

## НЕКОТОРЫЕ МЕТОДИЧЕСКИЕ ПОДХОДЫ К ВЫДЕЛЕНИЮ И ИЗУЧЕНИЮ ДЕЙСТВИЯ ТОКСИЧЕСКИХ ВЕЩЕСТВ ГРИБА *ALTERNARIA* НА ПРОРОСТКИ ТОМАТОВ

Светлана НИКОЛАЕВА, Аркадий НИКОЛАЕВ, Виктория ШУБИНА, Леонид ВОЛОЩУК

Институт защиты растений и экологического земледелия АН Молдовы

Obiectivele investigației: selectarea izolatelor locale din ciuperca *Alternaria* cu proprietăți toxice înalte; obținerea toxinelor solubile în apă; selectarea condițiilor de cultivare a agentului patogen, cele mai optime pentru producerea toxinelor solubile în apă; selectarea soiurilor de tomate cel mai sensibile la toxine; evaluarea proprietăților izolatelor de *Alternaria* la toxigenitate pentru răsaduri de roșii. Este stabilit că izolatele de *Alternaria* diferă în toxigenitate. Soiul sensibil la *Alternaria* este mai sensibil la toxine decât cel mai rezistent. La temperatura de 20°C toxicitatea se manifestă mai pronunțat decât la cea de 27°C. Toxicitatea tulpinilor de ciupercă depinde de compoziția mediului pe care ciuperca este crescută. Extractul apos de miceliu a fost mai puțin toxic decât lichidul cultural. Toxicitatea este determinată de particularitățile izolatelor de *Alternaria*, precum și de mediul nutritiv pe care izolatele au fost cultivate. Prezența conidiilor în extractul apos de miceliu stimulează dezvoltarea materialului săditor, fapt observat în toate tulpinile și în toate mediile nutritive.

The objectives of our research were to: - select of the local isolates of the fungus *Alternaria* with high toxigenic properties; - select of the most optimal cultivation conditions of the pathogen for the production of water-soluble toxins; - provide a water-soluble toxin; - select of the tomatoes varieties which are most sensitive to the alternaria toxins; - evaluate of toxigenic properties of *Alternaria* isolates on the seedlings of tomatoes. It was established that isolates of *Alternaria* differs in their toxigenicity. Cultivar of tomato more sensitive to alternarioses is more sensitive to the toxin than the more resistant. At 20°C toxicity is more pronounced than at 27°C. Toxicity of isolates of the fungus depends on the composition of the medium on which the fungus is grown. The aqueous extract of mycelium was less toxic than the culture medium. Toxigenicity of isolates depends of the peculiarities of *Alternaria* isolates, and the medium on which isolates were cultivated. The presence of conidia in the aqueous extract of mycelium led to the stimulation of seedlings development. This was noted for all isolates and in all nutrient media.

Грибы рода *Alternaria*, сапрофиты и факультативные паразиты, широко распространены в природе. Они входят в большую группу патогенов-некротрофов, убивают клетки растения-хозяина своими токсинами, а убитые клетки служат субстратом для развития патогена.

Токсины считаются специальным орудием патогенов растений, с помощью которых они внедряются в растения.

Токсины могут быть хозяево-неспецифическими, то есть обладать общими фитотоксическими свойствами и действовать на широкий круг растений, а могут быть и хозяево-специфическими и действовать только на определенные сорта или генотипы растений.

Генетические и биохимические исследования показали, что, по меньшей мере, в части взаимодействия патоген-растение токсины являются определителями специфичности. В этих случаях устойчивость или восприимчивость к грибам коррелирует с нечувствительностью или чувствительностью к токсинам. Фитотоксичность используется в качестве селективного агента для селекции *in vitro* с целью повышения устойчивости растений [1].

Концентрация грибных токсинов в растениях может достигать достаточно больших величин. Например, теназуоновая кислота обнаруживалась в плодах томатов в максимальной концентрации 13,9 мг/100 г, а альтернариол в яблоках – 5,8 мг/100 г. Токсины видов *Alternaria*, патогенных для ячменя, могут обнаруживаться в пиве. Многие из токсических метаболитов, продуцируемых грибами, ядовиты не только для растений, но также для человека и животных [2].

Чувствительность к токсину и восприимчивость к патогену не всегда коррелируют. Демидов Е. и др. [3] отмечают положительную корреляционную зависимость между агрессивностью изолятов и токсичностью фильтратов их культуральных жидкостей ( $r=0,77 \pm 0,14$ ). В то же время другие исследователи не отмечают такой корреляции [1,4]. Не отмечают ее Ганнибал Ф. и Берестецкий А. [5],

изучая патогенность и токсигенность изолятов *A. tenuissima* на бодяке полевом. В их исследованиях обработка растений томата конидиями *A. cirsinoxia* привела к появлению слабой листовой пятнистости, которая не прогрессировала и не давала спороношения. Вероятно, появление некрозов было вызвано действием фитотоксинов, выделяемых прорастающими конидиями, не способными заразить данное растение.

Известен факт, когда токсин из прорастающих спор *Pyricularia oryzae* способствовал успешному заражению риса непатогенным изолятом *Alternaria alternata* [6]. Это может иметь значение в случаях смешанных инфекций, когда в одной инфекционной капле могут присутствовать одновременно споры нескольких видов патогена. Этим, возможно, можно объяснить случаи заражения растений патогенами, считавшимися ранее непатогенными для некоторых растений.

Многие растения, поражаемые альтернариозом, имеют короткий период восприимчивости в стадии проростков и длинный период устойчивости молодых растений. И только в стадии созревания-плодоношения увеличивается восприимчивость растений [7]. Это обстоятельство необходимо учитывать, проводя опыты по искусственному заражению растений. Очевидно также, что все мероприятия, замедляющие старение растений, будут повышать их устойчивость к альтернариозу.

Альтернариоз томатов – широко распространенное заболевание в регионах с теплым и засушливым климатом. Кроме томатов альтернариозом поражаются картофель, баклажаны, перец, а также табак и другие представители семейства *Solanaceae*, то есть экономически значимые культуры. Болезнь широко распространена в Молдове, Украине, Румынии, Республике Беларусь, России и в других странах.

**Задачей наших исследований** являлось решение следующих вопросов:

- выделение местного изолята гриба *Alternaria* с высокими токсигенными свойствами;
- подбор условий культивирования патогена, наиболее оптимальных для продуцирования водорастворимых токсинов;
- получение водорастворимого токсина;
- подбор наиболее чувствительного к токсину сорта томатов;
- проверка возможности оценки изолятов альтернарии по токсигенным свойствам на проростках томатов.

### Материал и методы исследований

В наших опытах были использованы изоляты гриба *Alternaria*, предварительно не проверенные на вирулентность:

- М-59 - с листьев томата частного хозяйства, с. Бачой;
- ВИ-37 - с листьев томата, сорт Джина, экспериментальный участок Института защиты растений и экологического земледелия;
- Ранний 83-49 - с листьев томата сорта Ранний 83;
- ВИ -39 - с листьев томата сорта Джина (Эксперим. участок ИЗР и ЭЗ);
- КТ 68-1 - с листьев картофеля сорта Ирга (Эксперим. участок ИЗР и ЭЗ);
- 2/07 - с листьев томата, экспериментальный участок Института сельского хозяйства, г. Тирасполь;
- G 348-28 - с листьев томата сортоучастка Института генетики и физиологии растений АН Молдовы, г. Кишинев;
- А 9-1 - плод томата сорта Рио Гранде, относительно устойчивого к альтернариозу.
- ГЛТ-3, ГЛТ-7, ГЛТ-8 выделены с гербарных образцов листьев томатов с характерными признаками ранней сухой пятнистости, с различающимися своими культурально-морфологическими признаками.

Токсин гриба *Alternaria* получен по методике Анненкова Б.Г. [8].

Кроме картофельно-глюкозной среды, признанной самой оптимальной для выработки токсинов [9], использовали и другие питательные среды. Так, в одном из опытов брали среду Чапека как классическую для грибов, на которой хорошо рос патоген и отпрыски культур, поражаемых альтернарией.

Картофельно-морковная среда считается наиболее оптимальной для конидиеобразования патогена и определения его видовой принадлежности.

Патоген выращивали на жидких и агаризованных средах.

Токсическое действие проверяли на проростках томатов. В начале эксперимента использовали семена сортов с разной степенью устойчивости к альтернариозу, а в дальнейшем – только семена восприимчивого сорта Ранний 83.

Критерием оценки действия токсина в наших опытах служила реакция проростков томата (скорость развития, длина стебелька и корешка).

Повторность опыта 2-4-кратная, выборка – 40-60 семян.

Данные опытов обрабатывались статистически с использованием пакета программ Microsoft Exell 2007.

### Результаты исследований и их обсуждение

Из трех изолятов гриба альтернария (М-59, ВИ 37-1 и Ранний 83-49) в полном соответствии с методикой Анненкова Б.Г. был выделен и проверен на токсичность суммарный токсин гриба альтернария по отношению к проросткам трех сортов, отличающихся разной степенью устойчивости к альтернариозу.

На третьи сутки со времени замачивания семян в воде на сорте Ранний 83 (восприимчивый) наклюнулось 87% семян, а в варианте с токсином - 0%; на сорте Баллада (средневосприимчивый) – соответственно 84,3% и 48,2%. Таким образом, восприимчивый к альтернариозу сорт сильнее реагировал на токсин гриба, чем более устойчивый.

В таблице 1 представлены данные по состоянию проростков трех сортов томатов с разной степенью устойчивости к альтернариозу, семена которых замачивались в воде или растворе токсина (7-е сутки проращивания). Из таблицы видно, что токсин практически не влиял на процент прорастания семян. В то же время четко проявилось угнетающее действие токсина на развитие проростков. При этом сильнее угнетение проявилось на восприимчивом сорте Ранний 83. Данные таблицы свидетельствуют, что при низкой температуре действие токсина было выражено отчетливой. Это видно на примере сорта Ранний 83, который изучался и при 20 и 27°C. При более высокой температуре рост проростков был лучше.

Таблица 1

**Влияние токсина гриба *Alternaria* на прорастание семян и состояние проростков томата, отличающихся по восприимчивости к альтернариозу, при разных температурах проращивания**

Сорт томата	Вариант	% проросших семян	Состояние проростков		
			наличие семядольных листочков (%)	длина (мм)	
				стебелек	корешок
<i>Температура 27°C</i>					
Ранний 83 (восприимчив к альтернариозу)	Вода	100	11,4	12,0±0,5	27,7±0,8
	Токсин	90,5	0	3,3±0,3	8,6±0,4
Баллада (средневосприимчив к альтернариозу)	Вода	94,1	19,6	18,0±0,8	53,1±3,1
	Токсин	93,9	1,8	13,3±0,7	15,5±0,7
<i>Температура 20°C</i>					
Ранний 83 (восприимчив к альтернариозу)	Вода	98,1	0	4,0±0,5	16,4±1,6
	Токсин	72,7	0	0,6±0,2	4,5±0,6
Дар (относительно устойчив к альтернариозу).	Вода	100	51,8	8,8±0,4	31,3±1,5
	Токсин	98,2	3,5	3,7±0,3	12,9±0,7

В следующей серии опытов изоляты альтернарии выращивались при температуре 28°C на двух жидких питательных средах – картофельно-глюкозной и картофельно-морковной, в течение 20 дней. По истечении указанного срока культуральные жидкости фильтровали, замачивали в фильтрате на 1 сутки семена сортов Ранний 83 и Дар и выкладывали во влажные камеры на фильтровальную бумагу. В таблице 2 представлены данные по состоянию проростков на 7-е сутки.

Из таблицы 2 видно, что все изоляты альтернарии проявили большую фитотоксичность по отношению к обоим сортам на картофельно-глюкозной среде. При этом более восприимчивый сорт Ранний 83 был более чувствителен к токсину, чем более устойчивый сорт Дар. Наибольшую фитотоксичность по отношению к сорту Ранний 83 на картофельно-глюкозной среде показал изолят G 348-28. На сорте Дар этот изолят также был высокотоксичен. Следует отметить также, что относительная активность разных изолятов не всегда коррелировала с составом среды и с сортом.

Таблица 2

**Токсическое действие разных изолятов альтернарии, выращивавшихся на разных средах, на сорта томатов, отличающиеся по восприимчивости к альтернариозу**

Вариант		Объем выборки	Длина стебелька		Длина корешка	
Изолят	Питательная среда и сорт		мм	% к контролю	мм	% к контролю
ВИ-39	КГ Сорт Ранний 83	54	12,6±0,7	74,1	21,9±1,0	66,6
КТ 68-1		56	9,3±0,4	54,7	17,3±0,6	52,6
2/07		56	13,6±0,7	80,0	26,6±1,2	80,9
G 348-28		53	4,0±0,4	23,5	12,8±0,9	38,9
ГЛТ-3		55	5,8±0,3	34,1	16,4±0,8	49,8
ГЛТ-7		55	4,7±0,5	27,6	13,2±1,0	40,1
ГЛТ-8		52	9,5±0,6	55,9	17,9±0,8	54,4
H <sub>2</sub> O		56	17,0±0,7	-	32,9±1,4	-
ВИ-39	КГ Сорт Дар	56	22,2±1,0	101,4	26,7±1,3	67,9
КТ 68-1		53	16,8±1,0	76,7	17,7±0,8	45,0
2/07		52	23,6±1,0	107,8	35,6±1,3	90,6
G 348-28		51	12,2±0,7	55,7	19,4±1,1	49,4
ГЛТ-3		53	12,0±0,4	54,8	21,0±1,2	53,4
ГЛТ-7		59	13,5±0,6	61,6	21,2±1,0	53,9
ГЛТ-8		58	18,3±0,9	83,6	18,8±0,7	47,8
H <sub>2</sub> O		57	21,9±0,8	-	39,3±1,6	-
ВИ-39	КМ Сорт Ранний 83	55	15,5±0,5	90,6	29,5±1,1	84,3
КТ 68-1		56	16,6±0,6	97,1	35,2±1,3	100,6
2/07		53	15,8±0,8	92,4	33,8±1,6	96,6
G 348-28		63	16,3±0,9	95,3	31,5±1,4	90,0
ГЛТ-3		57	17,3±0,8	101,2	30,6±1,0	87,4
ГЛТ-7		57	23,5±0,9	137,4	39,1±1,2	111,7
ГЛТ-8		57	15,7±0,9	91,8	28,8±1,4	82,3
H <sub>2</sub> O		52	17,1±0,7	-	35,0±1,6	-
ВИ-39	КМ Сорт Дар	52	13,9±0,8	86,9	29,1±1,7	79,7
КТ 68-1		54	13,5±0,9	84,4	31,4±1,9	86,0
2/07		54	13,4±0,8	83,8	32,7±1,9	89,6
G 348-28		51	16,1±0,9	100,6	34,7±2,1	95,1
ГЛТ-3		54	16,7±0,7	104,4	33,4±1,7	91,5
ГЛТ-7		60	19,2±1,1	120,0	36,6±1,8	100,3
ГЛТ-8		47	18,2±1,0	113,8	36,1±1,9	98,9
H <sub>2</sub> O		55	16,0±0,7	-	36,5±1,8	-

Картофельно-морковная среда не только не повышала фитотоксичность, но в ряде случаев даже стимулировала рост стебельков томата.

Во всех случаях на обеих средах и на обоих сортах рост корешков опережал рост стебельков. Об этом свидетельствует величина соотношения длины корешков к длине стебельков проростков.

Таким образом, картофельно-глюкозная среда не только способствовала в большей степени росту альтернэрии, но и благоприятствовала образованию токсина. В связи с этим нами была предпринята попытка выяснить, можно ли обнаружить водорастворимый фитотоксин в мицелии гриба. Опыт был поставлен на сорте Ранний 83 на картофельно-глюкозной среде.

Таблица 3

## Водный экстракт высушенного мицелия альтернэрии

Вариант	Объем выборки (к-во семян)	Длина стебелька		Длина корешка	
		мм	% к контролю	мм	% к контролю
ВИ-39	55	22,4±0,9	116,1	45,8±1,8	105,8
КТ 68-1	54	21,6±0,9	111,9	45,3±1,5	104,6
G 348-28	52	19,4±0,9	100,5	46,5±2,0	107,4
ГЛТ -7	53	18,6±0,8	96,4	44,6±1,4	103,0
Контроль (вода)	60	19,3±0,7	-	43,3±1,5	-

При проращивании семян томатов в водных экстрактах воздушно-сухого мицелия было установлено, что водный экстракт из мицелия практически не угнетал прорастание семян, а даже обнаружил некоторую тенденцию к стимуляции роста проростков томата (табл.3). Однако статистически разница в длине корешков и стебельков проростков не была строго достоверной при принятом в опытах уровне вероятности. Микроскопирование колоний альтернэрии, выросших на всех средах, показало, что образование конидий во всех вариантах сред происходило нормально.

Было изучено влияние некоторых сред на накопление биомассы мицелия при выращивании альтернэрии в жидких средах в стационарной культуре. После 20 суток роста мицелий отфильтровывали от культуральной жидкости, высушивали при комнатной температуре и определяли вес мицелия в расчете на 100 мл жидкой среды (табл. 4). На всех 7-и средах все три изолята альтернэрии показали одинаковые тенденции роста. Наиболее благоприятной для роста была картофельно-глюкозная среда и среда Чапека. Однако приоритетной, стимулирующей рост средой была картофельно-глюкозная.

Таблица 4

Воздушно-сухая биомасса гриба *Alternaria* на жидких средах (г/100 мл среды)  
(20-суточная культура)

Питательная среда	Изолят альтернэрии		
	G 348-28	ГЛТ -7	A 9-1
Картофельно-глюкозная	0,998	0,937	0,958
Чапека	0,837	0,725	0,838
Картофельно-морковная	0,041	0,045	0,048
Морковная	0,060	0,059	0,065
Капустная	0,066	0,063	0,070
Перечная	0,030	0,047	0,055
Томатная	0,009	0,011	0,012

Среды морковная, капустная, перечная и томатная были взяты из тех соображений, что в них были включены экстракты наиболее часто поражаемых растений-хозяев гриба альтернэрия. Картофельно-морковная среда использовалась потому, что она принята за стандартную для получения спороношения при идентификации видов альтернэрии.

Капустная, перечная и томатная среды менее богаты питанием, но они также способствуют хорошему спороношению гриба. Последнее обстоятельство было принято во внимание потому, что в литературе имеются указания, что токсин образуется в инфекционных каплях при прорастании конидий, где он играет важную роль в процессе заражения растений [10].

В следующем опыте (табл. 5) изучали действие культуральных жидкостей двух сред, обеспечивавших наилучший рост мицелия, – картофельно-глюкозной среды и среды Чапека. Установлено, что на обеих средах в культуральной жидкости трех изолятов альтернании образуется активный токсин. Наибольшей токсигенностью на обеих средах обладал изолят ГЛТ-7. У всех трех изолятов большую токсигенность обеспечивала картофельно-глюкозная среда. Таким образом, токсигенность обуславливается как особенностями изолятов альтернании, так и средой, на которой выращивается изолят. Этот опыт также показывает, что токсин выделяется в культуральную жидкость (табл.5) и практически воднорастворимого токсина в мицелии нет (табл.3), или он почему-то не выделяется из него, или его там очень мало и нам не удастся его обнаружить.

Таблица 5

**Сравнительная оценка токсигенного действия культуральных жидкостей изолятов альтернании, выращенных на картофельно-глюкозной среде и среде Чапека**

Вариант		Объем выборки (к-во семян)	Длина стебелька		Длина корешка	
Изолят	Питательная среда		мм	% к контролю	мм	% к контролю
G348-28	КГ	45	8,4±0,4	72,4	16,6±0,7	46,8
G348-28	Чапека	45	12,0±0,6	103,4	27,2±1,1	76,6
ГЛТ-7	КГ	45	4,6±0,4	39,7	12,0±0,5	33,8
ГЛТ-7	Чапека	40	6,7±0,4	57,8	13,2	37,2
А 9-1	КГ	47	6,6±0,5	56,9	10,7±0,6	30,1
А 9-1	Чапека	45	7,9±0,4	68,1	15,8±0,8	44,5
Контроль	(вода)	47	11,6±0,7	-	35,5±2,1	-

Следующий опыт преследовал цель проверить, повлияет ли на токсичность присутствие конидий в водном экстракте мицелия. С этой целью чашки Петри, в которых выращивался гриб, с воздушным мицелием и конидиями заливали небольшим количеством воды и с помощью стеклянного шпателя растирали воздушный мицелий и конидии на нем до получения конидиально-мицелиального гомогената. Гомогенат выливали на салфетку из фильтровальной бумаги, поверх которой раскладывали семена томата Ранний 83, давая им возможность прорасти на салфетке в присутствии мицелия и смывых конидий. В опыте использовано 4 изолята альтернании и три разных питательных среды (табл. 6).

Из таблицы 6 видно, что присутствие конидий в жидкости, в которой прорастали семена, не усилило токсичность. Более того, на всех изолятах и на всех питательных средах отмечено выраженное стимулирование скорости развития проростков.

Наиболее сильно стимуляция проявилась у всех изолятов на картофельно-глюкозном агаре. Особенно проявилась стимуляция в развитии стебельков проростков, что отразилось и на соотношении длины корешков к длине стебельков. В варианте с КГА это соотношение было более низким (особенно у изолятов ГЛТ-7, А 9-1 и КТ). К сожалению, мы не пронаблюдали, имело ли место прорастание конидий в жидкости, в которой прорастали семена.

Таблица 6

## Влияние конидиально-мицелиальной смеси на развитие проростков томатов сорта Ранний 83

Вариант		Объем выборки (к-во семян)	Длина стебелька		Длина корешка	
Изолят	Питательная среда		мм	% к контролю	мм	% к контролю
G	КГА	45	24,7±1,2	222,5	53,8±1,8	152,4
ГЛТ-7		46	28,7±1,4	258,6	45,9±1,3	130,0
А 9-1		47	28,1±1,5	253,2	44,2±1,4	125,2
КТ		45	29,3±0,8	264,0	50,0±1,5	141,6
G	КМА	46	16,9±0,7	152,2	42,8±1,6	121,2
ГЛТ-7		43	14,8±0,7	133,3	40,8±1,7	115,6
А 9-1		44	18,8±0,6	169,4	41,1±1,5	116,4
КТ		45	15,6±0,9	140,5	36,1±1,6	102,3
G	КАП. А	49	15,4±0,8	138,7	41,1±2,1	116,4
ГЛТ-7		44	20,2±1,0	182,0	43,5±1,6	123,2
А 9-1		46	16,7±0,7	150,4	43,7±1,5	123,8
КТ		46	14,1±0,7	127,0	36,1±1,5	102,3
H <sub>2</sub> O	Контроль	46	11,1±0,5	-	35,3±1,8	-

Анализируя полученные данные, можно предположить, что токсин выделяется в питательную среду в процессе роста гриба. Вероятно, водорастворимого токсина в мицелии и конидиях не было. Это не исключает, однако, возможности предположить, что его могло быть там мало. Многие авторы, работавшие с фитотоксинами альтернарии, проводили его концентрирование или упариванием без использования органических растворителей [8]), или экстрагированием токсинов органическими растворителями с последующим упариванием (как это имело место во всех работах, в которых проводились опыты с очисткой токсинов и установлением их химической структуры [11,12]).

Можно также предположить, что листья будут реагировать на токсин не так, как проростки семян. Возможно, аналогичные опыты следует провести не на проростках, а на растениях или изолированных листьях.

Таким образом, в результате исследований можно сделать следующие выводы:

1. Выделены местные изоляты гриба *Alternaria* с высокими токсигенными свойствами.
2. Подобраны условия культивирования патогена, наиболее оптимальные для продуцирования водорастворимых токсинов.
3. Подбран наиболее чувствительный к токсину сорт томатов.
4. Показана возможность оценки изолятов альтернарии по токсигенным свойствам на проростках томатов.

## Литература:

1. Slavov S. Phytotoxins and in vitro screening for improved disease resistant plants. // AgroBioInstitute, Sofia, Bulgaria Biotechnol&Biotechnol.Eq. 19/2005, 20th Anniversary AgroBioInstitute R&D Special Issue. - 2005, p.48-55.
2. Ганнибал Ф.Б. Токсигенность, аллергенность и таксономия грибов рода *Alternaria* // Успехи медицинской микологии, 2002, том 1, глава 5, с.189-190.
3. Демидов Е.С., Садыкина Е.И., Сайчук А.И. Методы селекции томата на устойчивость к альтернариозу. – Тирасполь, 2006. - 99 с.
4. Gilchrist D.G., Grogan R.G. Production and nature of a host-specific toxin from *Alternaria alternate* f.sp. *lycopersici* // Phytopathology, 1976, vol.66, p.165-171.
5. Ганнибал Ф.Б., Берестецкий А.О. Виды рода *Alternaria* в микобиоте бодяка полевого (*Cirsium arvense*), их токсигенность и патогенность // Микология и фитопатология, 2008, том 42, вып.2, с.110-118.
6. Sakae Arase et. al. Studies on Host-Selective Infection Mechanism of *Piricularia oryzae* Cavara. (2) Production of Susceptibility-Inducing factor(s) from germinating spores and their Phytotoxicity // Ann. Phytopathological Soc. Japan, 1990, vol.56, p.322-330.

7. Левитин М.М., Ганнибал Ф.Б., Гасич Е.Л., Баранова О.А., Орина А.С. Использование закономерностей иммуногенеза при разработке методов оценки устойчивости растений к альтернариозу // Культурные растения для устойчивого сельского хозяйства в XXI веке (иммунитет, селекция, интродукция), 2011, том.4, часть1, с.38-41.
8. Анненков Б.Г. Способ получения токсина микромицета *Alterhariasolani*. / Патент Российской Федерации *Номер 2066347, Классы патента* C12N1/14, A01N63/04, C12N1/14, C12R1:645, *Номер заявки: 5062634/13, Дата публикации 10.09.1996.*
9. Singh U.P., Singh S.K., Sarma B.K., Time-dependent sporulation. Conidial size and germ tube formation in *Alternaria tenuissima* (Kunze ex Pers.) Wiltshire on different media. // *J. Phytopathology*, 2000, vol.148, p.413-416.
10. Takashi Tsuge, Syoyo Nishimura, Satoshi Omura, Keisuke Kohmoto and Hiroshi Otani. Metabolic regulation of host-specific toxin production in *Alternaria alternata* pathogens (2). Suppression of toxin production from germinating spores by chemical treatments // *Ann. Phytopathol.Soc. Japan*, 1985, vol.51, p.277-284.
11. Chandrasekaran Uma Maheswari and Ambalavanan Sankaralingam. Role of toxin produced by *Alternaria alternata* in leaf blight of watermelon and its degradation by biocontrol agents // *Archives of Phytopathology and Plant Protection*, 2010, vol.43, no1, p.41-50.
12. Komoto K., Scheffer R.P. and Whitside J.O. Host-selective toxin from *Alternaria citri* // *Physiology and Biochemistry*, 1979, vol.69, no 6, p.667-671.

*Prezentat la 31.05.2012*