

Селекция штаммов *Phytophthora infestans* в бесполой генерации

О. И. Лаврова¹, С. Н. Еланский², Ю. Т. Дьяков¹

¹ — МГУ им. М.В. Ломоносова, Биологический ф-т., каф. микологии и альгологии, 119992, Ленинские горы, д.1

E-mail: diakov@herba.msu.ru ilinir@mail.ru

² — ВНИИ Фитопатологии РАСХН, 143050, Московская обл., п/о Б. Вяземы

E-mail: elansky@yahoo.com

Принято в редакцию 04.11.2003.

ABSTRACT

Selection of *Phytophthora infestans* Isolates in Asexual Generations. Lavrova, O. I., Elansky, S. N., Dyakov, Y. T.

Changes in aggressiveness of two *P. infestans* isolates collected from potato (tomato race T0) and tomato (race T1) were investigated at consecutive passages on leaves of potato and tomato. Aggressiveness of tested isolates increased during passages on leaves of both host-plants with the subsequent plateau effect.

Artificial selection on the decrease of aggressiveness (at every passaging the least aggressive isolates were selected), as soon as selection on its increasing (the most aggressive isolates were selected) indicates the growth of aggressiveness in both cases. At selection on downturn of aggressiveness the plateau effect observed some later. Aggressiveness grows faster on leaves of the congenial host-plant (isolate from potato on potato leaves, from tomato — on tomato leaves).

Comparison of initial and selected isolates on potato tuber tissue of three cultivars (Lina, Sante and Lugovskoi) also has shown increase in aggressiveness of isolates after passages. Zoosporengia stretched after passages. There was no changes in neutral markers (mating type, allozyme loci, haplotypes of mitochondrial DNA) and virulences to tomato resistance gene after passages that testifies the absence of reinoculation.

Key words: *Phytophthora infestans*, pathogenic fitness, resistance to late blight, asexual generations.

ВВЕДЕНИЕ

Паразитическая фаза жизненного цикла большинства фитопатогенных грибов протекает в бесполой генерации. При этом для многих видов установлено изменение паразитических свойств (агрессивности и вирулентности) в процессе роста численности при эпифитотиях (Рыбакова, Дьяков, 1990; Дьяков, 1998). Поскольку половая рекомбинация не принимает или почти не принимает участия в этих изменениях, они могут быть обусловлены отбором более агрессивных штаммов, находившихся в исходно гетерогенной популяции или возникших вследствие мутаций, парасексуальным процессом или канализованной изменчивостью, вызванной изменением локализации в геноме мобильных элементов.

У оомицета *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary продемонстрирована гетерогенность даже в монозооспоровом потомстве генетически однородных культур (Caten, Jinks, 1968; Caten, 1970). Анализируя природу варибельности авторы отдали предпочтение исходной цитоплазматической неоднородности природных штаммов. Однако трудно представить, что все изучавшиеся в работе многообразные признаки, та-

кие как скорость роста и текстура мицелия, интенсивность споруляции и агрессивность контролируются цитоплазмой.

Для многих фитопатогенных грибов — *Geumannomyces graminis* (Naiki, Cook, 1983), *Monilia fructicola* (Phillips et al., 1989), *Phytophthora parasitica* (Sehgal, Prasad, 1971), *P. megasperma* f. sp. *glycinea* (Rutherford et al., 1985), *P. infestans* (Jinks, Grindle, 1963; Головкин и др., 1989) показано, что пассажи на искусственных средах приводят к снижению агрессивности, которая может частично или полностью восстанавливаться пассажирами на восприимчивых растениях. Параллельно с изменениями агрессивности изменяются и другие морфологические и биохимические параметры, в частности размер зооспорангиев или конидий при культивировании на искусственных средах уменьшается, а при пассажах через листья — увеличивается (Головкин и др., 1989), что отражает соотношение тенденций к сапротрофному или паразитическому питанию у грибов (Левкина, 1974). Таким образом, у грибов и грибоподобных организмов имеются общие закономерности изменчивости при пассажах на ис-

кусственной среде и на растениях, как в лабораторных опытах, так и в природной обстановке, однако генетические механизмы таких изменений не известны.

Другая проблема, давно находящаяся в поле зрения фитопатологов, — изменение специфической патогенности в ходе пассажей на новых хозяевах. Эта проблема имеет прямое отношение к механизмам эволюции паразитических свойств, в частности, расхождению исходной популяции на две или больше, формированию новых видов, специализированных форм и патогенных вариантов. Несмотря на многочисленные экспериментальные данные, в которых показано изменение паразитических свойств патогенных грибов при пассажах через новых хозяев, прямых доказательств возникновения новой специализированной формы в недрах старой не получено, ибо обнаруженные изменения происходили в результате контаминации исходного штамма другими штаммами (Дьяков, 1998).

Специальный интерес этот вопрос имеет для эволюции паразитических свойств *P. infestans*. В нашей лаборатории было показано, что среди штаммов, выделенных из картофеля, преобладает раса T0, а среди штаммов, выделенных из томата — раса T1. Эти расы различаются по реципрокной агрессивности к картофелю и томату и другим популяционным параметрам (Дьяков и др., 1975, 1994; Долгова и др., 1997; Еланский и др., 1999). Эти данные получили подтверждение и в других лабораториях (Raicu et al., 1971; Дарожкин, Псарова, 1975; Turkensteen, 1975;

Brommonschenkel, 1988; Иванюк, 1992; Forbes et al., 1995; Hartman, 1995; Legard et al., 1995; Leberton, Andrivon, 1998; Deahl, 1999). При изучении динамики популяций фитофтороза на томате и картофеле показано, что в 70-х — 80-х годах XX века частота расы T1 и агрессивность популяции для томата в начале эпифитотии на томате низкая, а затем увеличивается (Turkenstein, 1975; Рыбакова, 1988). Это объяснялось исходной генетической неоднородностью популяции, попадающей на томат из картофеля и отбором агрессивных для томата изолятов, или отбором вновь появившихся штаммов, имеющих рецессивную мутацию в доминантном гене авирулентности к томату. В последние годы (Филиппов и др., не опубликовано) фитофтороз на томате появляется рано, почти одновременно с поражением картофеля, и вирулентность популяции к томату, равно как и частота расы T1, исходно высокая. Возможно, это связано с перезимовкой ооспор в растительных остатках (Багирова, Дьяков, 1998; Смирнов, Кузнецов, 2001) или семенах томата (Rubin et al., 2001), заражение которого перестало зависеть от инфекционного материала, сформированного на картофеле.

Исходя из вышеизложенного, в задачи наших опытов входило изучение возможности селекции патогенных свойств генетически маркированных штаммов *P. infestans* в течение нескольких вегетативных генераций на листьях картофеля и томата и изучение морфологических и молекулярных изменений, возникающих при этом.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Штаммы, используемые в работе, их свойства и культивирование

В работе использовали 3 штамма из коллекции кафедры микологии и альгологии МГУ. Их характеристики представлены в табл. 1.

Изоляты *P. infestans* выращивали на агаризованной овсяной среде (160 г. овсяных хлопьев доводили до кипения в 500 мл. дистиллированной воде и процеживали. Отдельно в 500 мл. дистиллированной воды расплавляли 14 г. агар-агара. Растворы смешивали, объем среды доводили до 1 л). Монозооспоровые штаммы выделяли на среде с 5 % медицинской желчью (Поединок, Дьяков, 1981). Их характеристики не отличались от исходных изолятов (табл. 1).

Оценка изменения агрессивности изолятов

***P. infestans* в ходе пассажей через листья растений**
Изменение агрессивности изолятов изучали на живых листьях восприимчивых сортов картофеля (Санте) и томатов (Талалихин) по ранее описанной методике (Дьяков и др., 1988; Деревягина, Дьяков, 1992; Dyakov et al., 2000), распыляя инцистированные зооспоры (цистоспоры) в количестве 1000 штук на газон из листьев, разложенных нижней стороной вверх

во влажной камере. Для получения цистоспор суспензию зооспорангиев выдерживали в холодильнике до массового выхода зооспор, после чего интенсивно встряхивали. Через трое суток оценивали количество пятен некроза. Показателем агрессивности в этих опытах была эффективность клонирования, выраженная как отношение числа инфекционных пятен на опрыснутом суспензией зооспор гриба газоне из листьев к числу нанесенных спор. Затем листья опять помещали под стекло. После образования спороношения его смывали дистиллированной водой, получали взвесь зооспорангиев и повторно процедуру заражения листьев.

Оценка агрессивности изолятов по отношению к клубням картофеля

Опыты проводили на клубнях трех сортов картофеля с разным уровнем неспецифической устойчивости к фитофторозу (Лина, Луговской, Санте) методом, разработанным во ВНИИ Фитопатологии (Filippov et al., 2000). Клубни разрезали на брусочки размером 5x7x30 мм в пятикратной повторности. Каждый брусочек одним концом на 3–5 с погружали в суспензию зооспорангиев, разлитую слоем 2–3 мм в чашки Петри. Концентрация инокулюма составляла 5–7 ко-

ТАБЛИЦА 1

Характеристики использованных в работе штаммов *P. infestans*

Название изолята	Томатная раса	Спектр изоферментов Per		Тип MtDNA	Тип спаривания
		Локус 1	Локус 2		
Т 16	T0	100/100	100/100	Ia	A1
1МШаТП2/2	T1	100/100	100/112	Pa	A2
УДЕЛ.1	T0	100/100	—*	—*	A2

* — не определяли

нидий в поле зрения микроскопа при увеличении 80 х. Через 6 суток измеряли длину зоны поражения *P. infestans* и определяли интенсивность спороношения по пятибальной шкале: 0 — спороношение отсутствует, 5 — спороношение по всей поверхности пораженной зоны, 1–4 — промежуточные значения.

Индекс агрессивности патогена вычисляли по формуле:

$$X = \sum (I_i * D_i) / n, \text{ где:}$$

I_i — средняя величина поражения, мм;

D_i — средняя интенсивность спороношения, балл.;

n — количество заражений.

РЕЗУЛЬТАТЫ

1. Изучение повышения и понижения агрессивности изолята *P. infestans* при пересевах на живых листьях картофеля.

Для опыта использовался монозооспорый штамм изолята (УДЕЛ 1), выделенный из листьев картофеля в Московской области. Предварительно суспензией цистоспор было инокулировано 10 кювет с листьями картофеля и споры для дальнейших пассажей были собраны с кювет, на которых возникло наибольшее и наименьшее число пятен. Предполагалось вести отбор на увеличение и уменьшение агрессивности. Потомство зооспор из кювет с наименьшим и наибольшим числом пятен высевалось каждое на четыре кюветы. Из четырех кювет, где велся отбор на уменьшение агрессивности, отбиралось потомство зооспор из кюветы с наименьшим числом пятен и опять рассевалось на четыре кюветы. Наоборот, из четырех кювет, где велся отбор на увеличение агрессивности, отбиралось потомство зооспор из кюветы с наибольшим количеством пятен и опять рассевалось на четыре кюветы. Таким образом проведено шесть пассажей, причем для дальнейшего исследования изменчивости штамма *P. infestans* клоны из единичных пятен первого, второго, четвертого, шестого пересева высевали на искусственную среду. Для доказательства отсутствия контаминации (перезаражения) у всех вышече-

рчисленных пересевов проверялись тип спаривания и локус пептидазы I. Так же как и у исходного изолята у всех пересевов был A2 тип спаривания и локус пептидазы I — 100/100, то можно сделать вывод, что перезаражения не произошло. Изменение агрессивности в ходе пассажей показано в таблице 2.

В процессе пассирования на живых картофельных листьях эффективность клонирования возрастает и затем выходит на плато. При проведении отбора на уменьшение и увеличение агрессивности, отбор шел только в сторону ее увеличения (Рис. 1,2). Однако в случае отбора на уменьшение агрессивности, эффективность клонирования повышалась более медленно и позднее вышла на плато. По-видимому, отсутствие отбора на уменьшение агрессивности обусловлено тем, что был использован не свежесодержанный из природы, а лабораторный штамм, предварительно выращиваемый в течение года на искусственной среде. Поэтому увеличение общей агрессивности, вызванное переходом к питанию *in planta*, перекрывало некоторое ее снижение, вызванное отборами.

Сапротрофный тип питания часто сопровождается измельчением конидий грибов (Левкина, 1974). При культивировании на живых листьях может происходить обратный процесс. В связи с этим были из-

ТАБЛИЦА 2

Число пятен, образовавшихся на листьях в одной кювете, после опрыскивания *P. infestans* с одинаковым титром споровой суспензии

Номер пересева	Увеличение агрессивности				Уменьшение агрессивности			
	Число пятен				Число пятен			
	Максимальн.	Минимальн.	Среднее	Дисперсия (s)	Максимальн.	Минимальн.	Среднее	Дисперсия (s)
1-ый	207	94	165	51,9	150	75	128	35,3
2-ой	263	122	194	64,0	240	97	152	65,8
3-ий	300	157	258	67,6	251	149	222	49,0
4-ый	275	208	233	30,0	263	162	188	50,0
5-ый	401	312	372	40,4	264	166	215	48,7
6-ой	327	252	300	32,9	297	210	249	36,8

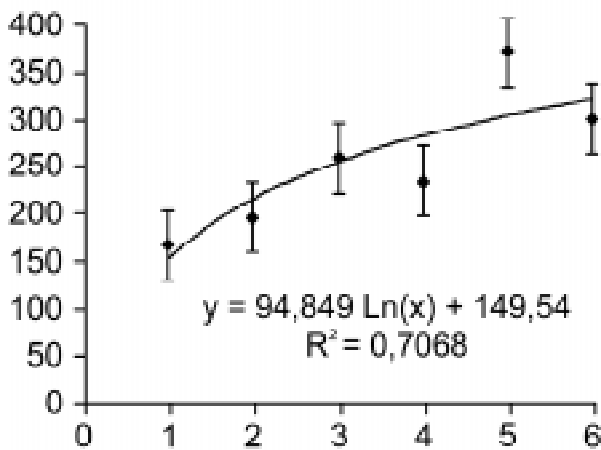


Рис. 1. Изменчивость агрессивности при отборе на увеличение агрессивности на живых листьях картофеля.

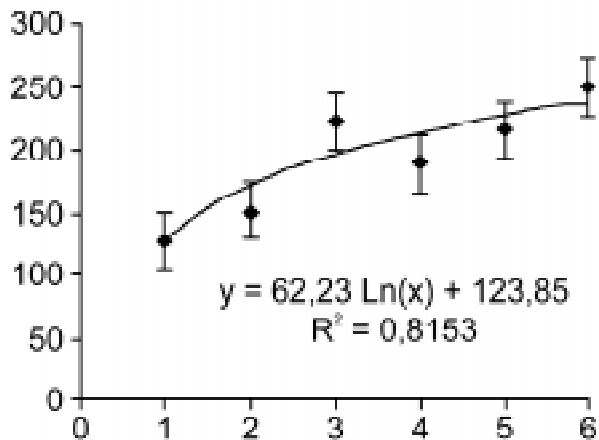


Рис. 2. Изменчивость агрессивности изолята *P. infestans* при отборе на уменьшение агрессивности на живых листьях картофеля.

мерены длина (l) и ширина (m) конидий (50 конидий в варианте) у исходного изолята и этого же изолята после шестого пересева, а также отношение этих величин (коэффициент q). Были получены следующие данные (табл. 3).

Можно сделать вывод, что длина конидий увеличилась, а ширина уменьшилась. Они как бы вытянулись в длину, стали более напоминать лимоновидную, а не шаровидную форму (табл. 3).

ТАБЛИЦА 3

Изменения размеров (в мкм) и формы зооспорангиев *P. infestans* после пассажей через листья картофеля

Изолят	Длина	Ширина	Длина / ширина
Исходный (12 мес. роста на искусственной среде)	33,36	19,92	1,67
После 6 пассажей через листья картофеля	35,62	18,00	1,98

Таким образом, агрессивность изолятов *P. infestans* растет при пересевах на газоне из живых картофельных листьев. Это не может быть следствием вытеснения более агрессивной расой менее агрессивной, так как исходный изолят, выбранный для анализа, был монозооспоровым.

2. Реципрокное заражение растений-хозяев изолятами, выделенными из картофеля и томата

Для опыта использованы монозооспоровые штаммы двух изолятов, выделенных из картофеля (Т16, Тульская обл.) и из томата (1 МШаТП2/2, Московская обл.), и 4 изолята, полученные после четырех пассажей двух первых на листьях картофеля и томата. Их характеристики не отличались от характеристик соответствующих исходных изолятов, которые приведены в таблице 1. Это показывает, что в процессе пассажей не было перезаражения.

Монозооспоровые штаммы высевали на косяки с овсяной средой для наращивания мицелия с целью получения зооспор для заражения листьев картофеля и томата. Суспензией цистоспор обоих изолятов опрыскивали газоны из листьев картофеля (сорт Санте) и томата (сорт Талалихин). В дальнейшем учитывались все некротические пятна на газоне. С одного из листьев производился смыв зооспорангиев, получались зооспоры, которые опять распыляли на листья того же растения (с картофельных — на картофельный газон, с томатных — на томатный). Эта процедура была повторена 4 раза (табл. 4).

Исследования изолятов *P. infestans*, выделенных из картофеля и томата в Центральном регионе России и в Белоруссии в 70-х – 80-х годах XX века, однозначно свидетельствовали о том, что изоляты расы Т1 из томатов более агрессивны для томата, чем изоляты расы Т0 из картофеля, и менее агрессивны для картофеля (Дьяков и др., 1975; Дарожкин, Псарова, 1975; Рыбакова, 1988). Из таблицы 4 видно, что результаты данного эксперимента прямо противоположны предыдущим: раса Т0 из картофеля (Т16) исходно (в 1-м пассаже) образовала больше пятен на листьях томата, чем на листьях картофеля, а раса Т1 из томата (1МШаТП2/2) исходно образовала больше пятен на листьях картофеля, чем на листьях томата. Однако в дальнейшем все стало на свои места: скорость роста агрессивности была значительно более высокой на своем хозяине, нежели на чужом, так что после 4-х пассажей раса из картофеля стала более агрессивной для картофеля, чем для томата, а раса из томата — более агрессивной для томата, чем для картофеля. Причем «картофельный» штамм Т16 на листьях томата значительно повысил агрессивность после первого пассажа, в дальнейшем его агрессивность не росла, а на листьях картофеля рост агрессивности наблюдался в течение первых двух пассажей, после чего выходил на плато. Иная динамика агрессивности наблюдалась у «томатного» штамма 1МШаТП2/2. На листьях обоих хозяев наблюдался равномерный рост аг-

ТАБЛИЦА 4

Число пятен некрозов после опрыскивания одинаковым титром споровой суспензии

Номерпересевов	Т16		1МШаТП2/2	
	на картофеле	на томате	на картофеле	на томате
I	75	120	150	92
II	200	213	254	235
III	308	155	265	280
IV	310	245	275	335

рессивности в течение всех пассажей, более крутой на томате, чем на картофеле. Вместе с тем изменения вирулентности, как и остальных маркерных признаков (табл. 1) не произошло: раса Т0 не превратилась в расу Т1 после пассажей через листья томата, а раса Т1 не превратилась в расу Т0 после пассажей через листья томата. Это свидетельствует, с одной стороны, о том, что изменения агрессивности произошли вследствие процессов внутриштаммовых адаптаций, а не контаминации другими штаммами при нестерильном культивировании *in planta*, а с другой, — о том, что изменение соотношения двух рас в процессе эпидемии фитофтороза в посадках томатов (Рыбакова, 1988) вызвано скорее отборами в смешанной популяции, чем внутриштаммовой канализованной изменчивостью (Рыбакова, Дьяков, 1990).

Сравнение исходных и отселектированных изолятов на тканях клубней картофеля трех сортов (Лина,

ТАБЛИЦА 5

Индексы агрессивности исходных и отселектированных изолятов *P. infestans* по отношению к тканям клубней трех сортов картофеля

Изолят	Сорта картофеля		
	Лина	Сантэ	Луговской
	Т 16		
Исходный	2,8	5,4	1,0
После культивирования на листьях картофеля	6,8	11,5	12,0
После культивирования на листьях томата	17,6	38,4	24,0
	1МШаТП2/2		
Исходный	10,4	25,2	7,0
После культивирования на листьях картофеля	17,6	39,4	5,6
После культивирования на листьях томата	60,0	67,2	5,2

ТАБЛИЦА 6

Размеры (мкм) и форма зооспорангиев *P. infestans* до и после пассажей через листья

Варианты опыта	Т16			1МШаТП2/2		
	Длина	Ширина	Длина / ширина	Длина	Ширина	Длина / ширина
Исходный штамм	31,5	20,8	1,50	34,9	23,9	1,46
После культивирования на листьях картофеля	35,4	20,2	1,75	38,9	24,9	1,56
После культивирования на листьях томата	37,1	23,8	1,56	40,3	25,2	1,60

Сантэ и Луговской) опять таки показало, что индекс агрессивности исходно выше у штамма из томата, чем у «картофельного» (табл. 5). После пассажей «картофельного» штамма Т16 этот индекс увеличивается в отношении все трех сортов картофеля, причем пассажи через листья томата делают его более агрессивным для клубней картофеля, чем пассажи через листья конгениального хозяина — картофеля. Пассажи через листья «томатного» штамма 1МШаТП2/2 привели к аналогичным результатам по изменению агрессивности для клубней двух восприимчивых сортов картофеля — Лина и Санте, причем не только исходная агрессивность, но и конечная была выше при пассировании через листья томата, чем через листья картофеля. Исключение составил сорт Луговской, имеющий значительный уровень горизонтальной устойчивости. По отношению к его клубням агрессивность «томатного» штамма после пассажей через листья картофеля и томата не только не увеличилась, но даже несколько упала.

Все изоляты после 4-х пассажей пересевали на овсяную среду для измерения размеров зооспорангиев и скорости роста в сапротрофных условиях. Измерения показывают, что в результате пассажей, как на листьях картофеля, так и на листьях томата длина, и, в большинстве случаев, ширина зооспорангиев, увеличиваются (табл. 6).

Значение коэффициента q в результате пассажей как на листьях картофеля, так и на листьях томата также увеличивается, однако сильнее при пассажах

ТАБЛИЦА 7

Скорость роста штаммов *P. infestans* на овсяной среде до и после пассажей через листья (в мм/сут.)

Варианты	Т16	1МШаТП2/2
Исходный штамм	2,6	2,9
После культивирования на листьях картофеля	4,3	6,4
После культивирования на листьях томата	3,6	7,1

через своего хозяина, чем через чужого. Так у «картофельного» штамма показатель q сильнее растет после пассажей через листья картофеля, чем через листья томата, а у «томатного» штамма наблюдается противоположная картина.

Скорость роста изолятов на овсяной среде также была измерена до и после культивирования на листьях (табл. 7). Самая низкая скорость роста отмечена у исходных штаммов. Культивирование на листьях во всех случаях приводило к увеличению скорости роста. Наибольшее увеличение скорости роста отмечено

на у «томатного» изолята после культивирования на листьях томата и у «картофельного» изолята после культивирования на листьях картофеля.

Таким образом, результаты пассажей «томатного» изолята на листьях томата и картофельного на листьях картофеля по всем измеренным показателям (число пятен поражения — агрессивность, величина коэффициента q , скорость роста на искусственной среде) значительно превышают результаты пассажей томатного изолята на листьях картофеля и картофельного на листьях томата.

ОБСУЖДЕНИЕ

Многими наблюдениями, в том числе и представленными выше опытами было показано, что в 90-е годы XX века произошли существенные изменения в агрессивности популяций *P. infestans*, паразитирующих на картофеле и томате. Вместо специфической высокой агрессивности к «своему» хозяину, у штаммов, выделенных из томата, произошло общее увеличение агрессивности к обоим хозяевам. Причины этих изменений не ясны, поэтому о них можно говорить лишь гипотетически. Полагаем, что в основе этих изменений может лежать увеличение роли ооспор, зимующих в семенах томата, в заражении не только томата, но и картофеля. Если основным источником первичного заражения листьев картофеля является мицелий, зимующий в клубнях, то в инфекционном цикле *P. infestans* возникает латентный период продолжительностью около 2х месяцев: от посадки клубней в мае до появления первых пятен на листьях в июле. В течение этого периода агрессивность и ви-

рулентность популяции сильно падают (Рыбакова, Дьяков, 1990; Деревягина и др., 1991). Если источником первичной инфекции являются зимующие ооспоры, латентный период отсутствует, и уже всходы томатов поражаются высоко агрессивными штаммами, представляющими собой серьезный источник первичной инфекции и для всходов картофеля (Филиппов, Иванюк, личные сообщения). Поскольку в плодах томата формируется значительно больше ооспор, чем в любых частях картофеля (Смирнов, Кузнецов, 2001), семена томата становятся важным источником ооспоровой инфекции не только для томата, но и для картофеля. Возможно, это и привело к росту агрессивности и вирулентности изолятов из томата, более раннему заражению картофеля агрессивными изолятами в ряде местностей, увеличению частоты встречаемости расы T1 среди изолятов из картофеля (не опубликовано) и сближению свойств «картофельных» и «томатных» штаммов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта ISTC (МНТЦ) № 1640.

ЛИТЕРАТУРА

- Багирова С. Ф., Дьяков Ю. Т.** (1998) Роль ооспор в возобновлении первичной инфекции фитофтороза томата. *С-х. биология* №3: 67–71.
- Головкин А. К., Чивкунова О. Б., Рыбакова И. Н., Мерзляк М. Н., Дьяков Ю. Т.** (1989) Цитоморфологические и физиолого-биохимические изменения *Phytophthora infestans* при культивировании на искусственных питательных средах. *Микол. и фитопатол.* 23 №3: 238–246.
- Дарожкин М. А., Псарова В. В.** (1975) Расы *Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary на таматах у Беларуси. *Вестн. АН БССР Сер. Сельскохозяйств. н.* №3: 84–85.
- Деревягина М. К., Воловик А. С., Дьяков Ю. Т.** (1991) Изменение чувствительности к ридомилу в жизненном цикле возбудителя фитофтороза картофеля *Phytophthora infestans* и целесообразность весенних опырыскиваний. *Микол. и фитопатол.* 25, №5: 426–436.
- Деревягина М. К., Дьяков Ю. Т.** (1992) Количественная оценка резистентности популяций *Phytophthora infestans* к фунгицидам. *С-х. биология* №1: 132–135.
- Долгова А. В., Смирнов А. Н., Малеева Ю. В., Багирова С. Ф., Козловская И. Н., Колесников А. А., Шоу Д. С., Дьяков Ю. Т.** (1997) Сравнение популяций *Phytophthora infestans* на картофеле и томатах в Московской области. В сб.: *Проблемы оптимизации фитосанитарного состояния растениеводства* СПб, С. 348–357.
- Дьяков Ю. Т.** (1998) Популяционная биология фитопатогенных грибов. Муравей, М.
- Дьяков Ю. Т., Ащайе А., Вайнштейн В. М.** (1975) О статусе «томатных» рас *Phytophthora infestans*. *Микол. и фитопатол.* Т. 9: 277–282.

- Дьяков Ю. Т., Долгова А. В., Рыбакова И. Н.** (1988) Оценка резистентности возбудителя фитофтороза картофеля к фунгициду металаксилу. *С-х биология* №1: 135–139.
- Дьяков Ю.Т., Долгова А.В., Рыбакова И.Н., Багирова С.Ф.** (1994) Дивергенция популяций фитопатогенного гриба *Phytophthora infestans* в связи с специализацией к растению-хозяину. *Ж. общей биол.* Т. 55: 179–188.
- Еланский С.Н., Смирнов А.Н., Багирова С.Ф., Дьяков Ю. Т.** (1999) Популяции *Phytophthora infestans* в Московской области. 2. Сравнение структур популяций, паразитирующих на картофеле и томатах. *Микол. и фитопатол.* Т. 33: 353–359.
- Иванюк В.Г.** (1992) Внутривидовая неоднородность возбудителей болезней картофеля и овощных культур. *Защита растений* №7: 23–24.
- Левкина Л. М.** (1974) Эволюция паразитизма в роде *Cladosporium* Link ex Fr. В сб.: *Проблемы филогенетики низших растений* Наука, М. С. 99–195.
- Поединок Н.Л., Дьяков Ю.Т.** (1981) Использование медицинской желчи для ограничения роста колоний *Phytophthora infestans*. *Микол. и фитопатол.* 15, №6: 470–472.
- Рыбакова И. Н.** (1988) Изменения агрессивности и вирулентности в популяциях *Phytophthora infestans* — возбудителя фитофтороза картофеля и томатов. *Автореф. канд. дисс. М.*
- Рыбакова И.Н., Дьяков Ю.Т.** (1990) Циклические изменения генотипического состава популяций фитопатогенных грибов на примере возбудителя фитофтороза картофеля. *Ж. общей биол.* 51, №5: 651–660.
- Смирнов А. Н., Кузнецов С.А.** (2001) Встречаемость и морфология ооспор в природных популяциях *Phytophthora infestans* в Московской области. *Известия ТСХА* В.4: 116–133.
- Brommonschenkel, S.** (1998) Pathogenicity, compatibility, cytogenetics and isozyme patterns of Brazilian isolates of *Phytophthora infestans*. *M. S. Thesis Universidad Federal de Vicosa* P. 82.
- Caten, C.E. & Jinks, J.L.** (1968) Spontaneous variability of single isolates of *Phytophthora infestans*. I. Cultural variations. *Can. J. Bot.* 46: 329–348.
- Caten, C.E.** (1970) Spontaneous variability of single isolates of *Phytophthora infestans*. II. Pathogenic variations. *Can. J. Bot.* 48: 897–905.
- Deahl, K.L.** (1999) Genetic and phenotypic diversity in populations of *Phytophthora infestans* from tomato crops in the USA. *Poster Abstr. Proc. GILB Conf.* Equador. P. 116.
- Dyakov, Y.T., Derevjagina, M.K. & Dolgova, A.V.** (2000) Quantitative method of monitoring for fungicide resistance. *J. Russ. Phytopathol. Soc.* 1: 63–68.
- Filippov, A. V., Kuznetzova, M. A., Rogozhin, A. N., Shirokova, E.A. & Kostjashov, V.V.** (2000) Systemic resistance of potatoes to late blight activated by pre-planting treatment of tubers with specially formed low-frequency pulse electric fields. *J. Rus. Phytopathol.Soc.* 1: 69–73.
- Forbes, G.A., Oyarzun, P.J., Pozo, A. & Odonez, M.E.** (1995) Host specificity of late blight pathogen on potato and tomato in Equador. *GILB IP Profram Report.* 96: 138–143.
- Hartman, G. L.** (1995) Characteristics of *Phytophthora infestans* isolates and development of late blight on tomato in Taiwan. *Plant Disease* 79: 849–852.
- Jinks, J.L. & Grindle, M.** (1963) Changes induced by training in *Phytophthora infestans*. *Heredity* 18: 245–264.
- Leberton, L. & Andrivon, D.** (1998) French isolates of *Phytophthora infestans* from potato and tomato differ in phenotype and genotype. *Eur. J. Plant Pathol.* 104: 583–594.
- Legard, D.E., Lee, T.Y. & Fry, W.E.** (1995) Pathogenic specialization in *Phytophthora infestans*: aggressiveness on tomato. *Phytopathology* 85: 1356–1361.
- Nakai, T. & Cook, R.J.** (1983) Factors in loss of pathogenicity in *Geumannomyces graminis* var. *tritici*. *Phytopathology* 73: 1652–1656.
- Phillips, D. J., Margosan, D. A. & MacKey, B. E.** (1989) Volume, nuclear number, and aggressiveness of conidia of *Monilia fructicola* produced on media with varied glucose concentrations at 15 and 24°C. *Phytopathology* 79: 401–403.
- Raicu, C., Rafaila, C. & Costache, M.** (1971) *Phytophthora* species occurring on tomato. *Rev. Roum. Biol. Ser. Bot.* 16: 303–310.
- Rubin, E., Baider, A. & Cohen, Y.** (2001) *Phytophthora infestans* produces oospores in fruits and seeds tomato. *Phytopathology* 91: 1074–1080.
- Rutherford, F.S., Ward, E.W.B. & Buzzel, R.I.** (1985) Variation in virulence in successive single-zoospore propagations of *Phytophthora megasperma* f. sp. *glycinea*. *Phytopathology* 75: 371–374.
- Sehgal, S. P. & Prasad, N.** (1971) Instability of pathogenic characters in the isolates of sesamum *Phytophthora* and effect of host passage on the virulence isolates. *Phytopathology* 61: 295–298.