колонии с густым высоким воздушным мицелием, обычно в центре коричневые, по периферии – бесцветные, варьируя от полностью коричневых до целиком

бледно-серых. Для *A. alternata* и некоторых изолятов *A. tenuissima* (КМТ III) были характерны бархатистые колонии со слабо развитым воздушным мицелием. Цвет периферии колоний был темно-оливковым или темно-зеленым, иногда с рыжеватым оттенком, в центре – зеленым или коричневым. При проведении повторных экспериментов изоляты, относящиеся к типам I и II, иногда формировали колонии со слабо развитым воздушным мицелием, становясь похожими на КМТ III и наоборот.

Таблица 3. Токсичность культуральной жидкости изолятов *A. tenuissima* из разных популяций для проростков пшеницы

Популяции	Количество штаммов	Всхожесть, % к контролю	Длины частей проростка, % к контролю		Доля токсигенных штаммов, %	
			Корешок	Коллеоптиль	Всего/Высоко токсигенных	
Приморская	32	74.0	33.7	55.4	96.9	43.8
Краснодарская	19	65.9	31.9	43.7	94.7	47.4
Ленинградская	26	63.7	29.2	42.9	96.2	46.2
Ленинградская (ячменная)	12	35.7	20.8	49.5	100.0	66.7
Все изоляты <i>A. tenuissima</i>	96	63.2	29.7	48.0	96.9	50.0

Изоляты комплекса '*A. infectoria*' (тип IV) формировали колонии с обильным бесцветным или слабоокрашенным мицелием (розовый, желтый, серый или иных оттенков). Этот тип колоний мы разделили на три подтипа. Подтип 1: воздушный мицелий высокий густой пушистый бесцветный или бледно-розовый; цвет реверса от почти бесцветного до коричневого. Подтип 2: воздушный мицелий невысокий пушистый или плотный шерстистый; кольцо по краю колонии, либо вся колония желтоватая, иногда коричневатая или серовато-желтая; реверс от рыже-коричневого до темно-коричневого цвета. Подтип 3: колонии бесцветные до серых, воздушный мицелий пушистый, высокий; реверс коричневый или темно-бурый до черного с неровным краем; у некоторых изолятов по краю колонии заметно кольцо коричневого или бордового пигмента, выделяемого в среду; колонии в среднем растут медленнее, чем колонии других подтипов.

Разные популяции *A. tenuissima* отличались по распространению в них изолятов того или иного КМТ (табл. 4).

Таблица 4. Структура популяций *A. tenuissima* с пшеницы по морфолого-культуральным признакам

Популяции	Количество колоний разного типа, шт. (%)		
	I	II	III
Приморская	8 (25%)	11 (34%)	13 (41%)
Ленинградская	19 (73%)	0	7 (27%)
Краснодарская	17 (89%)	0	2 (11%)
Ленинградская (ячменная)	9 (75%)	0	3 (25%)

Во всех популяциях из Европейской части России преобладал тип I (в среднем 79% изолятов), меньшую долю имел КМТ III, а изоляты второго типа обнаружены не были. В дальневосточной популяции в значительном количестве были представлены все три типа. Вычисление коэффициентов сходства популяций (Животовский, 1982) показало, что ленинградские и краснодарские популяции не отличаются друг от друга, а дальневосточная достоверно отличается от них. Корреляции между культурально-морфологическими свойствами и токсигенностью обнаружить не удалось ($r=0.12$).

Обсуждение

Экспериментальные данные подтвердили вывод, сделанный по результатам анализа литературы, о том, что виды *A. alternata* и *A. tenuissima* намного более токсигенны для растений, чем представители комплекса '*A. infectoria*'. Такая же закономерность наблюдалась и при анализе микотоксинов (Andersen et al., 2002). Исследования содержания в зерне пшеницы метаболитов, опасных для теплокровных, показало, что концентрация токсинов зависит от преобладания того или иного вида *Alternaria*. Например, в тех районах, где пшеница поражается преимущественно *A. infectoria*, микотоксины в зерне были найдены лишь в очень малых концентрациях, а где доминирует *A. alternata sensu lato* – в больших (Webley, Jackson, 1998).

Из двух штаммов *L. avenicola* (*Alternaria* sp.) репрезентативная культура, прошедшая через множество пассажей не выделяла в среду никаких фитотоксичных веществ. Другой штамм этого вида, ранее ошибочно идентифицированный нами как *A. triticicola* V.G.Rao (Ганнибал, 2004), оказался умеренно токсигенным. Данный вид был описан совсем недавно (Kwaśna, Kosiak, 2003) и, вероятно, не является (не являлся) широко распространенным и часто встречающимся. В литературе нет никаких данных, касающихся его биохимии, физиологии и экологии. *L. avenicola* филогенетически отдален от других видов *Alternaria/Lewia* (Gannibal, Klemsdal, неопубликованные данные), поэтому можно ожидать, что он отличается от них и по своему хозяйственному значению. В связи с этим необходимо уделить внимание его изучению.

У штаммов *A. tenuissima* не было выявлено культурально-морфологических признаков, связанных со способностью синтезировать фитотоксичные вещества. Различия популяций по встречаемости разных КМТ

еще раз подтвердили разобщенность европейской и дальневосточной популяций этого вида (Gannibal et al., 2007).

Известно, что различным видам *Alternaria*, в том числе и распространенным на злаках, присуща разная степень патогенности. *A. tenuissima* нередко способен вызывать серьезные заболевания растений разных видов (Honda et al. 2001; Pryor, Michailides 2002; Serdani et al. 2002). Напротив, представители комплекса '*A. infectoria*' не зарегистрированы как возбудители опасных заболеваний и порой сравниваются с эндофитами (Serdani et al., 2002).

В наших экспериментах штаммы, относящиеся к этим и другим видам, не продемонстрировали способность в лабораторных условиях заражать листья пшеницы и ячменя. Для тестирования патогенности нами использовалась методика, успешно применяемая для изучения гемибиотрофных грибов *Cochliobolus sativus* (Михайлова и др., 2002) и *Pyrenophora tritici-repentis* (Михайлова и др., 2003), которые филогенетически и экологически близки видам *Alternaria*. Споровая нагрузка при заражении *C. sativus* и *P. tritici-repentis* была ниже, чем в наших экспериментах, а хорошо заметные симптомы развивались уже через 6 и 3 суток, соответственно.

Считается, что для заражения листьев пшеницы *A. triticina* необходимы влажные условия, продолжительностью минимум 12 часов, но только 48-часовые влажные условия приводят к серьезному поражению, развитию которого способствует оптимальная температура (25°C). Патоген также может вызывать заболевание после нескольких прерывистых благоприятных периодов: по 10 часов влажного периода четыре дня подряд (Rotem, 1994).

Отсутствие симптомов альтернариоза в условиях нашего эксперимента можно объяснить приуроченностью *Alternaria* spp. к старым тканям. Вероятно, в природе успешное заражение происходит в тех случаях, когда листья становятся физиологически старыми, при наличии повреждений насекомыми, при отмирании тканей из-за заражения какими-либо другими патогенами, или при стечении всех этих обстоятельств. Поэтому приходится констатировать, что условия, необходимые для развития альтернариоза листьев зерновых культур, требуют своего дальнейшего изучения.

Визуальные наблюдения, сделанные во время анализа микобиоты семян злаков, говорят о том, что семена, зараженные разными видами *Alternaria*, прорастают без внешних аномалий и симптомов заболеваний. А проростки зараженных семян обычно по размерам не отличаются от здоровых.

Таким образом, не было обнаружено фактов, говорящих о возможно серьезном хозяйственном значении изученных видов *Alternaria* как возбудителей болезней зерновых культур на территории России. Наибольшую опасность представляет широко распространенный в семенах злаков вид *A. tenuissima*, способный к синтезу метаболитов, токсичных для человека и теплокровных животных.

Литература

- Берестецкий О.А. Изучение фитотоксических свойств микроскопических грибов. /Методы экспериментальной микологии. Киев, Наукова думка, 1982, с.321-333.
- Ганнибал Ф.Б. Мелкоспоровые виды рода *Alternaria* на злаках. /Микол. и фитопатол., 38, 3, 2004, с.19-28.
- Городилова Л.М. Изменение окраски зерна пшеницы под влиянием гриба рода Альтернария на Севере Казахстана. /Влияние микроорганизмов и протравителей на семена, М., Колос, 1972, с.41-43.
- Городилова Л.М., Шуმიлова Н.С. Почернение зародыша – заболевание зерна пшеницы на Севере Казахстана. /Материалы X научной конференции по вопросам с.-х. производства. Целиноград, 1, 1969, с.200-203.
- Животовский Л.А. Показатели популяционной изменчивости по полиморфным признакам. Фенетика популяций. 1982, М. с.38-47
- Михайлова Л.А., Квитко К.В. Лабораторные методы культивирования возбудителя ржавчины пшеницы *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* Rob. ex Desm. /Микол. и фитопатол., 4, 3, 1970, с.269-273.
- Михайлова Л.А., Гоголева С.Г., Гультияева Е.И. Взаимодействие штаммов *Bipolaris sorokiniana* и образцов пшеницы. /Микол. и фитопатол., 36, 2, 2002, с.63-66.
- Михайлова Л.А., Кокорина Н.М., Копаньке Д. Генетика устойчивости линий яровой пшеницы 181-56 Vicam "S" 70, 292 к возбудителю желтой пятнистости. /Доклады РАСХН, 1, 2003, с.20-22.
- Семенов А.Я., Мухина М.Ю., Горденко В.И. Видовой состав микроскопических грибов на семенах озимой ржи в Горьковской области. /Бюлл. ВИЗР, 70, 1988, с.84.
- Conner R.L., Influence of irrigation timing on black point incidence of soft white spring wheat. /Can. J. Plant Pathol., 9, 1987, p.301-306.
- Andersen B., Krøger E., Roberts R.G. Chemical and morphological segregation of *Alternaria arborescens*, *A. infectoria* and *A. tenuissima* species-group. /Mycol. Res., 106, 2, 2002, p.170-182.
- Gannibal Ph.B., Klemsdal S.S., Levitin M.M. AFLP analysis of Russian *Alternaria tenuissima* populations from wheat kernels and other hosts. /Europ. J. Plant Pathol., 119, 2, 2007, p.175-182.
- Honda Y., Rahman M.Z., Islam S.Z., Muroguchi N. Leaf spot disease of broad bean caused by *Alternaria tenuissima* in Japan. /Plant Disease, 85, 1, 2001, p.95.
- Karwasra S.S., Beniwal M.S., Singh R. Occurrence, cultivar reaction and yield losses due to leaf blight of wheat. /Indian Phytopathol., 51, 4, 1998, p.363-364.
- Kwaśna H., Kosiak B. *Lewia awenicola* sp. nov. and its *Alternaria* anamorph from oat grain, with key to the species of *Lewia*. /Mycol. Res., 107, 3, 2003, p.371-376.
- Li F., Yoshizawa T. *Alternaria* Mycotoxins in Weathered Wheat from China. /J. Agric. Food Chem., 48, 7, 2000, p.2920-2924.
- Logrieco A., Bottalico A., Solfrizzo M., Mule G. Incidence of *Alternaria* species in grains from Mediterranean countries and their ability to produce mycotoxins. /Mycologia, 82, 4, 1990, p.501-505.

- Lorenz K., Effects of blackpoint on grain composition and baking quality of New Zealand wheat. /New Zealand J. Agric. Res., 29, 1986, p.711-718.
- Pryor B.M., Michailides T.J. Morphological, pathogenic, and molecular characterization of *Alternaria* isolates associated with *Alternaria* late blight of pistachio. /Phytopathology, 92, 4, 2002, p.406-416.
- Rotem J. The genus *Alternaria*. Biology, epidemiology and pathogenicity. St. Paul, APS Press, 1994, 326 p.
- Samson R.A., Hoekstra E.S., Frisvad J.C., Filtenborg O. Introduction to food- and airborne fungi. 6 edition. Utrecht, CBS, 2000, 389 p.
- Serdani M., Kang J.-Ch., Andersen B., Crous P.W. Characterisation of *Alternaria* species-groups associated with core rot of apples in South Africa. /Mycol. Res., 106, 5, 2002, p.561-569.
- Simmons E.G. *Alternaria* taxonomy: current status, viewpoint, challenge. /*Alternaria*. Biology, plant diseases and metabolites. Eds. J. Chełkowski, A. Visconti. Amsterdam, Elsevier, 1992, p.1-36.
- Sokhi S.S., Joshi L.M. Estimation of losses in yield due to leaf blight disease of wheat caused by *Alternaria triticina*. /Indian J. Mycol. Plant Pathol., 4, 1, 1974, p.29-33.
- Webley D.J., Jackson K.L., Mullins J.D., Hocking A.D., Pitt J.I. *Alternaria* toxins in weather-damaged wheat and sorghum in the 1995–1996 Australian harvest. /Austral. J. Agric. Res., 48, 8, 1997, p.1249-1255.
- Webley D.J., Jackson K.L. Mycotoxins in cereals – a comparison between North America, Europe and Australia. /Austral. Postharvest Technical Conf., 1998, p.63-66.

Автор выражает благодарность д.б.н. Л.А.Михайловой за помощь, оказанную при проведении экспериментов.

TOXIGENICITY AND PATHOGENICITY OF *ALTERNARIA* FUNGI ASSOCIATED WITH CEREALS

Ph.B. Gannibal

The presence of *Alternaria* species and their toxins is very common in a number of plants including cereals. Due to taxonomical problems existent in this group of fungi, there is no reliable information concerning ecology, biochemistry, physiology and practical importance of certain species. We have found that some strains of all tested species, *A. tenuissima*, *A. alternata*, *Alternaria* sp. (teleomorph – *Lewia avenicola*) and members of the *A. infectoria* species-group, can produce phytotoxic metabolites under conditions of pure culture. The first two species are considerably more toxigenic than other taxa. In the laboratory assays none of 68 strains tested were able to induce symptoms on young leaves of different wheat and barley cultivars in spite of high inoculum concentration and artificial wounding of leaves. Species of allied genera (*Embellisia*, *Stemphylium* and *Ulocladium*) were also toxigenic but non-pathogenic.