

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ
РЕСПУБЛИКИ КАЗАХСТАН
ИНСТИТУТ БОТАНИКИ И ФИТОИНТРОДУКЦИИ

С. А. АБИЕВ

РЖАВЧИННЫЕ ГРИБЫ ЗЛАКОВ КАЗАХСТАНА



АЛМАТЫ
НИЦ "ҒЫЛЫМ"
2002

**Ответственный редактор
профессор З. М. Азбукина**

**Рецензенты: доктора биологических наук
М. С. Байтенов, Н. М. Мухитдинов**

**Абиев С. А. Ржавчинные грибы злаков Казахстана. – Алма-
ты: НИЦ “Ғылым”, 2002. – 296 с.**

В книге представлены результаты всестороннего исследования одной из многочисленных, широко распространенных и вредоносных групп фитопатогенных организмов – ржавчинных грибов, поражающих злаки на территории Казахстана. Приведены сведения о происхождении, эволюции и номенклатуре ржавчинников, показаны их таксономический состав, морфоприсызнаки, распространения, сезонная динамика, промежуточные и основные растения-хозяева, биологические и экологические особенности, взаимоотношения с поражаемыми растениями на клеточном и субклеточном уровнях, даны практические рекомендации по борьбе с наиболее экономически значимыми видами.

Для ботаников, микологов, фитопатологов, специалистов сельского хозяйства, преподавателей и студентов биологических факультетов.

Библиогр. 323 назв. Ил. 20. Табл. 22.

ОГЛАВЛЕНИЕ

От автора	4
1. О ПРОИСХОЖДЕНИИ И ЭВОЛЮЦИИ РЖАВЧИННЫХ ГРИБОВ ЗЛАКОВ	8
2. ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ, МОРФОПРИЗНАКИ И ГЕОГРАФИЯ	15
2.1 Вид как таксономическая категория	15
2.2 Терминология и номенклатура, их значение в таксономии	17
2.3 Морфологические признаки и местонахождение видов	21
2.4 Таксономический анализ	103
2.5 Эколого-географический анализ	110
2.6 Сезонная динамика	122
2.7 Географические связи видов	125
3. БИОЛОГИЯ РЖАВЧИННЫХ ГРИБОВ	130
3.1 Особенности перезимовки	130
3.1.1 Роль промежуточных хозяев	131
3.1.2. Перезимовка в уединиостадии	146
3.1.3. Возможность семенной инфекции	152
3.2. Специализация грибов	152
3.2.1. <i>Puccinia graminis</i> Pers.— Стеблевая ржавчина	155
3.2.2. <i>Puccinia striiformis</i> West. — Желтая ржавчина	164
3.2.3. <i>Puccinia persistens</i> Plowr.— Бурая листовая ржавчина	170
3.2.4. Другие широкоспециализированные виды	172
4. ЭКОЛОГИЯ РЖАВЧИННЫХ ГРИБОВ	176
4.1. Роль влажности	177
4.2. Температурный фактор	180
4.3. Влияние освещенности	186
4.4. Комплексное воздействие климатических факторов	193
5. ВЗАИМООТНОШЕНИЕ РЖАВЧИННЫХ ГРИБОВ И РАСТЕНИЙ- ХОЗЯЕВ НА КЛЕТОЧНОМ И СУБКЛЕТОЧНОМ УРОВНЯХ	202
5.1. Эктофитная стадия	203
5.2. Эндофитная стадия	208
6. НАУЧНЫЕ ОСНОВЫ БОРЬБЫ СО РЖАВЧИНОЙ ЗЕРНОВЫХ КУЛЬТУР	221
6.1. Агротехнический метод	221
6.2. Использование устойчивых сортов	223
6.3. Химический метод	237
6.4. Биологический метод	245
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	251
ЛИТЕРАТУРА	257
Указатель названий семейств, триб, родов, видов и подвидов растений	278
Указатель названий семейств, родов, видов, подвидов и специализированных форм ржавчинных грибов	292

ОТ АВТОРА

Ржавчинные грибы – обширная группа организмов, объединяющая около 6000 видов [1]. Все они являются облигатными паразитами и в своем развитии тесно связаны с огромным разнообразием сосудистых растений. Научно-познавательный интерес к данной группе фитопатогенов вызван большим их таксономическим разнообразием, плеоморфизмом, гетероцицией и широким спектром трофической и экологической специализации.

Не меньший интерес вызывают ржавчинники и с точки зрения практической значимости, так как отличаются исключительной вредоносностью и массовостью. Они поражают различные культурные и полезные дикорастущие растения, нанося значительный ущерб в первую очередь зерновым культурам. Почти все крупные зернопроизводящие страны мира ежегодно терпят от ржавчины колоссальные потери [2].

Изучением ржавчинных грибов занимались многие исследователи. Результаты их работ обобщены в ряде монографий, “Флор” и “Определителей”, посвященных территориям отдельных стран или крупных природно-климатических районов земного шара. К числу таких работ, более или менее охватывающих урединиобиоту всей территории бывшего СССР, относятся “Обзор ржавчинных грибов СССР” [3] и “Определитель ржавчинных грибов СССР” [4, 5].

Ржавчинные грибы отдельных районов бывшего СССР обобщены в ряде региональных “Флор” [6–9] и “Определителей” [10–13]. Ржавчинникам зерновых культур и мерам борьбы с ними посвящены монографии Н. А. Наумова [14], А. Е. Чумакова [15], К. М. Степанова [16], а также сборники трудов ВИЗР [17] и ВАСХНИЛ [18]. Цитологические и физиологические основы взаимоотношений возбудителей ржавчины пшеницы и современные

научные представления по иммунитету пшеницы к ржавчине приведены в работе Л. Н. Андреева и Ю. М. Плотниковой [19].

Планомерное изучение грибов Казахстана было начато несколько позже, хотя отдельные микологические образцы были собраны еще в XIX в. Но они носили случайный характер, так как сборы осуществлялись в основном ботаниками-флористами, попутно с их основными объектами исследований — сосудистыми растениями. Большинство этих разрозненных микологических сборов, в том числе гербарий П. Г. Естифеева, работавшего в 20-е годы на Станции защиты растений в Алма-Ате, не сохранились. Первый микологический гербарий, составивший основу гербария грибов и лишайников Института ботаники и фитоинтродукции МОН РК был заложен в феврале 1937 г. [6].

Среди работ 30-х годов, посвященных грибам, как наиболее значительную, где приводятся данные и по Казахстану, следует назвать сводку Н. Г. Запрометова “Материалы по микрофлоре Средней Азии” [20, 21].

В 1930–1940 гг. в Казахстане работал известный миколог и фитопатолог Г. С. Неводовский. За это время он собрал материал и впоследствии опубликовал книгу о ржавчинных грибах республики [6]. В ней Г. С. Неводовский кроме собственных сборов использовал некоторые разрозненные данные о грибах, полученных предшественниками [22, 23].

Позднее появилась серия региональных микрофлористических работ, в которых содержались сведения о ржавчинных грибах Заилийского Алатау [24], Шу-Илийских гор [25], Актобинской области [26] и мелкосопочника Центрального Казахстана [27], а также ряд статей, посвященных вопросам биологии и мерам борьбы со ржавчиной [28–30].

Однако эти немногочисленные работы, безусловно, не могли дать целостного представления о современном видовом разнообразии, ареалах, биологии и экологии ржавчинных грибов республики. Незученными оставались ржавчинники Северного, большей части Западного, Центрального и Восточного Казахстана.

Необходимо также отметить, что после выхода в свет книги Г. С. Неводовского [6] прошло около полувека. Приведенные в ней материалы относятся в основном к 30–40-м годам прошлого столе-

тия и отчасти к 80–90-м годам XIX в. Эти данные сегодня явно устарели и большей частью не отражают современное состояние ржавчинных грибов, так как за этот отрезок времени произошли большие изменения в растительном покрове почти на всей территории республики. Огромные площади целинных земель были распаханы и освоены под сельскохозяйственные культуры. Чрезмерная эксплуатация пастбищ, зарегулирования стоков рек, вырубка лесов, пожары, загрязнение биосферы промышленными и автотранспортными отходами, засоление, ветровая эрозия почв и другие негативные последствия человеческой деятельности изменили ландшафты и сильно активизировали процессы опустынивания.

Такая обстановка не могла не отразиться на видовом составе, распространении и трофической специализации ржавчинных грибов. Кроме того, в свете новых данных и взглядов существенные изменения претерпели систематика, таксономия и номенклатура грибов. Все изложенное послужило толчком для проведения специальных работ по планомерному изучению ржавчинников республики. Такая работа была начата в 1970 г. под руководством проф. Б. К. Калымбетова, а после его смерти в 1978 г. ее возглавил его ученик – автор настоящей книги.

Было проведено фронтальное обследование всех ландшафтных природно-климатических зон республики и горных поясов Казахского Тянь-Шаня, Алтая, Саур-Тарбагатай и Южного Урала, а также сопредельных с Казахстаном территорий России, Китая, Узбекистана и Кыргызстана. Для сравнительного анализа проводились точечные обследования и сборы гербариев с Кавказа, Памира, из Приморского края (Дальний Восток), с Камчатки и о-ва Сахалин. Было собрано более 5000 образцов пораженных растений, которые пополнили гербарный фонд института.

Параллельно велись работы по экспериментальному изучению биологии и экологии ржавчинных грибов и их взаимоотношений с растениями-хозяевами. Был проведен посезонный мониторинг динамики развития ржавчины и распространения спор грибов на модельных участках среди, как агроценозов, так и природных фитоценозов.

В результате был получен огромный фактический материал, дающий всестороннюю информацию о видовом составе, растениях-хозяевах, закономерностях развития и распространения, современной

номенклатуре и таксономии ржавчинников. В связи с тем что отдельные виды ржавчинных грибов исключительно вредоносны для хлебных и кормовых злаков, была изучена эффективность различных профилактических и истребительских мер в системе интегрированной защиты посевов от ржавчины.

Ржавчинные грибы поражают огромное множество видов растений из различных семейств и жизненных форм, начиная от однолетних травянистых эфемеров и кончая многолетними древесными растениями. В монографии обобщен материал, касающийся только тех ржавчинников, которые были обнаружены на злаках Казахстана. При этом использованы данные не только собственные, но и ранее опубликованные, с соответствующей ссылкой на авторов.

Необходимо также отметить, что в последнее время в республике, особенно после обретения ею суверенитета, в целях оптимизации были изменены статусы, границы и названия ряда районов и областей. Этот процесс еще не завершен. Поэтому в книге местонахождения грибов даны в прежних названиях, т.е. на ту дату, когда они были обнаружены или проведены их сборы.

Автор выражает глубокую признательность своим коллегам А. Жаханову, Б. Байматаевой, К. Рысбаевой, Б. Есенгуловой, Г. Кенесариной, У. Джетигеновой, участвовавшим при сборе материалов настоящей работы, а также проф. З. М. Азбукиной, взявшей на себя большой труд, связанный с редакцией книги.

1. О ПРОИСХОЖДЕНИИ И ЭВОЛЮЦИИ РЖАВЧИННЫХ ГРИБОВ ЗЛАКОВ

В настоящее время ни у кого не вызывает сомнения то, что грибы являются одним из самых древних из ныне живущих эукариотов. Ископаемые остатки, похожие на грибы, найдены в породах венда и нижнего протерозоя. Достоверно точные остатки грибных организмов обнаруживаются с ордовикских слоев (430–490 млн лет). Предполагают [31–37], что зигомицетные грибы имели связь с подземными органами, а примитивные формы ржавчинных грибов – с надземными частями у древовидных папоротников еще в палеозое (в позднем девоне).

Не исключается возможность грибного происхождения эукариотов [38], так как клетка грибов по ряду признаков (механизм образования оболочки, характер секреции белков, зачаточная эндо-мембранная система и т.д.) сходна с прокариотической клеткой [38]. По-видимому, первые живые организмы были автотетеротрофами, так как без постоянной утилизации органических остатков жизнь на Земле не была бы возможной.

Л. В. Гарибова [39] считает, что грибы выделились в самостоятельный ствол царства еще до разделения живых организмов на животные и растения и представляют самостоятельную филогенетическую линию. При этом остается спорным, что является первичным – сапротрофизм или паразитизм. По одной версии [40], эволюция и филогения фитопатогенных грибов рассматриваются как происходящие от сапротрофного типа питания. Наиболее продвинутые из них – специализированные паразитные формы – представляют собой как бы филогенетически “слепые ветви” (dead ends) эволюции. По другой [41] – паразитизм грибов возник практически одновременно с появлением этих организмов и эволюционировал в тесной связи с развитием растительного мира.

Среди существующих способов определения возраста живых организмов наиболее достоверны палеонтологические исследования. Однако в области микологии данное направление развито очень слабо. Все еще скуден и отрывочен материал об ископаемых остатках грибов, а значительная часть имеющихся микофоссилий трудно поддается идентификации – сказывается огромный срок их пребывания в земной коре, в результате чего грибные структуры частично разрушаются и деформируются. Большую трудность в таксономии и систематике ископаемых микобиот создают морфолого-физиологические адаптивные изменения ныне живущих грибов по сравнению с анцестральными формами, протекавшие в условиях многократного глобального изменения климата Земли и смен растений-хозяев.

Разработанные в последнее время различные методы обработки горных пород (спорово-пыльцевой анализ, мацерация и амплифы) расширили возможности палеомикологических исследований. Успех методов обусловлен устойчивостью оболочки спор и различных органов у многих грибов к разрушающим агентам среды вследствие того, что они содержат хитин. Последний устойчив к воздействию химических реагентов и не разрушается под влиянием экстремальных условий среды. Стойкость спор и других образований грибов поразительна, поскольку они, претерпев бесчисленные испытания в течение многих сот миллионов лет, сохраняют самые тонкие морфологические структуры [31]. Немаловажным фактором, обуславливающим большую встречаемость спор грибов в образцах разных горизонтов, является образование их в огромных количествах, что повышает вероятность сохранения хотя бы небольшой части спор.

Следующий, причем основной на сегодня путь определения возраста таксономических групп фитопатогенных организмов базируется на данных филогенетического возраста их растений-хозяев. Это наиболее распространенный метод, так как находки ископаемых остатков растений значительно превышают объем палеомикологического материала, поэтому филогенез первых прослеживается более достоверно.

На территории Армении в отложениях верхнего палеогена и нижнего неогена обнаружены ржавчинные грибы (*Uromyces*,

Puccinia, *Phragmidium* и др.) с телиоспорами отличной сохранности. Здесь же найдено очень много эцио- и урединоспор, родовую принадлежность которых определить не удалось [42]. В образцах указанного возраста встречается огромное количество пыльцевых зерен многих современных древесных и травянистых растений, в том числе злаков. Это еще раз свидетельствует о том, что прямые предки современных ржавчинников и их растений-хозяев характеризовались обилием разнообразных форм и были широко распространены на территории Евразии в отдаленные эпохи. Так, остатки грибов являются самой характерной чертой бурых мезозойских углей чешского мела, добываемых в Венгрии и Германии [43–46], горючих эоценовых сланцев в штатах Юта и Колорадо (США) [47], третичных углей на территории бывшего СССР [48, 49].

Палеомикологическими сведениями относительно ржавчинных грибов, идентифицированных на территории Казахстана, мы не располагаем. Что касается питающих их растений – ископаемых остатков злаков, можно отметить следующее. Из верхнемеловых отложений в ряде мест республики извлечены остатки листьев, родовая принадлежность которых не установлена. Они отнесены к искусственному роду *Graminiophyllum*. В отложениях турона Нижнесырдарьинского поднятия обнаружены отпечатки *Graminiophyllum* sp., а в маастрихте–дании Зайсанской впадины – *Graminiophyllum* sp². [50].

Следует отметить, что казахстанские позднемеловые покрытосеменные растения принадлежали преимущественно к современным родам и семействам [50]. Это свидетельствует о том, что еще в середине мела они уже филогенетически вполне сформировались и началась широкая экспансия их на континенте [51]. Среди покрытосеменных, несомненно, было немало предковых форм современных промежуточных хозяев ржавчинных грибов злаков. От них ржавчинники могли перейти к первичным злакам еще на заре становления этой таксономической группы.

О родоначальниках ржавчинных грибов нет единого мнения. Одни исследователи [3, 33, 52] выводят их из паразитных *Auriculariaceae* или *Hypostomaceae* – паразитов мхов, папоротников и хвойных, другие [53] – из тафриноподобных организмов, давших начало двум параллельным ветвям – *Uredinales* и *Auriculariales*, а

третьи не исключают вероятность происхождения базидиальных грибов от примитивных сумчатых [1, 37, 54–56], гименомицетов [7] и зигомицетов [57], четвертые [36], наоборот, родоначальниками аскомицетов считают базидиальные грибы, так как известные ископаемые остатки базидиомицетов намного древнее фоссильных сумчатых. Ясно одно – оба эти таксона филогенетически родственны и происходят от одного общего предка.

В эволюции ржавчинных грибов прослеживаются две противоположные тенденции – оставаться на старом хозяине и колонизировать новые, генетически отдаленные таксоны. Совмещение в ряде случаев обеих тенденций позволило им в одних стадиях онтогенеза сохранить монофаговость, а в других паразитировать на представителях различных родов и даже семейств сосудистых растений. Биогенная радиация особенно характерна для разнохозяинных ржавчинных грибов, у которых эциальные хозяева всегда филогенетически старше, чем урединио- и телиохозяева, на которых паразиты переносят часть своего цикла развития с первичного, основного хозяина. В этих случаях филогенетический возраст растений-хозяев может указать на то, в каком направлении шла биогенная радиация грибов [58].

В. Г. Траншель [57], D. V. O. Savile [36] и Д. А. Догель [59] выдвинули теорию о том, что на более примитивных растениях паразитируют более примитивные паразиты, т.е. чем древнее растение-хозяин, тем солиднее филогенетический возраст патогена, связанного с ним. Следовательно, можно предположить, что ржавчинники, паразитирующие на настоящих злаках, являются самыми молодыми среди грибов порядка *Uredinales*, так как настоящие злаки в качестве самостоятельной таксономической группы оформились, как уже упоминалось, только в палеогене, значительно позже большинства покрытосеменных растений, происхождение которых датируется юрским периодом мезозоя. Здесь мы не затрагиваем более древних групп ржавчинников – паразитов голосеменных и папоротников, самые древние из них существовали, как уже упоминалось, еще в силуре.

Значительные перестройки в составе и формах существования живых организмов происходят обычно как следствие глобального изменения среды их обитания. Одно из таких крупных изменений,

связанных с грандиозными геологическими событиями на Земле — переустройством континентальных блоков (раскол и дрейф континентов) и аридизацией большей части территории северного полушария, произошло в нижнем мелу. Это привело к вымиранию многих форм папоротников и голосеменных и замещению освобождающихся экологических ниш покрытосеменными. Верхний мел характеризуется дальнейшим расширением ареала и качественным изменением состава покрытосеменных растений, увеличением разнообразия молодого таксона — злаков. В палеогене разнообразие злаков увеличилось еще больше, и они стали занимать заметное положение в ландшафтах раннего кайнозоя. Данная историко-географическая концепция формирования флоры и растительности Лавразии вполне приемлема и для территории Казахстана.

Согласно теории Р. Dietel [31], переход ржавчинных грибов на новые питающие растения происходит всегда в смысле прогрессивной эволюции сосудистых растений. Иными словами, они переходят на растения более молодого или такого же геологического возраста, какими являются прежние питающие растения. Следовательно, весь исторический путь развития злаков сопряжен с их первичными консументами, в том числе ржавчинными грибами. Поэтому филогенез отдельных таксонов ржавчинников необходимо рассматривать в контексте коэволюции с определенными таксонами или группой таксонов злаковых растений. Что касается злаков, то они, по мнению Н. Н. Цвелева [60], возникли политопно в результате параллельной эволюции целого ряда близкородственных филумов и первоначально имели разорванный ареал. Ржавчинные грибы, паразитирующие на современных злаках, филогенетически также далеко не однородны. Об этом свидетельствует и тот факт, что исследуемая группа ржавчинников, как и весь порядок *Uredinales*, представлена целой гаммой разнохозяйинных, плеоморфных, агамных, стено- и эвритопных видов. Большинство исследователей считают, что наиболее примитивны виды, у которых телиоспоры остаются долгое время прикрытыми покровной тканью растений-хозяев, с короткой и прочной ножкой или без нее, разнодомные, широкоспециализированные, полноцикловые. Виды, характеризующиеся противоположными данными, определяются как более молодые и эволюционно продвинутые.

Руководствуясь этими гипотезами, принятыми в настоящее время большинством микологов, порядок *Uredinales* можно разделить на ряд систематических групп, занимающих различные эволюционные ступени.

Часто один и тот же вид ржавчинника может совмещать признаки, характеризующие разные эволюционные уровни. Так, *Puccinia graminis* по отдельным признакам (рано обнажающиеся урединии и телии, телиоспоры на длинных ножках) можно отнести к молодым, эволюционно продвинутым видам, а по другим (гетерёция, полиморфизм, полноцикличность, широкая специализация) — к более древнему типу. Укороченный цикл развития, рано обнажающиеся урединии и сравнительно узкая специализация характеризуют *P. striiformis* как молодой вид, а долго остающиеся под покровной тканью хозяина телии и короткая ножка телиоспор свидетельствуют о примитивности вида. Видимо, такое явление следует считать результатом мозаичной эволюции видов, характерной для всех эукариот.

Значительный эволюционный hiatus отдельных признаков видов представляет собой результат идиоадаптаций и ароморфозов, вызванных глобальными изменениями климата Земли или расселением растений на новые места обитания. Адаптивная иррадиация часто сопровождается быстрым морфофизиологическим прогрессом отдельных признаков, торможением прогрессивной эволюции других и даже элиминацией третьих. Дивергирующие виды состоят из внутривидовых таксонов, различных по уровню эволюционной продвинутости. Ряд видов ржавчинных грибов включает как макро-, так и микроциклические формы. Первые из них в большинстве случаев разнохозяинные и более или менее широкоспециализированные, что характерно для предковых форм, а вторые однохозяинные, с укороченным циклом развития, свойственным молодым и эволюционно продвинутым формам.

Среди первых встречаются сложные виды, такие, как *Puccinia persistens*, *P. graminis*, *P. coronata*, распространенные в основном в горных и предгорных районах Казахстана, где климатические условия и растительность отличаются большим разнообразием. Напротив, ржавчинники степей и особенно пустынь (*P. aeluropidis*, *P. elymi*, *P. lasiagrostis*, *P. isiacae* и др.) монотипы.

В связи с окультуриванием ряда злаков (около 10 тыс. лет назад) появились специализированные к ним формы облигатных паразитов. Так, в раскопках Тель-Баташа (Израиль) были обнаружены пораженные ржавчиной фрагменты растений пшеницы, возраст которых 3300 лет. Они найдены в запечатанном кувшине вместе с зерном пшеницы. С помощью сканирующего микроскопа установлено, что поражение вызвано *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* [61].

В народных преданиях и легендах также упоминается древняя связь ржавчинных грибов с хлебными злаками. Римляне, например, верили, что бог Робигус специально посылает ржавчину на посевы в наказание им за грехи, и приносили ему в жертву красного щенка [62]. Плиний Старший (I век н. э.) назвал ржавчину самым страшным бичом хлебов, и до сих пор она, несмотря на современные достижения науки и техники, остается одним из наиболее вредоносных заболеваний зерновых культур.

Прогнозирование характера и дальнейшего хода микро- и мезоэволюционных процессов ржавчинных грибов возможно только при глубоком знании истории формирования урединофлоры, ее филогенетического состава, морфофизиологических свойств видов, изменчивости, трофических связей, экологических особенностей составляющих ее компонентов. Материалы такого характера исследований позволяют также определить место и значение каждого из видов в биогеоценозах, в том числе агроценозах, и являются основой для выработки соответствующих рекомендаций по борьбе с этими исключительно мобильными и вредоносными организмами.

2. ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СОСТАВ, МОРФОПРИЗНАКИ И ГЕОГРАФИЯ

2. 1. Вид как таксономическая категория

Понятие о виде как таксономической категории все еще остается предметом непрекращающихся дискуссий. Всякий, кто сталкивается с этой проблемой, пытается дать свою интерпретацию. В результате в настоящее время известно около трехсот опубликованных определений вида [63]. Основные споры сосредоточены вокруг принципов выделения видовой категории и концепции вида, хотя все еще существуют точки зрения, отрицающие [64] дифференцированность живой природы на таксоны. Поэтому принципиально важным моментом эйдологии, на наш взгляд, является вначале признание дискретности живых организмов – объективности существования видов, внутри- и надвидовых таксонов, а затем решение вопроса о критериях вида.

В настоящее время подавляющее большинство исследователей [65–69] признает реальность видов. Но возникает сложность, когда решается вопрос о выборе концепции вида – основных принципов выделения видовой категории. Наиболее известны и широко используются биологическая, типологическая и номиналистическая концепции вида.

Сторонники биологической концепции также по-разному интерпретируют сущность вида. Некоторые из них в основу определения вида кладут известную майровскую концепцию [70, 71] – скрещиваемость образующих вид особей и репродуктивную изоляцию их от других видов. Для других [3–13, 72–74] главным критерием вида служит его трофическая специализация. Оба этих подхода имеют свои недостатки. Первая концепция неприемлема для апомиктических грибов. Кроме того, она также практически не используется в систематике природных “диких” флор, так как у последних почти не изучена генетическая интегрированность естествен-

ных популяций между собой. Принцип классификации грибов на основе установления специфичности их по отношению к определенному виду или группам видов питающих растений также стал объектом серьезной критики. По мнению Б. А. Томилина [69], систематику, основанную на таком принципе, следует относить к числу наиболее примитивных. На самом деле, использование концепций биологического стандарта вида привело к описанию огромного множества видов, хотя многие из них морфологически идентичны. Последующие исследования показали, что большинство этих видов подлежит объединению.

Морфолого-типологическая концепция вида наиболее широко распространена в систематизации живых организмов, в том числе грибов. Почти все крупные флористические работы и определители, а также системы грибов составлены на основе морфологических признаков видов. Если учесть, что около 80% информации человек получает через органы зрения, морфология является (для него) основой различий между организмами [75]. Однако и эта концепция в отрыве от других не может в достаточной степени раскрыть сущность вида. Полиморфизм, характерный для многих грибов, и реальность существования видов-двойников убеждают нас в том, что одни макро- и микроморфологические признаки недостаточны для идентификации видов. Необходима еще экспериментальная оценка их внутривидовой и онтогенетической изменчивости [75].

Отмеченные недостатки рассмотренных концепций склоняют исследователей к мысли о необходимости изучения видов с разных позиций. Так, В. Г. Траншель [3] отмечает, что виды паразитных грибов, в том числе ржавчинные, характеризуются помимо морфологических признаков отношением их к питающему растению. Последнее можно проверить экспериментально. М. К. Хохряков [76] рекомендует учитывать все возможные характеристики вида: морфологические, биохимические, генетические. Свою приверженность к применению различных критериев для разграничения видов в противоположность только одной высказывает и Э. Х. Пармасто [63]: «морфологические различия, нескрещивание, стерильность гибридов, экологическая, географическая или генетическая определенность – все необходимо учесть, но ни один

из них отдельно не является определяющим». Такой подход, без сомнения, приблизит исследователя к созданию более объективной характеристики вида и существенно углубит знания о данном таксоне. Но на практике он приемлем для идентификации единичных, экономически важных видов и нереален для классификации целых групп грибов, состоящих из десятков, сотен и тысяч видов. Тем не менее думается, что любая дополнительная информация о виде расширяет границы нашего познания о нем и заслуживает серьезного внимания, поскольку разграничение их только по морфологическим или только биологическим признакам приводит к серьезным ошибкам.

2. 2. Терминология и номенклатура, их значение в таксономии

Литературные источники все еще пестрят различными терминами, используемыми для обозначения форм спороношений ржавчинных грибов, тем не менее в последние годы отмечаются некоторые сдвиги в сторону их упорядочения. Этому предшествовали публикации ряда известных урединологов [77–80], обосновавших правомочность применения только определенных терминов для обозначения соответствующих стадий ржавчин. Проблема рассматривается с точек зрения морфологии, физиологии и генетики грибов в онтогенезе и латинской этимологии употребляемых слов. В настоящее время большинством зарубежных и отечественных микологов приняты термины: *pusnium*, *aecium*, *uredinium*, *telium* и *basidium*. Между тем часть урединологов осталась на прежних позициях и продолжает использовать привычную еще со времен de Bary и Tulasne терминологию: спермогонии, спермации, эцидии, эцидиоспоры, уредопустулы (уредокучки), уредоспоры, телейтопустулы (телейтокучки), телейтоспоры, базидии, базидиоспоры, принятую также корифеями советской микологии [3, 5, 8, 77] в своих капитальных трудах.

Еще в 1905 г. Arthur [77] предложил использовать следующие термины: *pusnium*, *aecium* и *telium*. Savile [79] полностью принял данную терминологию. З. М. Азбукина [80] также считает ее правильной, но вместо термина “пикнидий” она рекомендует использо-

вать “спермогоний”, так как последний больше соответствует биологической природе этой стадии. Laundon [78], соглашаясь с Arthur [77], предлагает добавить термин “*basidium*” для обозначения базидиальной стадии. Не вдаваясь в более детальный анализ мнений различных авторов по рассматриваемому вопросу, отметим, что в своих работах мы использовали терминологию, предложенные Arthur [77] и Laundon [78] с изменением, внесенным З. М. Азбукиной [80]. Она принята в настоящее время подавляющим большинством микологов.

Если номенклатура ржавчинных грибов, встречающихся на дикорастущих злаках, сохраняется более или менее стабильно, то в отношении ржавчинников зерновых культур этого сказать нельзя, так как интерес специалистов различных профилей к ржавчинным грибам культурных растений несравненно больше, чем к ржавчинникам дикорастущей флоры. Отсюда и множество синонимов названий этих организмов, и различное толкование номенклатуры и таксономического положения каждого вида. Остановимся на некоторых из них.

Urban и Markova [81] делят *Puccinia graminis* Pers. на два подвида и дают каждому из них усложненное название. Так, популяции с относительно крупными и удлинено-эллипсоидными или яйцевидными урединиоспорами, встречающимися на гексаплоидных пшеницах и дикорастущих злаках родов *Hordeum*, *Aegilops*, *Avena*, *Agropyron*, *Eremopyrum*, *Dasypyrum*, *Bromus*, *Festuca* они относят к подвиду “*graminis*” и предлагают назвать *P. graminis* Pers. subsp. *graminis*. Затем Urban делит данный подвид еще на две вариации: “*graminis* Urb.”, хозяевами которой являются виды *Aegilops*, *Elymus*, *Hordeum*, *Triticum*, и “*stackmani* Urb.”, встречающиеся на видах *Agropyron*, *Elytrigia*, *Avena*, *Roegneria* и *Secale*.

Популяции же стеблевой ржавчины с мелкими яйцевидными урединиоспорами на *Dactylis glomerata*, *Poa angustifolia*, *P. pratensis*, *Lolium perenne*, *L. persicum*, *Cynosurus echinatus*, редко на *Bromus* sp., *Avena sterilis*, *Hordeum bulbosum*, *H. murinum*, *Festuca granatensis* авторы предлагают относить к подвиду “*graminicola*” и называть *Puccinia graminis* Pers. subsp. *graminicola* Urban.

Думается, что такое номенклатурное усложнение, кроме неудобств, никакой существенной практической пользы не принесет.

Нам представляется, что деление вида на специализированные формы и расы вполне достаточно, когда это необходимо. Разграничение подвидов по размерам урединиоспор может привести к ошибкам, так как уловить достоверные различия только по данному признаку очень сложно. Помимо генетических задатков на размеры урединиоспор может влиять множество биотических и абиотических факторов среды.

Номенклатура бурой ржавчины пшеницы еще больше запутанная. Предлагались различные варианты: 1) выделить ее в самостоятельный вид под названием *Puccinia triticina* Erikss., [82]; 2) включить, как специализированную форму в *P. dispersa* Erikss. et Henn., [83], или в *P. recondita* Rob. ex Desm. [84]; 3) рассматривать как вариацию в составе сборного вида *P. rubigo-vera* Vint.[85] или *P. perplexans* Plowg., [86]; 4) объединить на основании общности эциальных хозяев (видов *Thalictrum*) с другими бурыми листовыми ржавчинами, поражающими эгилопс, пырей и близкие к ним виды злаков под названием *P. persistens* Plowg., и придать каждой из них статус специализированной формы (f. sp.) [3, 87–89]: М. К. Хохряков [90] включает в данный вид в качестве специализированных форм около 10 видов бурых листовых ржавчин, описанных ранее как самостоятельные виды. При этом он группирует последние на подвиды на основании общности эциальных хозяев (*Thalictrum*, *Leptopyrum*, *Clematis*, *Anchusa*, *Isopyrum*).

До середины 70-х годов микологи СССР называли бурую листовую ржавчину пшеницы *P. triticina* Erikss. В настоящее время почти все микологи отказались от такого названия. Часть из них перешла на названия *P. recondita* Rob. ex Desm., хотя ошибочность его была доказана еще Urban [86]. Другая половина, включая и нас, считает, что данный гриб является одним из специализированных форм *P. persistens* Plowg., так как название *P. recondita* Rob. ex Desm. исконно принадлежит бурой ржавчине ржи [7, 90, 91].

Нет единого мнения также относительно таксономии и номенклатуры корончатых ржавчин злаков. На сегодня описано более десятка таких видов [3, 5, 7], но таксономия и номенклатура их все еще остаются спорными. В частности, предлагают объединить все эти виды в один — *P. coronata* Sda., а входящие в него виды считать специализированными формами или же выделить их в составе слож-

ного вида в качестве нескольких биологических групп в зависимости от промежуточных хозяев, с последующим разделением их на специализированные формы [86].

З. М. Азбукина [7] считает неправильным объединение всех корончатых ржавчин в один вид. Такая точка зрения высказывалась и ранее. Так, Klebahn [92] разделил их на два вида – *P. coronata* Kleb., и *P. coronifera* Kleb. М. К. Хохряков [93] утверждает, что первый вид связан в эциальной стадии с *Frangula alnus*, а второй – с видами *Rhamnus*, причем одна из специализированных форм данного вида поражает культурный овес. Проверка самостоятельности этих двух видов осуществлялась А. Джанузаковым [94] путем скрещивания *P. coronifera* f. sp. *avenae* и *P. coronata* f. sp. *calamagrostidis*. Положительного результата при этом получено не было, хотя контрольные скрещивания одноименных форм всегда давали жизнеспособные потомства. Г. С. Неводовский [6] описывает их как самостоятельные виды и в качестве доказательства указывает на различие питающих растений как в эциальной, так и в урединальной стадиях, хотя признает, что они морфологически неразличимы.

Наши исследования различных корончатых ржавчин, встречающихся в Казахстане, позволили идентифицировать шесть видов данной группы. Между ними существуют различия, достоверно проявляющиеся при симптоматическом, морфометрическом и биоэкологическом анализе их природных популяций.

Возбудителя желтой ржавчины злаков, называвшегося ранее как *P. glumarum* Erikss. et Henn., в настоящее время единодушно именуют *P. striiformis* West. Это вполне соответствует правилам международного кодекса ботанической номенклатуры (Сидней, 1981 г.). Единственное, что все еще окончательно не решено – это таксономический статус желтой ржавчины пшеницы. Urban [85] считает ее вариацией рассматриваемого вида, такой же, как var. *dactylidis* Urban. М. К. Хохряков [93], соглашаясь с таким объединением видов, считавшихся ранее самостоятельными, все же рекомендует опустить их на одну ступень – до уровня специализированных форм. Наши многолетние наблюдения также показали, что имевшиеся между ними различия достаточны для того, чтобы их считать специализированными формами (f. sp. *tritici* и f. sp. *dactylidis*) одного и того же вида *P. striiformis* West.

В отношении названий остальных видов ржавчинных грибов мы придерживались также правил Международного кодекса ботанической номенклатуры (Сидней, 1981 г.). Кстати, на этом конгрессе был принят ряд существенных положений, которые служат правовым инструментом для наведения порядка в номенклатуре и таксономии грибов. В частности, было узаконено, что для всех групп грибов исходной датой считать 1753 г., год выхода Linnaeus "Species Plantarum". Кроме того, санкционированы, т. е. автоматически консервируются, названия грибов, принятых в работах С. Н. Persoon "Synopsis Methodica Fungorum" (1801 г.) и E. Fries "Systema Mycologicum" (1921–1932).

2. 3. Морфологические признаки и местонахождение видов

На злаках паразитируют ржавчинные грибы, относящиеся к двум родам семейства *Pucciniaceae*: *Puccinia* и *Uromyces*. Положение их в системе грибов выглядит следующим образом:

Царство *Mycota*

Класс *Basidiomycetes*

Порядок *Uredinales*

Семейство *Pucciniaceae*

Триба *Puccinieae*

Род *Puccinia*

Род *Uromyces*

Принадлежность видов к тому или иному роду определяется по форме и количеству клеток телиоспор: у видов р. *Uromyces* телиоспоры одноклеточные, а у видов р. *Puccinia* – двух-, редко трех- (четырёх-) клеточные.

Описываемые далее виды приводятся в алфавитном порядке. После названия гриба указываются основные литературные источники, использованные при определении и описании данного вида.

Затем даются симптоматическая, морфологическая и морфометрическая характеристики по каждой из стадий развития гриба. Потом следуют цикл развития ржавчинника и основные экологические и фиточенологические условия, где вид обычно встречается.

После указания растения-хозяина, на котором отмечен гриб, приводятся стадии его развития в момент обнаружения, места и даты нахождения, инициалы и фамилия коллектора. При обнаружении гриба во многих местах указываются только названия районов или областей, на территории которых распространен ржавчинник, а также даты регистрации.

В конце описания ржавчинника указывается его общее распространение на земном шаре. По отдельным видам приводится дополнительная информация (особенности биологии, степень развития, вредоносность и т. д.). Названия промежуточных хозяев ржавчинных грибов даны по системе сосудистых растений, предложенной С. К. Черепановым [95], а основных хозяев, т. е. злаков — по Н. Н. Цвелеву [60].

Род *Uromyces* Link.

Спермогонии большей частью на верхней стороне листьев, погруженные в ткани хозяина, одиночные, в группах, яйцевидные, шаровидные, бутыльчатые, с парафизами, бледно-желтые, бледно-желто-оранжевые. Спермадии слегка овальные, шаровидные, бесцветные.

Эции преимущественно на нижней стороне листьев, иногда на черешках и ветвях, с хорошо развитым короткоцилиндрическим или чашевидным перидием, слегка отгибающимся зубчатым или лопастным краем, рассеянные или в группах, желто-оранжевые. Эциоспоры овальные, шаровидные, иногда многогранные, в цепочках, оболочка тонкая, мелкобородавчатая.

Урединии обычно на нижней стороне листьев, реже на верхней, иногда на влагалищах, черешках, стеблях, подэпидермальные, позже порошащиеся, рассеянные, нередко располагающиеся группами, иногда образующие круги или полукруги. Урединиоспоры одиночные, на ножках, шаровидные, слегка продолговатые, яйцевидные, эллипсоидные, светло-коричневые или желто-бурые; оболоч-

ка равномерно тонкая, шиповатая, иногда бородавчатая; число и место расположения ростковых пор в зависимости от вида колеблется в значительных пределах, иногда поры прикрыты двориками.

Телии преимущественно на нижней стороне листьев и влагалищах, редко на стеблях, темно-коричневые, черные, долгое время прикрытые эпидермисом, затем обнажающиеся. Телиоспоры одноклеточные, эллипсоидные, округлые, грушевидные, яйцевидные; оболочка гладкая или бородавчатая, на вершине не утолщена или утолщена в виде сосочка, прикрывающая ростковую пору; ножка различной длины, ломкая или прочная, бесцветная, светло-серая или темно-серая.

Известно около 600 видов. В Казахстане обнаружено 59 видов, в том числе на злаках 10 видов.

1. *Uromyces alopecuri* Seym.

Sydow [96], Ульянищев [5], Неводовский [6],
Тетеревникова-Бабаян [8]

Спермогонии на верхней стороне листьев, в группах, рассеянные, бокаловидные. Эци на нижней стороне листьев, чашевидные, в группах, желтые; перидий с загибающимися наружу зубчатыми краями. Эциоспоры округлые, яйцевидные, слегка продолговатые, 20–23x15–20 мкм; оболочка 1,5–2 мкм толщ., бесцветная, мелкобородавчатая. Урединии на обеих сторонах листьев, прикрытые эпидермой, мелкие, рассеянные, коричнево-бурые. Урединиоспоры округлые, эллипсоидные, угловатые, 18–28x15–25 мкм; оболочка до 2 мкм толщ., мелкобородавчатая, с 4–6 ростковыми порами. Телии преимущественно на нижней стороне листьев, рассеянные, прикрытые эпидермой, иногда сливающиеся, темно-коричневые, черные; парафизы немногочисленные, вытянутые, на конце заостренные, темно-коричневые. Телиоспоры яйцевидные, грушевидные, эллипсоидные, 20–35x18–25 мкм; оболочка 1,5–2 мкм толщ., на вершине утолщенная до 4 мкм, гладкая, светло-коричневая; ножка короткая, бесцветная или коричневая, прочная.

Цикл развития – разнохозяйинный *Eu-Uromyces*. Спермогонии и эци на *Ranunculus*; урединии и телии на *Alopecurus*.

В Казахстане обнаружен*: На *Alopecurus pratensis* L., II, III – Актюбин. обл., 1951, Н. Лавров (точное местонахождение и дата сбора не указаны); Джамбул. обл., Джувалинский р-н, 4. 07. 1982, С. А. Абиев.

Общ. распр.: Европа, Азия, Сев. Америка.

2. *Uromyces dactylidis* Otth

Sydow [96], Klebahn [97], Savulescu [98], Неводовский [6],
Ульянищев [5], Азбукина [7], Тетеревникова -Бабаян [8]

Спермогонии на обеих сторонах листьев, преимущественно на верхней стороне, 120–135 мм в диам., светло-желтые, рассеянные или в группах, с парафизами. Эции на нижней стороне листьев и черешках, на желтых пятнах, в небольших группах, бокаловидные, чашевидные, с расщепленным и отогнутым краем перидия. Эциоспоры в цепочках, тупомногогранные, шаровидные, 18–25x15–20 мкм, желтые, оранжево-желтые; оболочка 1–1,5 мкм толщ., мелкобородавчатая.

Урединии главным образом на верхней стороне листьев, рассеянные, слегка продолговатые, овальные, мелкие, до 1 мм дл., оранжевые, желто-коричневые, остающиеся долгое время под эпидермой, затем порошащие, со скудными, булавовидными парафизами или без них. Урединиоспоры шаровидные, яйцевидные, слегка продолговатые, 22–29x19–25 мкм; оболочка шиповатая, 1–2 мкм толщ., ростковых пор 5–8, рассеянные, обычно с небольшими двориками. Телии в основном на нижней стороне листьев, нередко сливающиеся, прикрытые эпидермой, темно-бурые, черные; парафизы темно-коричневые, бурые. Телиоспоры обратно-яйцевидные, слегка продолговатые, грушевидные, на верхушке закругленные или слегка суженные, у основания конусовидные, 20–30x16–22 мкм; оболочка 1–2 мкм толщ., на вершине до 3–4 мкм толщ., гладкая; ножка 30–40 мкм, бесцветная, светло-серая, коричневая, обламывающаяся.

* Сохранены прежние названия административных районов, областей, населенных пунктов, учреждений и организаций на указанные даты. Римскими цифрами обозначены стадии развития грибов (0 – спермогонияльная, I – эцио-, II – урединио-, III – телио-, IV – базидиальная).

Цикл развития – разнохозяйинный *Eu-Uromyces*. Спермогонии и эдии на *Ranunculus*, урединии и телии на *Dactylis*. Встречается в лесах и лесополосах, по берегам рек и озер, на склонах гор.

В Казахстане обнаружен: На *Ranunculus polyanthemos* L., I – окрестности г. Талгара, 16. 05. 1936, Малое Алма-Атин. ущ., Горельник, сев. склон, 9. 08. 1946, М. Кузнецова (по Неводовскому, 1956). На *Dactylis glomerata* L., II, III – Талгар, в саду, 6. 05. 1936, Г. С. Неводовский; Восточно-Казахстан. обл., Калбинский хребет, сев. склон, 8. 08. 1972, Джунгарский Алатау, лев. берег р. Тентек, осиново-березовый лес, 1. 08. 1972, З. М. Бызова; небольшими очагами распространен в горных и предгорных районах Талды-Курган. (на холмах в окр. сел. Текели, Ключевое, Андреевка, Герасимовка, Уч-Каинды, Лепсинск, Байжурек, в горах Айрык-Тау, вдоль трассы Жылыанды-Герасимовка, поймы рр. Большой Баскан и Тентек, 07. 1980), Алма-Атин. (ГБС АН РК, ур. Медео, Талгар, горы Тогуз-Булак, 07-08. 1985–1987) и Восточно-Казахстан. (окр. сел. Серебрянск, Мариногорка, Самарка, 07-08. 1988) областей, С. А. Абиев.

Местами в небольших очагах развитие болезни достигает эпифитотийного уровня. Телии формирует довольно часто, но менее интенсивно.

Общ. распр.: Европа, Азия, Сев. Африка, Новая Зеландия, Сев. Америка.

3. *Uromyces ferganensis* Trans. et Eremeeva

Ульянищев [5], Карбонская [10], Калымбетов [24].

Спермогонии и эдии не известны. Урединиоспоры в телиях, округлые, 20–29х22–28мкм; оболочка до 3 мкм толщ., шиповатая; с 5–6 ростковыми порами. Телии на верхней стороне листьев, располагающиеся в строчку, местами сливающиеся, до 3 см дл., темно-коричневые, черные, рыхлые. Телиоспоры овальные, шаровидные, яйцевидные, 23–30х20–24 мкм; оболочка до 5 мкм толщ., на вершине до 8 мкм толщ.; ножка 50 мкм дл., обламывающаяся на середине, бесцветная.

Цикл развития не изучен. Урединии и телии на *Stipa*.

В Казахстане обнаружен: На *Stipa caucasica* Schmalh., II, III – Большой Кемин, ур. Акташкора, 20. 05. и 17. 06. 1956, Б. К. Калым-

бетов; Чу-Илийские горы, окр. с. Суганда, 30. 05. 1958, З. М. Бызова. На *S. kirghisorum* P. Smirn., II, III – Большой Кемин, ур. Карагайлыбулак, 28. 08. 1954, Н. А. Гамалицкая.

Общ. распр.: Азия.

4. *Uromyces festucae* Syd.

Savulescu [98], Калымбетов [24], Ульянищев [5]

Спермогонии преимущественно на верхней стороне листьев, погруженные, округло-кувшиновидные, желтые, светло-желтые, 80–100 мкм в диам.; перидий выступает над покровной тканью хозяина. Эци на нижней стороне листьев, бокаловидные, рассеянные, желто-оранжевые. Эциоспоры тупомногогранные, шаровидные, 17–20х18–24 мкм; оболочка 1–1,5 мкм толщ., бесцветная, мелко-бородавчатая. Урединии на верхней стороне листьев, мелкие, слегка продолговатые, до 0,5–0,7 мкм дл., рассеянные, светло-коричневые, оранжевые, порошачие. Урединиспоры округлые, короткоэллипсоидные, яйцевидные, светло-желто-бурые, 25–30х20–25 мкм; оболочка бесцветная, 1,5–2 мкм толщ., мелкошиповатая, ростковых пор 4–8, рассеянные. Телии на верхней стороне листьев, располагающиеся вблизи урединиев, часто сливающиеся, черные, долго прикрытые эпидермой хозяина, затем обнажающиеся; парафизы лентовидные, бурые или светло-бурые. Телиоспоры яйцевидные, грушевидные, эллипсоидные, на верхушке конически притупленные, как бы скошенные или сосковидно вытянутые, к основанию суженные, 20–36х20–23 мкм; оболочка 2–3 мкм толщ., на вершине 3–5 мкм толщ., бурая; ножка прочная, до 40–50 мкм дл., светло-серая, серо-коричневая.

Цикл развития – разнохозяйный *Eu-Uromyces*. Спермогонии и эци на *Ranunculus*, урединии и телии на *Festuca*. Встречается на склонах холмов и гор, в поймах рек, тугайных зарослях.

В Казахстане обнаружен: На *Festuca* sp., II, III – Алма-Ата, Бот. сад, 17. 06. 1954, Б. К. Калымбетов. На *F. rubra* L., II, III – Алма-Атин. обл., Уйгурский р-н, с. Ақтам, 21. 06. 1984, Кегенский перевал, 29. 06. 1984, горы Шаладыр, вост. склон, 24. 06. 1984, С. А. Абиев. На *F. arundinaceae* Schreb. subsp. *orientalis* (Hack.), Tzvel., II, III – Актюбин. обл., Мартукский р-н, степное разнотравье,

22. 06. 1985, Новороссийский р-н, пойма реки у с. Магаджановский,
16. 06. 1985, Алгинский р-н, степь, 22. 06. 1985, С. А. Абиев. На *F. tianschanica* Roschev. (*F. alata*), III – Алма-Атин. обл., Большой Кемин, ур. Дюрс (2800 м над ур. м.), 1. 12. 1954, Б. К. Калымбетов. На *F. sulcata* (*F. valesiaca* subsp. *sulcata*), III – Алма-Атин. обл., Большой Кемин, ур. Копбулак, 5. 08. 1954, Н. А. Гамалицкая; Бот. сад, 1. 12. 1936, II – Талгарская щель, 27. 05. 1936, Малое Алматинское ущ., на высоте 2300 м над ур. м., 29. 08. 1946, М. Кузнецова (по Г. С. Неводовскому, 1956).

Общ. распр.: Европа, Азия.

5. *Uromyces fragilipes* Tranz.

Траншель [3], Ульянищев [5], Карбонская [10]

Спермогонии, эции и урединии не известны. Телии на обеих сторонах листьев, на светло-желтых пятнах, до 3 мм в диам., состоящие из отдельных мелких гнезд, разделенных между собой узкими, бурыми палисадовидными парафизами, в начале прикрытые пузыревидно приподнятой эпидермой, затем разрывающиеся, буро-каштановые, порошачие. Телиоспоры шаровидные, эллипсоидные, яйцевидные, 20–27×16–20 мкм; оболочка гладкая, 1,5–2 мкм толщ., бурая; ножка бесцветная, короткая, прочная.

Цикл развития – разнохозяйинный *Eu-Uromyces*. Спермогонии и эции не известны, урединии и телии на *Eremopyrum* и *Secale*.

В Казахстане обнаружен: На *Eremopyrum orientale* (L.) Jaub. et Spach., II, III – горы Чу-Илийские, Хантау, 26. 05. 1958, З. М. Бызова.

Общ. распр.: Азия.

6. *Uromyces graminis* (Niessl) Diet.

Траншель [3], Savulescu [98], Неводовский [6],
Ульянищев [5], Тетеревникова-Бабаян [8]

Спермогонии на обеих сторонах листьев, преимущественно на верхней, в небольших группах между эциями, медвяно-желтые. Эции главным образом на нижней стороне листьев, черешках, цветоножках, молодых плодах, в группах на желтых пятнах, пораженные уча-

стки несколько гипертрофированы; перидий вначале прикрыт эпидермой, потом выступает в виде цилиндра до 1–1,5 мм выс., наружная стенка тонкая, внутренняя утолщенная, бородавчатая, верхний край зубчатый, клетки перидия продолговатые и плоские, 50–70х20–30 мкм. Эциоспоры шаровидные, эллипсоидные, яйцевидные, угловатые, 20–33х20–27 мкм; оболочка 3–4 мкм толщ., густобородавчатая, охристо-желтоватая, с 3–6 ростковыми порами. Урединии в основном на верхней стороне листьев и влагалищах, в линейных подушечках, мелкие, продолговатые, округлые, 0,2х0,5 мм, в группах, бурые, коричневые, порошачие. Урединиоспоры шаровидные, эллипсоидные, 20–30х20–25 мкм; оболочка 3–4 мкм толщ., шиповатая, светло-буровато-желтая, с 6–10 рассеянными ростковыми порами. Телии на верхней стороне листьев и влагалищах, продолговатые, иногда сливающиеся в линии, рассеянные, мелкие, 0,1–0,2х0,2–2 мм, вначале прикрытые эпидермой, позднее раскрывающиеся, плотные, черные. Телиоспоры яйцевидные, обратно-яйцевидные, эллипсоидные, 24–32х18–25 мкм, на вершине широкоокруглые, конически приплюснутые, коричневые; оболочка гладкая, 1–2 мкм толщ., на вершине до 6–9 мкм толщ., бесцветная, светло-серая; ножка 40–60 мкм дл., каштаново-бурая, прочная.

Цикл развития – разнохозяйинный *Eu-Uromyces*. Спермогонии и эции на *Astrodaucus*, *Ferula*, *Laserpitium*, *Heraclium*, *Seseli*, *Zosima*, урединии и телии на *Melica*. Встречается в предгорной степи, на балках, в ущельях и склонах гор.

В Казахстане обнаружен: На *Ferula alata* Lipsky., I – Талгарская щель, 24. 07. 1935, Г. С. Неводовский. На *Melica ciliata* L., II, III – Алма-Ата, Бот. сад, 29. 08. 1937, Талгарская щель, северо-западный склон, 24. 07. 1935, Г. С. Неводовский, Алма-Ата, Бот. сад, участок лекарственных растений, 12. 07. 1953, Б. К. Калымбетов. На *Roegneria abolinii* Nevski, III – Семипалатин. обл., Вост. Тарбагатай, пойма р. Кзыл-Тасты, 2. 08. 1950, М. П. Васягина. На *Melica jacquemontii* Desne., II, III – выше Тургенского ущелья по обочине дороги в Ассы, 5. 07. 1974, Талды-Курган. обл., сев. с. Аксу и сев. склон гор в Аксуском р-не, 31. 07. 1980, С. А. Абиев. На *Melica transilvanica* Schur., III – Киргизский Алатау, на терр. Меркенского района, вост. склон, 1. 07. 1981, Восточно-Казахстан. обл., Серебрянский р-н, склоны и ущелья гор, 2. 06. 1988, С. А. Абиев.

Общ. распр.: Европа, Азия, Африка.

7. *Uromyces halstedii* de T. ex Sacc.

Saccardo [99], Траншель [3], Азбукина [7]

Спермогонии на обеих сторонах листьев, в группах. Эции на нижней стороне листьев, в группах, образующих круги, без перидия. Эциоспоры шаровидные, широкоэллипсоидные, 20–24x19–22 мкм; оболочка 1 мкм толщ., бесцветная, тонкобородчатая. Урединии на обеих сторонах листьев, преимущественно на нижней, мелкие, рассеянные, группами, не сливающиеся, слабо порошачие, желто-бурые; парафизы головчатые, 46–60x10–25 мкм, коричневые, светло-бурые. Урединиоспоры яйцевидные, слегка продолговатые, эллипсоидные, 18–25x15–22 мкм; оболочка 1,5–2 мкм толщ., светло-серая, с 3 экваториальными ростковыми порами. Телии в основном на нижней стороне листьев, в группах, реже рассеянные, чаще сливающиеся, обнаженные, темно-бурые, черные. Телиоспоры обратно-яйцевидные, обратно-конические, 20–30x15–22 мкм, на вершине с корончатыми выростами до 4–7 мкм выс., у основания суженные, светло-бурые, темно-коричневые; оболочка 1,5–2 мкм толщ., на вершине 5–8 мкм толщ., гладкая; ножка прочная, светло-бурая, коричневая, до 30–35 мкм дл.

Цикл развития – разнохозяйинный *Eu-Uromyces*. Спермогонии и эции на *Trillium*, урединии и телии на *Leersia*. В. Г. Траншель указывает на то, что в Северной Америке данный вид может развиваться и на *Brachyelytrum erectum* Beauv.

В Казахстане обнаружен: На *Leersia oryzoides* (L.) Sw., II, III – Алма-Атин. обл., Нарынкольский р-н, в тугаях, поймах рек, по берегам оросительных систем, среди посевов орошаемых зерновых, 15–30. 07. 1975, С. А. Абиев.

Общ. распр.: Азия (СССР, Корея, Китай, Япония), Сев. Америка.

8. *Uromyces poae* Rab.

Ульянищев [5], Неводовский [6],
Тетереvникова-Бабаян [8], Траншель [3]

Спермогонии преимущественно на верхней стороне листьев, медвяно-желтые. Эции на нижней стороне листьев в группах;

перидий чашевидный, с отогнутым краем, наружная клетка сильно утолщена, 7–8 мкм, внутренняя тоньше, 3–4 мкм, густобородавчатая. Эциоспоры в цепочках, округло-угловатые, тупомногогранные, 17–24x13–20 мкм; оболочка до 1 мкм толщ., мелкобородавчатая. Урединии на обеих сторонах листьев, рассеянные или расположенные линейными рядами, мелкие, эллипсоидные, ланцетовидные, 0,2–0,3 мм, долго прикрытые эпидермой, затем раскрывающиеся по длине соруса, желто-коричневые. Урединиоспоры яйцевидные, шаровидные, 15–25x14–24 мкм; оболочка 2–2,5 мкм толщ., шиповатая, с 5–8 рассеянными ростковыми порами. Телии подобны урединиям, на обеих сторонах листьев, мелкие, сливающиеся, долго остающиеся прикрытыми эпидермой, темно-коричневые, блестящие, иногда образующие вокруг урединия полукруглые или круговидные фигуры, внутри разделенные многочисленными парафизами на отдельные гнезда. Телиоспоры обратно-яйцевидные, грушевидные, угловато-эллипсоидные, на верхушке закругленные, плоские, неравнобокие, 18–33x14–22 мкм, светло-бурые, светло-каштановые; оболочка 1–2 мкм толщ., на вершине до 2–4 мкм и более толщ., темноокрашенная, гладкая; ножка 3–5 мкм толщ., от бесцветного до бурого, хрупкая.

Цикл развития – разнохозяйинный *Eu-Uromyces*. Спермогонии и эции на *Ranunculus* и *Ficaria*, урединии и телии на *Poa*. Встречается в холмистых предгорьях, пойменных тугаях, нижнем горном лесном поясе.

В Казахстане обнаружен: На *Ranunculus sp.*, 0,1 – Алма-Атин. обл., Талгар, склон сопки, рядом с остатками *Poa pratensis L.*, с обильными перезимовавшими телиоспорами, 16. 05. 1936, В. Г. Траншель. На *Poa bulbosa L.*, II, III – Алма-Ата, Бот. сад, 5. 08. 1955, Б. К. Калымбетов; Джамбул. обл., горы Чу-Илийские, Хантау, окр. ст. Эспе, с. Георгиевка, 27. 05–7. 06. 1958, З. М. Бызова; III – Кара-Тау, ущ. Актогай, 15. 07. 1949, на гербарной этикетке коллектор не указан. На *P. pratensis subsp. angustifolia (L.) Arcang.*, III – Алма-Атин. обл., Талгар, склон сопки, 16. 05. 1936, Г. С. Неволовский; Каскеленская щель, зап. склон, 26. 06. 1955, на гербарной этикетке коллектор не указан.

В. Г. Траншель [3] отмечает, что на территории СССР обычны расы на *Ranunculus repens* и *Poa nemoralis*, а также *R. auricomus*

и *P. pratensis*. Г. С. Неводовский [6] приводит следующие группировки:

R. ficaria – *P. nemoralis*;

R. ficaria – *P. trivialis*, *P. pratensis*;

R. ficaria – *P. pratensis*;

R. repens и *R. bulbosus* – *P. nemoralis*;

R. repens и *R. bulbosus* – *P. trivialis*;

В Армении промежуточная стадия гриба отмечена на *Ficaria ficarioides* (Bory. et Chaub.) Halaczy.

Общ. распр.: Европа, Азия, Сев. Америка, Сев. Африка.

9. *Uromyces sclerochloae* Tranz.

Sydow [96], Ульянищев [5], Неводовский [6]

Спермогонии и эции не известны. Урединии на обеих сторонах листьев, рассеянные, продолговатые, прикрытые эпидермой, без парафиз. Урединиспоры шаровидные, слегка эллипсоидные, 17–25x16–27 мкм; оболочка шиповатая, с 2–3 ростковыми порами. Телии на обеих сторонах листьев, мелкие, скученные, сливающиеся, часто образующие кольца вокруг урединиев, прикрытые эпидермой, черные; парафизы линейные, темно-бурые. Телиоспоры яйцевидные, 20–28x15–20 мкм; на вершине закругленные, к основанию оттянутые; оболочка на вершине до 3 мкм и более толщ., бурая, гладкая; ножка короткая, прочная.

Цикл развития не изучен. Урединии и телии на *Sclerochloa*.

В Казахстане обнаружен: На *Sclerochloa dura* (L.) P. В., II, III – Чимкент. обл., низкие горы к ст. Ак-Джар, 12. 05. 1914, З. А. Минкевич (по Г. С. Неводовскому, 1956); Красногорское плато, окр. с. Актас, предгорная долина, 5. 06. 1958, З. М. Бызова.

Общ. распр.: Азия (Центр. Азия).

10. *Uromyces stipinus* Tranz. et Eremeeva

Неводовский [6], Ульянищев [5], Карбонская [10]

Спермогонии, эции и урединии не известны. Телии на верхней стороне листьев, выступающие из-под щелевидно-разорванной эпидер-

мы, порошащиеся. Телиоспоры яйцевидные, продолговатые, светло-бурые, с прозрачной, до 11 мкм выс. и 8 мкм шир., покрывкой или сосочком; ножка легко обламывающаяся.

Цикл развития – *Micro-Uromyces*. Телии на *Stipa*.

В Казахстане обнаружен: На *Stipa rubens* Smirn., III – Карагандин. обл., у горы Кызыл-Чок, 27. 06. 1890, С. Коржинский. На *Festuca* sp., III – Алма-Ата, Бот. сад, 17. 06. 1954, на гербарной этикетке коллектор не указан.

Общ. распр.: Азия (Центр. Азия).

Род *Puccinia* Pers.

Спермогонии на обеих сторонах листьев, преимущественно на верхней, одиночные или в группах, на оранжевых пятнах, полупогруженные, шаровидные, короткоцилиндрические, грушевидные, бокаловидные, светло-каштановые, желто-коричневые, с устьищем на вершине. Сперматии шаровидные, эллипсоидные, яйцевидные, бесцветные.

Эции главным образом на нижней стороне листьев, черешках, побегах, плодах, рассеянные или в группах, разной величины, иногда вызывающие искривления и гипертрофию пораженных органов, чашевидные, бокаловидные, цилиндрические, обычно с хорошо развитым перидием, более или менее выступающим разорванным, зубчатым и отогнутым краем. Клетки перидия многогранные, ромбовидные, прямоугольные, связанные друг с другом плотно или рыхло; оболочка внешней стенки толстая и гладкая, а внутренняя стенка тонкая и шероховатая. Эциоспоры в цепочках, округлые, овальные, эллипсоидные, многогранные, угловатые, в массе желтые, желто-коричневые, оранжевые; оболочка равномерно тонкая или в верхней части сильно утолщенная, мелкобородавчатая или шиповатая, с различным числом ростковых пор.

Урединии на обеих сторонах листьев, чаще на верхней, влагалищах, стеблях, колосковых чешуях, черешках, осях колоса, одиночные, группами, в строчку, различной формы и величины, иногда линейно сливающиеся, вначале прикрытые эпидермой, а затем поро-

шапке, ржаво-бурые, светло- или темно-коричневые. Урединиоспоры продолговатые, овальные, эллипсоидные, яйцевидные, обратно-яйцевидные; оболочка равномерно утолщенная, бесцветная, бледно-бурая, гладкая, шиповатая или бородавчатая, с различным числом ростковых пор, с двориком или без него.

Телии на обеих сторонах листьев, чаще на нижней, влагилищах, стеблях, колосковых чешуях и остях, одиночные, сливающиеся, темно-бурые, черные, порошачие, с парафизами, разделяющими телии на отдельные гнезда, или без них. Телиоспоры двух-, иногда трех(четырёх) клеточные, одиночные, на ножках, эллипсоидные, булабовидные, конусовидные, веретеновидные, суженноудлиненные, короткоутолщенные, у перегородки слегка или значительно перетянутые, на вершине конусовидно-вытянутые, суженные; клетки спор одинаковые или разной величины и формы, чаще верхняя короче и толще, а нижняя уже и длиннее и сужающаяся к ножке, вершина апикальной клетки усеченная, дугообразно закругленная или сосковидно вытянутая; оболочка темно-серая, темно-коричневая, светло-коричневая, равномерно утолщенная или сильнее утолщенная на вершине, гладкая или с выростами различной величины и формы; в каждой клетке имеется по одной ростковой поре, в верхней клетке она расположена на вершине или несколько сдвинута в сторону, в нижней – у перегородки или сдвинута к основанию; ножка короткая или длинная, разной толщины, бесцветная, темно-серая, светло-серая, прочная или ломкая.

Известно около 2000 видов. В Казахстане обнаружены 203 вида, в том числе на злаках 46 видов.

11. *Puccinia aegilopsis* Maire

Траншель [3], Неводовский [6], Ульянищев [5], Калымбетов [24]

Спермогонии на верхней стороне листьев, в небольших группах, располагающиеся в центре бурых пятен. Эции на нижней стороне листьев, также в группах, но более крупных (до 1 см в диам.), на бурых пятнах с зеленовато-желтым поясом, часто расположенные по краям пятна; перидий белый, чашевидный или короткоцилиндрический, со слабо оттянутым и слегка рассеченным краем; клетки пе-

ридия спаяны слабо, задняя стенка утолщена до 7–9 мкм, внутренняя – до 2–3 мкм и усажена мелкими бородавочками; спороношение обильное, ввиду чего эции, собранные в тесные группы, кажутся сплошными, сливающимися, цвет их темно-оранжевый. Эциоспоры округлые, 25–29х24–27 мкм; оболочка 1–2 мкм толщ., шиповатая. Урединии преимущественно на верхней стороне листьев, одиночные, линейно расположенные, местами сливающиеся в виде штрихов, узкоудлиненные или укороченно-эллипсоидные, 0,5–1,5х0,2–0,3 мм, порошачие, от светло-желтых до светло-коричневых. Телии в основном на нижней стороне листьев и влагалищах, 0,2–1,4х0,1–0,2 мм, прикрытые эпидермой, слегка выпуклые, блестяще-черные, одиночные, иногда сливающиеся как по длине, так и по ширине; парафизы многочисленные, линейные, бурые, разделяющие телии на отдельные гнезда. Телиоспоры булабовидные, на вершине закругленные или слегка сосковидно вытянутые, 32–52х12–16 мкм; оболочка 0,6–1,5 мкм толщ., светло-бурая, на вершине до 3–5 мкм толщ., гладкая; ножка обламывающаяся, короткая.

Цикл развития – разнохозяйинная *Eu-Puccinia*. Спермогонии и эции на *Solenanthus*, *Anchusa* и *Cynoglossum*, урединии и телии на *Aegilops*.

В Казахстане обнаружен: На *Solenanthus circinnatus* Ledeb., II, III – Алма-Атин. обл., пойма р. Малой Алматинки, 06. 1929, Н. Г. Запрометов; Глубокая щель, сев-зап. склон, 27. 05. 1946, М. Кузнецова; Каменное плато, 8. 05. 1938, Талгар, 27. 05. 1935, Г. С. Неводовский; Чимкент. обл., Угамское лесничество, 8. 05. 1974, коллектор не указан. На *Aegilops cylindrica* Host., II, III – Алма-Атин. обл., Алма-Ата, Бот. сад, вторая половина мая 1938, Г. С. Неводовский; Талгарский р-н, 05-06. 1979, Каскеленский р-н, опытные участки КИЗ, 26. 06. 1970, Чимкент. обл., в предгорных холмистых степях Келесского и Ленгерского р-нов, вторая половина мая – начало июня 1982, Джамбул. обл., Джувалинский, Свердловский, Меркенский, Чуйский, Гвардейский р-ны, 05-06. 1979–1981, Талды-Курган. обл., Саркандский и Талды-Курганский р-ны, 05-06. 1980, С. А. Абиев.

Общ. распр.: Европа, Азия, Африка.

12. *Puccinia aeluropidis* Ricker

Неводовский [6], Ульянищев [5], Тетеревникова-Бабаян [8]

Спермогонии не описаны. Эции преимущественно на нижней стороне листьев, обильные, обычно занимающие всю поверхность листа или часть ее, располагаются концентрическими кругами, цилиндрические; перидий около 0,5 мм выс., 0,3–0,4 мм шир., с белым расщепленным и отогнутым краем; клетки перидия 25–30x18–22 мкм, прочно спаянные, наружная стенка до 7–15 мкм толщ., с поперечными штрихами, внутренняя 2–3 мкм толщ., бороздчатая. Эциоспоры угловато-округлые, 14–20x12–16 мкм, оранжевые; оболочка 1–1,5 мкм толщ., бесцветная, густо- и мелкобороздчатая. Урединии на обеих сторонах листьев, главным образом на нижней, влагалищах, встречающиеся смешанно с телиями, 0,5–0,7 мм дл., одиночные, пунктирно сливающиеся, коричневые, темно-коричневые, бурые, порошачие. Урединиоспоры округлые, тупомногогранные, 20–24x17–22 мкм; оболочка 1,5–2 мкм толщ., густо-мелкошиповатая, оливково-бурая; ростковых пор 3–5, с небольшими двориками или без них. Телии в основном на нижней стороне листьев и влагалищах, одиночные, штриховидно сливающиеся, выпуклые, подушковидные, черные. Телиоспоры короткоэллипсоидные, веретеновидные, на верхушке и к ножке закругленные или немного суженные, у перегородки слегка перетянутые, 32–42x18–25 мкм, темно-коричневые; оболочка 1,5–3 мкм толщ., на вершине до 6–8 мкм толщ., гладкая; ножка 70–80 мкм дл., прочная, бесцветная.

Цикл развития – *Eu-Puccinia*. Спермогонии и эции на *Nitraria*, урединии и телии на *Aeluropus*. Встречается на солонцах, по берегам арыков и каналов, лесополосах.

В Казахстане обнаружен: На *Nitraria Schoberi* L., I – Алма-Атин. обл., к югу от Алма-Аты, горы Дегерес, южн. склоны, 10. 06. 1923, В. Титов; Чарын и Аяк-Калкан, 1958, Л. Д. Казенас; Урал. обл., окр. с. Ксык-Камыш, З. Тиховская; Маловодное, Чилик, солончаки, 29. 06. 1937, (по Г. С. Недовскому, 1956); Атбасар, Сергиополь, оз. Балхаш (по В. Г. Транцелю, 1939).

На *Aeluropus littoralis* (Gouan.) Parl., II, III – Алма-Атин. обл., пойма р. Или, 9. 11. 1939, М. Кузнецова; там же, Динамовские уголья,

солончаки, 22. 06. 1974, С. А. Абиев; окр. с. Чилик, 24. 09. 1957, Б. К. Калымбетов; Актюбин. обл., сев-зап. оконечность оз. Чалкар, 10. 08. 1958, Талды-Курган. обл., горы Кендик-Тас, Кербулакские ущелья, 30. 05. 1958, М. П. Васягина, Панфиловский р-н, к-з «Красный Октябрь», 13. 08. 1980, С. А. Абиев; Карагандин. обл., по трассе Каркаралинск-Балхаш, пухлый солончак, 15. 08. 1954, М. П. Васягина; Кызыл-Ордин. обл., между Байгакумом и Кызыл-Ордой, 18. 08. 1963, Б. К. Калымбетов; вдоль реки Сырдарья по всей ее длине на терр. области, 05-06. 1983, С. А. Абиев; Джамбул. обл., берег р. Чу в окр. с. Новотроицкое, 13. 06. 1955, З. М. Бызова; Чуйский р-н, с-з им. Абая, 25. 06. 1981, Мойынкумский р-н, с-з им. Фурманова, 10. 06. 1981, Джамбулский р-н, с-з «Каракемир», 8. 07. 1981, С. А. Абиев; Чимкент. обл., устье р. Келес, 3. 06. 1982, С. А. Абиев; Мангышлак. обл., Мангистауский р-н, с-зы им. Куйбышева и «50 лет Октября», среди посевов озимой пшеницы, ржи и люцерны, по обочинам полей, вдоль каналов, 20-23. 06. 1987, С. А. Абиев.

Общ. распр.: Европа, Азия, Сев. Америка.

13. *Puccinia agropyri* Ell. et Ev.

Неводовский [6], Ульянищев [5], Savulescu [98], Азбукина [7]

Спермогонии преимущественно на верхней стороне листьев, в небольших группах или рассеянные, на желтых пятнах. Эции на нижней стороне листьев, черешках, молодых стеблях, в округлых или слегка продолговатых, выпуклых темно-коричневого или бурого цвета плотных подушечках. На молодых ветвях и черешках гриб вызывает искривления и сильные вздутия, последние сплошь покрываются густо расположенными, как пчелиные соты, белыми эциями, вырастающими от общего основания выпуклого темного мозолистого пятна и составляют параллельные ряды или круги. Высота эциев достигает 1,5 мм, а ширина – 0,2–0,3 мм, к вершине постепенно сужается и завершается узким отверстием. Впоследствии апикальные клетки перидия разрываются и, отгибаясь, широко раскрывают отверстие. Часто происходит поперечный надлом зрелых эциев по середине выс., освобождая массу порошистых эциоспор. Наружная стенка клетки

перидия до 7–10 мкм толщ., внутренняя 3–5 мкм толщ., бородавчатая. Эциоспоры округлые, тупомногогранные, 18–20x18–23 мкм, светло-желтые; оболочка 1–1,5 мкм толщ., густо- или мелкобородавчатая. Урединии в основном на верхней стороне листьев, одиночные, рассеянные, светло-ржавые, коричневые, 0,1–0,2x0,5–0,7 мм, порошачие; разорванная эпидермальная ткань бесцветная. Урединиоспоры округлые, слегка продолговатые, 18–22x24–26 мкм; оболочка 1,5–2 мкм толщ., мелкобородавчатая, бесцветная, с 2–5 рассеянными ростковыми порами, без двориков. Телии на нижней стороне листьев, блестяще-черные, прикрытые эпидермой, рассеянные, сливающиеся как по длине, так и по ширине, располагающиеся между жилками листа, мелкие, крупные, приуроченные главным образом к основанию листа, иногда встречающиеся на влагилицах, 0,1–0,5x0,2–2,8 мм; парафизы коричневые, разделяют телии на отдельные гнезда. Телиоспоры веретеновидные, булавовидно-цилиндрические, верхние клетки к вершине несколько расширенные и дугообразно закругленные или однобоко суженные, нижние вытянутые, у перетяжки и к ножке суженные, 20–25x45–65 мкм, темно-бурые; оболочка 1,5–1,7 мкм толщ., к вершине апикальной клетки утолщенная до 7–9 мкм; ножка короткая, бесцветная, гладкая, ломкая.

Цикл развития – разнохозяйинная *Eu-Puccinia*. Спермогонии и эции на *Clematis* и *Atragene*, урединии и телии на *Agropyron* и *Elytrigia*. Встречается в поймах рек, озер, оросительных систем, лесополосах, тугаях, предгорных степных фитоценозах, ущельях гор, на склонах холмов.

В Казахстане обнаружен: На *Clematis orientalis* L., 0, I – Алма-Атин. обл., пойма р. Чилик, 29. 06. 1937, Алма-Ата, предгорья, по руслу р. Каргалинка, 25. 06. 1941, Г. С. Неводовский; Большой Кемин, 1. 09. 1957, Б. К. Калымбетов; Кызыл-Ордин. обл., Кармакчинский р-н, берега оз. Караколь, 11. 06. 1983, С. А. Абиев. На *C. songarica* Vge., I – Алма-Атин. обл., Сюгатинская долина, между рр. Или и Чарын, 1. 06. 1937, Маловодное, 28. 06. 1937, Г. С. Неводовский, Нарынкольский р-н, горная долина, среди посевов пшеницы, 8. 08. 1976, С. А. Абиев. На *C. integrifolia* L., I – Вост-Казахст. обл., Глубоковский р-н, холмы, южн. склон, 25. 06. 1988, С. А. Абиев. На *C. glauca* Villed., 0, I – Алма-Атин. обл., Нарын-

кольский р-н, южнее с. Текес, 28. 06. 1977, С. А. Абиев. На *Atragene alpina* (L.) Mill., I – Семипалат. обл., Каркаралы, в тенистых ущельях гор, 20. 06. 1890, С. Коржинский (по Г. С. Неводовскому, 1956). На *A. sibirica* L., II – Алма-Атин. обл., Заил. Алатау, сев. склон Монаховой горы, ельники, на высоте 1600 м над ур. м., 16. 06. 1941, Г. С. Неводовский. На *Agropyron pulcherrimum* Grossh., II, III – Алма-Атин. обл., Нарынкольский р-н, долина, разнотравье, 4. 07. 1977, сев. склон горы южнее с. Тогуз-Булак, 15. 08. 1978, С. А. Абиев. На *A. cristatum* (L.) Beauv., III – Урал. обл., Приуральный р-н, лесополоса вдоль трассы Уральск – Даринское, 16. 06. 1986, Акжайикский р-н, сенокосы, 7. 07. 1986, Джембейтинский р-н, лесополосы, сенокосы, 15. 07. 1986, С. А. Абиев. На *A. aucheri* Boiss., III – Чимкент. обл., Аксу-Джабаглин. заповедник, пойма р. Аксу, 4. 08. 1962, М. П. Васягина. На *Elytrigia repens* (L.) Nevski, II – Урал. обл., Чапаевский, Фурмановский, Казталовский, Джембейтинский р-ны, повсеместно в лиманах, естественных сенокосах, лесополосах, тугаях, поймах рек Урал и М. Узень, 21. 06–7. 07. 1986, С. А. Абиев. На *Elytrigia* sp., II, III – Алма-Атин. обл., пойма р. Тургень, юго-зап. склон хребта, 12. 07. 1974; Актюбин. обл., Карабутаковский р-н, степь, 19. 06. 1985; Кзыл-Ордин. обл., Аральский р-н, окр. с. Камысты-Бас, 17. 05. 1983, С. А. Абиев.

Общ. распр.: Европа, Азия, Америка, Австралия.

14. *Puccinia agropyrina* Erikss. (Syn. *P. persistens* Plowr.)

Неводовский [6], Ульянищев [5], Savulescu [98], Азбукина [7]

Спермогонии на обеих сторонах листьев, преимущественно на верхней, круглые, погруженные, на фиолетово-бурых округлых пятнах с каймой, рассеянные или в группах, до 0,1 мм в диам. Эци на нижней стороне листьев, с чашевидно-раскрывающимся перидием с отогнутым и разорванным краем; клетки перидия ромбовидные, плотно спаянные, наружная стенка до 10–12 мкм толщ., внутренняя 2–6 мкм толщ., шиповато-бородавчатая. Эциоспоры тупомногогранные, округлые, 18–26x15–22 мкм; оболочка 1–1,2 мкм толщ., бесцветная, мелкобородавчатая. Урединии главным образом на верхней стороне листьев, рассеянные, в группах, на

желтеющих пятнах, 0,2–0,5х0,5–1 мм, слабопорошачие, коричнево-бурые. Урединиоспоры округлые, яйцевидные, эллипсоидные, 18–27х16–24 мкм; оболочка 1–1,5 мкм толщ., тонкошиповатая; ростковых пор 3–5, с небольшими двориками или без них. Телии на обеих сторонах листьев, часто сливающиеся, темно-коричневые, почти черные, подэпидермальные, разделяющиеся бурыми парафизами на отдельные гнезда. Телиоспоры 30–70х12–16 мкм, булавовидные, часто неравнобокие, на верхушке закругленные или слегка перекошенные, иногда суженные, у перегородки перетянутые, к ножке постепенно сужающиеся; оболочка гладкая, тонкая, на вершине до 4–6 мкм толщ., от светло до темно-бурого цвета; ножка короткая, бесцветная, ломкая.

Цикл развития – разнохозяйинная *Eu-Puccinia*. Спермогонии и эции на *Thalictrum*, урединии и телии на *Elytrigia*, *Agropyron* и *Eremopyrum*. Встречается в предгорных степях, горных долинах, поймах рек и озер, на склонах и в ущельях гор.

В Казахстане обнаружен: На *Thalictrum simplex* L., I – Алма-Атин. обл., Заил. Алатау, Малый Кемин, на высоте 1900 м над ур. м., 12. 06. 1958; Актюбин. обл., пос. Родники, березовые колки, 15. 06. 1962, Н. Ф. Писарева. На *T. minus* L., I – Алма-Атин. обл., Заил. Алатау, Кунгей-Алатау, долины, 7. 07. 1958, Джунгарский Алатау, горы Суыктау, 6. 07. 1956, С. Р. Шварцман; Тургенский лесхоз, сев. склон и ущелья, 16. 06. 1984, С. А. Абиев; Актюбин. обл., Барсуковский лесхоз, 3. 06. 1953, Иргизский р-н, 6. 08. 1960, Н. Ф. Писарева; II – Чимкент. обл., Аксу-Джабагл. заповедник, 16. 06. 1983, Джамбул. обл., пойма р. Чу, окр. с. Фурмановка, 8. 06. 1981, Урал. обл., пойма р. Урал, в р-не обл. центра, 13. 06. 1976, Вост-Казахст. обл., пойма р. Иртыш вблизи Бухтарминской ГЭС, 2. 07. 1988, С. А. Абиев. На *T. collinum* Wallg., I – Павлодар. обл., Урлютюбинский р-н, лесхоз, около с. Тасты, березовые колки, 22. 07. 1962, Н. Г. Деева; Алма-Атин. обл., Нарынкольский р-н, субальпийские луга, 18. 07. 1975, С. А. Абиев. На *T. isopyroides* С. А. Меу., I – Вост-Казахст. обл., горы Тарбагатай, перевал Баймырза, 5. 07. 1958, М. П. Васягина. На *Thalictrum* sp., I – Семипалат. обл., Баян-Аульский заповедник, 13–16. 06. 1890, С. Коржинский (по Г. С. Неводовскому, 1956). На *T. strictum* Ldb., I – Карагандин. обл., Карсакпайский р-н, Улу-Тау, 10. 07. 1936,

Г. С. Неводовский. На *Elytrigia repens* (L.) Nevski, II, III – повсеместно в республике. Гриб и его растение-хозяин, также, как *E. repens*, широко распространен в республике. Имеется более 100 наших личных сборов-образцов и столько же в микологическом гербарии института, собранных и зафиксированных как *P. agropyrina* на *E. repens* С. Коржинским, В. Г. Траншелем, Г. С. Неводовским, С. Р. Шварцман, Б. К. Калымбетовым, Н. Ф. Писаревой, М. П. Васягиной, З. М. Бызовой и др. Гриб обнаружен во всех климатических зонах и высотных горных поясах Казахстана, за исключением альпийского. На *Agropyron caninum* L., II, III – Алма-Атин. обл., Талгарская щель, Марал-Сай, 31. 07. 1936, там же, Гончаровская щель, 28. 08. 1935, Г. С. Неводовский. На *A. pectiniforme* R. et Sch. (= *A. cristatum*, var.), II, III – Акмолин. обл., 12. 06. 1914, Ганешин (по Г. С. Неводовскому, 1956). На *A. trichophorum* Richt., II, III – Южно-Казахст. обл., Бурное, 18. 08. 1942, Кара-Тау, в верховье рр. Бозторгай и Кулан, 12. 06–15. 08. 1949, и ур. Ак-Тогай, 13. 07. 1949, С. Р. Шварцман. На *A. sibiricum* (P. V.) Willd., II, III – Алма-Атин. обл., пойма р. Чилик, 29. 06. 1937, Г. С. Неводовский. На *A. karatavense* N. Pavl., II, III – Алма-Атин. обл., окр. с. Отар, 8. 07. 1949, Г. С. Неводовский; Алма-Ата, Бот. сад, 06. 09. 1959, Б. К. Калымбетов; по дороге из Каркаралинска в Балхаш, 14. 08. 1954, Чимкент. обл., Аксу-Джабаглин. заповедник, ущ. Дарбаза, 4. 08. 1962, М. П. Васягина. На *A. aucheri* Voiss., II, III – Джамбул. обл., Красногорское плато, ниже горы Актас, 13. 09. 1958, З. М. Бызова. На *A. cristatum* (L.) Beauv., II, III – Вост-Казахст. обл., Маркакольский р-н, среди посевов зерновых культур, 15. 07. 1988, С. А. Абиев. На *Elytrigia intermedia* subsp. *pulcherrima* (Grossh.) Tzvel., II, III – Алма-Атин. обл., Нарынкольский р-н, межгорная долина, 1. 08. 1978, окр. с. Чемолган, 15. 06. 1972, Горное ущ. вблизи с. Тогуз-Булак, 25. 08. 1971, Алма-Ата, ГБС, 25. 06. 1970, С. А. Абиев. На *E. alata* (Drob.) Nevski, II, III – Алма-Атин. обл., Нарынкольский р-н, повсеместно, среди посевов пшеницы, 4. 08. 1978, С. А. Абиев. На *E. kasteki* (M. Pop.) Tzvel., II, III – Алма-Атин. обл., Нарынкольский и Кегенский р-ны, среди посевов, предгорья Зайлийского Алатау, 20. 08. 1977, С. А. Абиев.

Общ. распр.: Европа, Азия.

15. *Puccinia agrostidis* Plowr.

Невоводский[6], Траншель[3], Savulescu[98], Ульянищев[5]

Спермогонии чаще на верхней стороне листьев, в небольших группах, погруженные, медвяно-желтые. Эци преимущественно на нижней стороне листьев, в округлых группах, чашевидные, с разорванным и отогнутым краем; наружная стенка клеток перидия до 12 мкм толщ., внутренняя до 4–6 мкм толщ., бородавчатая. Эциоспоры тупомногогранные, 18–22x22–24 мкм; оболочка 1 мкм толщ., мелкобородавчатая. Урединии на обеих сторонах листьев, в основном на верхней, в группах или рассеянные, 0,1–0,2x0,5–0,8 (2–3) мм, порошащие, светло-желтые, светло-коричневые. Урединиоспоры округлые, слегка овальные, яйцевидные, 16–24x14–19 мкм; оболочка бесцветная, светло-желтая, 1–1,5 мкм толщ., мелкогустошиповатая; ростковых пор 2–5, с небольшими двориками или без них. Телии на нижней стороне листьев, мелкие, одиночные, иногда сливающиеся, продолговатые, покрытые эпидермой, плотные, черные, разделенные бурыми парафизами на отдельные гнезда. Телиоспоры булавовидные, на верхушке закругленные или в разной степени перекошенные, тупоконусовидно вытянутые, 30–50x15–20 мкм; оболочка 1,5–2 мкм толщ., на вершине до 5 мкм толщ., светло-коричневая, к основанию почти бесцветная, гладкая; ножка короткая, бесцветная.

Цикл развития – разнохозяйинная *Eu-Puccinia*. Спермогонии и эци на *Aquilegia*, урединии и телии на *Agrostis*. Встречается в лиманах, поймах озер и рек, ущельях гор.

В Казахстане обнаружен: На *Agrostis alba* L., (= *A. gigantea* Roth.), II – Актюбин. обл., сев. Мугоджары, р. Алаталдык, 8. 08. 1960; II, III – Вост-Казахст. обл., Калбинский хр., пойма р. Большая Буконь, 4. 09. 1971, З. М. Бызова; пойма р. Убы около с. Шемонаиха, 29. 06. 1988, Алма-Атин. обл., ГБС АН РК, 25. 06. 1970, Нарынкольский р-н, сев.-вост. с. Какпак, на неудобьях и берегах каналов, 1. 08. 1978, Талды-Курган. обл., Саркандский р-н, окр. сел Герасимовка и Лепсинск, 12. 06–25. 07. 1980, Джамбул. обл., Мойынкумский р-н, пойма р. Чу, 15. 06. 1981, С. А. Абиев. На *A. hissarica* Roshev., II – Алма-Атин. обл., Нарынкольский р-н, сев. с. Костобе, 10. 08. 1976, Чиликский р-н, окр. с. Каракемир, 17. 06. 1980, С. А. Абиев.

Общ. распр.: Европа, Азия, Африка, Австралия.

16. *Puccinia alternans* Arth.

Ульянищев [5], Тетеревникова-Бабаян [8]

Эции на нижней стороне листьев, в небольших группах, чашевидные, желто-оранжевые. Эциоспоры округлые, эллипсоидные, 19–29x13–26 мкм; оболочка 1–2 мкм толщ., бесцветная, мелкобородавчатая. Урединии на верхней стороне листьев, рассеянные, порошащие, желто-коричневые. Урединиспоры шаровидные или широкоэллипсоидные, 20–24x20–22 мкм; оболочка светло-оранжевая, 1–1,5 мкм толщ., шиповатая; ростковых пор 4–6, рассеянные. Телии на нижней стороне листьев, группами, местами сливающиеся, прикрытые эпидермой, черные. Телиоспоры цилиндрические, веретенovidные, на верхушке усеченные, скошенные или однобоковытянутые, реже закругленные или сосковидно суженные, 30–75x18–20 мкм; оболочка 1,5–2 мкм толщ., на вершине до 6–8 мкм толщ., гладкая; ножка короткая, бесцветная.

Цикл развития – разнохозяйинная *Eu-Puccinia*. Спермогонии и эции на *Thalictrum*, урединии и телии на *Bromus* и *Anisantha*. Встречается в оврагах, неудобьях, предгорных холмистых, увалистых местностях.

В Казахстане обнаружен: На *Anisantha tectorum* (L.) Nevski, II, III – Алма-Атин. обл., Куртинский р-н, на терр. с-за Бозойский, 23. 05. 1984, С. А. Абиев.

Общая распр.: Европа, Азия и Сев. Америка.

17. *Puccinia aristidae* Tracy

Неводовский [6], Savulescu [98], Ульянищев [5]

Спермогонии на обеих сторонах, рассеянные или в группах, погруженные, желто-бурые, без устьичных парафиз. Эции преимущественно на нижней стороне листьев, черешках, стеблях, в крупных группах, иногда обхватывающих черешки и стебли кольцом. Пораженные листья сильно деформируются, скручиваются и опадают; перидий слегка выступает из-под эпидермы с надорванным

сверху краем, наружная стенка клеток поперечно-штриховатая, утолщенная, внутренняя – тоньше, палочковидно-бородавчатая. Эциоспоры угловато-округлые, тупомногогранные, яйцевидно-эллипсоидные, 20–23x15–17 мкм; оболочка 1,5–2 мкм толщ., гладкая. Урединии чаще на верхней стороне листьев, одиночные, сливающиеся и образующие щелевидные линии до 5–7 мм дл., располагающиеся между жилками листа, крупные, порошачие, от светло- до темно-коричневых эпидерма хозяина вдоль разрывающаяся. Урединии округлые, широкоовальные, 20–24x22–26 мкм; оболочка 1,5–2 мкм толщ., мелкобородавчатая. Телии на обеих сторонах листьев, в основном на верхней, развивающиеся в урединиях или рядом с ними, сливающиеся и образующие при этом длинную, сильно порошачую линию до 1,5–2 см дл. и 0,5–0,7 мм шир., темно-коричневые, черные. Телиоспоры продолговато-яйцевидные, у перегородки перетянутые, на верхушке закругленные или слегка суженные, к основанию конически сужающиеся, 45–55x22–26 мкм; оболочка гладкая, на вершине слегка утолщенная (до 4–6 мкм); ножка до 30–40 мкм дл., бесцветная, прочная.

Цикл развития – разнохозяйинная *Eu-Puccinia*. Спермогонии и эции на *Heliotropium*, урединии и телии на *Aristida*. Встречается в песчаных пустынях, местах скопления дождевых и талых вод, поймах пустынных рек.

В Казахстане обнаружен: На *Heliotropium* sp., I – Алма-Атин. обл., ст. Или, пески, 27. 06. 1937, Г. С. Неволовский. На *Aristida pennata* Trin., стадия развития не указана – п-ов Косарал, пески Мойын-Кума, Большое Алма-Атин. ущелье, дата не указана, В. Г. Траншель; II, III – Алма-Атин. обл., окр. сел Баканас и Тасмурун, бугристые пески, 28–30. 06. 1957, Б. К. Калымбетов; Илийский р-н, Динамовские угодья, солончаково полынно-злаковые формации, 10. 08. 1972, С. А. Абиев; Джамбул. обл., южн. Кызыл-Кумы, 15 км. сев. Коксу, сыпучие пески, 21. 06. 1957, М. Тартенова; Мойын-Кумский р-н, пойма р. Чу, пески, 8. 06. 1981, С. А. Абиев. На *A. karelinii* (Trin.) Roshev., II, III – Джамбул. обл., Южн. Кызыл-Кумы, сыпучие пески, 12. 06. 1957, М. Тартенова.

Общ. распр.: Европа, Азия, Африка, Сев. и Юж. Америка.

18. *Puccinia arrhenatheri* (Kleb.) Erikss.

Неводовский [6], Savulescu [98], Ульянищев [5]

Спермогонии на обеих сторонах листьев, рассеянные, на побегах между эциев, 80–100 мкм в диам., приустыичные гифы соединены пучками и выступают на 100 мкм. Эции на нижней стороне листьев и молодых ветвях, сплошь покрывающие их или располагающиеся отдельными группами. Пораженные части растений деформируются и образуют “ведьмины метла”; перидий чашевидный или цилиндрический, с разорванным и оттогнутым краем. Клетки перидия прямоугольные, ромбовидные, 20–23x14–18 мкм, наружная стенка 7–10 мкм толщ., гладкая, внутренняя 3–5 мкм толщ., бородавчатая. Эциоспоры одиночные, тупомногогранные, 20–25x23–28 мкм; оболочка около 1 мкм толщ., мелкобородавчатая с желтым содержимым. Урединии чаще на верхней стороне листьев, влагалищах, одиночные, рассеянные, 0,1x0,4 мм, располагающиеся на крупных удлиненных (до 1 см) пятнах от светло-желтого до темно-бурого цвета, занимающих пространство между жилками листовой пластинки; парафизы головчатые, 50–80x10–15 мкм. Урединиоспоры округлые, широкоэллипсоидные, яйцевидные, 22–26x15–18 мкм; оболочка бесцветная, 1–2 мкм толщ., мелкобородавчатая; ростковых пор до 10. Телии на нижней стороне листьев, мелкие, прикрытые эпидермой, черные, разделенные бурыми лентовидными парафизами. Телиоспоры чаще неправильной формы, булаво-видные, ширококонусовидные, 30–45x16–24 мкм, у перегородки слегка перетянутые, на вершине закругленные, однобоко перекошенные или вытянутые; оболочка светло-коричневая, гладкая, 1–2 мкм толщ., на вершине до 2–5 мкм толщ., темноокрашенная; ножка короткая, бесцветная.

Цикл развития – разнохозяйинная *Eu-Puccinia*. Спермогонии и эции на *Berberis*, урединии и телии на *Arrhenatherum*. Встречается в предгорной разнотравной степи, ущельях гор.

В Казахстане обнаружен: На *Berberis heteropoda* Schrenk., 0,1 – Алма-Атин. обл., Талгар, при входе в Монахову щель, 3. 06. 1935, ущ.р. Кенгир, впадающей в Кара-Буру, 13. 06. 1916, И. Райков (по Г. С. Неводовскому, 1956); Малое Алматинское ущелье, по руслу р. М. Алматинки, на высоте 1500 м над ур. м., 9. 05. 1946,

М. Кузнецова (по Г. С. Неводовскому, 1956), Большой Кемин, 13. 09. 1957, Б. К. Калымбетов. На *Arrhenatherum elatius* (L.) J. et C. Presl., II – Алма-Ата, Бот. сад. 20. 07. 1978; II, III – Талды-Курган. обл., окр. с. Сарканда. 5. 07. 1980, С. А. Абиев.

Общ. распр.: Европа, Азия, Сев. Америка.

19. *Puccinia brachypodii* Otth.

Азбукина [7], Ульянищев [5], Неводовский [6], Savulescu [98]

Спермогонии чаще на верхней стороне листьев, на желтоватых пятнах, медвяно-желто-оранжевые, в группах, 100–120 мкм в диам. Эции на обеих сторонах листьев, рассеянные или в рыхлых группах, не вызывающие гипертрофию пораженных участков; перидий цилиндрический, бокаловидный, с рассеченным отогнутым краем, бело-желтый, клетки перидия ромбовидные, внутренняя стенка толще наружной, грубобородавчатая. Эциоспоры округлые, тупомногогранные, 18–24х17–22 мкм; оболочка бесцветная, около 1 мкм толщ., бородавчатая. Урединии чаще на верхней стороне листьев, одиночные, 0,2–0,6 мм дл., расположенные рядами, порошачие, желто-бурые. Урединиоспоры округлые, короткоэллипсоидные, 20–25х16–23 мкм; оболочка бесцветная, светло-желтая, 1–1,5 мкм толщ., густо мелкошиповатая, с оранжевым содержимым и 6–8 ростковыми порами. Телии на обеих сторонах листьев, чаще на нижней, рядами, иногда сливающиеся, прикрытые эпидермой, черные, разделенные головчатыми парафизами на отдельные гнезда. Телиоспоры булавовидные, грушевидные, 35–50х16–25 мкм, на вершине закругленные, усеченные, односторонне слабо вытянутые; оболочка около 1 мкм толщ., гладкая, каштановая, на вершине 5–7 мкм и более толщ., темно-окрашенная; ножка короткая, светло-серо-коричневая. Мезоспоры встречаются.

Цикл развития – разнохозяйная *Eu-Puccinia*. Спермогонии и эции на *Berberis*, урединии и телии на *Brachypodium*. Встречается в предгорных кустарниковых зарослях, ущельях гор, поймах рек.

В Казахстане обнаружен: На *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., II, III – Алма-Ата, Талгар, по р. Кайназарка, 17. 07. 1936, Г. С. Неводовский; Малое Алмагинское ущелье, сев. склон, 12. 09. 1946,

М. Кузнецова. На *B. sylvaticum* (Huds.) Beauv., II – Алма-Ата, заповедник, густой осинник, 14. 08. 1936, Г. С. Неводовский.

Общ. распр.: Европа, Азия.

20. *Puccinia bromina* Erikss.

Траншель [3], Неводовский [6], Savulescu [98], Ульянищев [5].

Спермогонии на верхней стороне листьев, в группах, а на нижней стороне среди эциев, светло-желтые. Эции на нижней стороне листьев, черешках, стеблях, чашелистиках, в группах на коричневых и коричнево-фиолетовых пятнах; перидий чашевидный, с расчеченным и отогнутым краем. Эциоспоры шаровидные или продолговатые, 20–26x17–21 мкм; оболочка почти бесцветная, 1–1,5 мкм толщ., мелкобородавчатая, с оранжевым содержимым. Урединии на обеих сторонах листьев, грязно-бурые, коричневые, одиночные, рассеянные, сливающиеся, 0,3–2 мм дл., порошачие. Урединиоспоры шаровидные, широкоэллипсоидные, 19–28x16–22 мкм; оболочка светло-коричневая, бесцветная, 0,3–1,5 мкм толщ., тонкошиповатая; ростковых пор 6–10, с небольшими двориками. Телии преимущественно на нижней стороне листьев, одиночные, сливающиеся, прикрытые эпидермой, черные; парафизы обильные, бурые, разделяющие телии на отдельные гнезда. Телиоспоры булавовидные, реже цилиндрические, 40–80x17–22 мкм, на вершине округлые, конусовидно вытянутые или усеченные, у перегородки слегка перетянутые; оболочка бурая, 1–1,5 мкм толщ., на вершине до 3–5 мкм толщ., гладкая; ножка до 3–4 мкм толщ., бесцветная, светло-коричневая, прочная.

Цикл развития – разнохозяйинная *Eu-Puccinia*. Спермогонии и эции на *Lithospermum*, *Pulmonaria*, *Symphytum*, урединии и телии на *Bromus*, *Bromopsis*, *Anisantha*; встречается в предгорных степях, на хлебных полях, пустырях.

В Казахстане обнаружен: На *Bromus japonicus* Thunb., II, III – Алма-Ата, по р. Весновка, 8. 07. 1936, Талгар, по обочинам и пустырям, 1935, Г. С. Неводовский; Большой Кемин, 24. 08. 1954, Н. А. Гамалицкая; Алма-Атин. обл., повсеместно, 05. 06. 1984, С. А. Абиев; Чимкент. обл., Ленгерский р-н, пойма р. Каскасу, 14. 06. 1982, Семипал. обл., Маканчинский р-н, терр. к-за «Каратальский»,

21. 06. 1989, С. А. Абиев. На *B. squarrosus* L., II – Алма-Атин. обл., низкогорья Бурундая, 20. 08. 1945, М. Кузнецова (по Г. С. Неводовскому, 1956); Джамбул. обл., пойма р. Эспе, 7. 06. 1981, Урал. обл., Акжакский р-н, среди посевов, на неудобьях, 7. 07. 1986, Талды-Курган. р-н, холмистая степь, 5. 07. 1980, С. А. Абиев. На *B. sterilis* L. (= *Anisantha sterilis* (L.) Nevski), III – Алма-Атин. обл., окр. с. Сергеевское, на хлебных полях, 5. 08. 1924, Парфентьев (по Г. С. Неводовскому, 1956); Большой Кемин, 13. 09. 1957, Б. К. Калымбетов. На *B. oxyodon* Schrenk., III – Сырдарьин. обл., Аулиеатинский р-н, предгорья Алатау, 13. 07. 1909, Доленко (по Г. С. Неводовскому, 1956); Джамбул. обл., Красногвардейское плато, пойма речки, 5. 06. 1958, З. М. Бызова; Алма-Атин. обл., поймы р. Или, 06. 1970–1972, окр. спорткомплекса Медео, 10. 06. 1970, окр. с. Чемолган, 16. 06. 1978, Джамбул. обл., повсеместно среди посевов, на неудобьях, оврагах, по берегам каналов и рек, 06. 1981–1984, Талды-Курган. обл., пер. Архарлы, 20. 06. 1980, С. А. Абиев. На *B. danthoniae* Trin., III – Каратау, скалистое ущелье, Актогай, по склону гор, 15. 07. 1949, С. Р. Шварцман; Алма-Атин. обл., Тургень, южн. склон., берег р. Тургень, 17. 07. 1972, Чиликский р-н, повсеместно, 07. 1984, Чимкент. обл., пойма р. Каскасу в Ленгерском р-не, 14. 06. 1982, С. А. Абиев. На *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub (= *B. inermis* Leys.), II – Алма-Атин. обл., Алма-Ата, Бот. сад, 17. 06. 1936, отроги Терс-Бутака, 07. 1937, Г. С. Неводовский; ГБС АН РК, Уш-Конур, пойма р. Тургень, Енбекши-Казахский и Нарынкольский р-ны, повсеместно, 06–07. 1970–1989, С. А. Абиев; Вост-Казахст. обл., долина р. Чара, 7. 09. 1928, Караганд. обл., Улугау, 3. 08. 1936 (по Г. С. Неводовскому, 1956); Джамбул. обл., Джувалинский и Свердловский р-ны, повсеместно, 06. 1982–1984, Талды-Курган. обл., Каратагальский, Саркандский, Талды-Курганский, Аксуский, Андреевский р-ны, повсеместно, 06. 07. 1980, Вост-Казахст. обл., Глубоковский р-н, холмистая степь, 23. 06. 1988, Урал. обл., Джамбейтинский р-н, среди посевов, на неудобьях, 14. 06. 1986, Актюбин. обл., Алгинский, Мартуковский, Хобдинский р-ны, 06. 1985, С. А. Абиев. На *B. tectorum* L. (= *Anisantha tectorum* (L.) Nevski), II, III – Талды-Курган. обл., Кербулакский р-н, сухая степь, 21. 06. 1980, Кызыл-Ордин. обл., Аральский р-н, окр. с. Камыстыбас, пойма р. Сырдарья, 17. 05. 1983, С. А. Абиев.

Общ. распр.: Европа, Азия.

21. *Puccinia cesatii* Schroet.

Ульянищев [5], Savulescu [98], Неводовский [6]

Спермогонии и эдии не известны. Урединии на обеих сторонах листьев, густо рассеянные или расположенные рядами, одиночные, бурые, подушковидно-выпуклые, прикрытые разорванной эпидермой. Урединиоспоры широкоэллипсоидные, округлые, 21–31х19–26 мкм; оболочка желто-бурая, 3–5 мкм толщ., мелкобородавчатая, 2–4 ростковыми порами; парафизы бесцветные, встречаются среди урединиоспор или отсутствуют. Телии на обеих сторонах листьев, выпуклые, рассеянные, плотные, подушковидные, почти черные, рано обнажающиеся. Телиоспоры широкоэллипсоидные, обе клетки равные, на вершине закругленные, 25–40х23–28 мкм; оболочка гладкая, 1,5–2 мкм толщ., желто-бурая, до каштаново-бурой, на вершине до 10–12 мкм толщ.; ножка бесцветная, длинная, прочная.

Цикл развития – однохозяйная *Hemi-Puccinia*. Урединии и телии на *Andropogon*. Встречается в садах, огородах, по берегам мелких рек, каналов.

В Казахстане обнаружен: На *Andropogon ischaemum* L. (= *Bothriochloa ischaemum* (L.) Keng.), II, III – Джамбул. обл., Курдайский р-н, огороды по арыкам, 6. 06. 1937, Чимкент. обл., Чимкент, в саду, 1. 11. 1931, (по Г. С. Неводовскому, 1956); Алма-Атин. обл., Большой Кемин, ур. Капчагай, 4. 05. 1955, Н. А. Гамалицкая; Маловодное, засоленная степь, 28. 06. 1937 (по Г. С. Неводовскому, 1956).

Общ. распр.: Европа, Азия, Сев. Америка.

22. *Puccinia cinerea* Arth.

Траншель [3], Ульянищев [5]

Спермогонии и эдии не описаны. Урединии на нижней стороне листьев, продолговатые и рассеянные, 0,5–1,5х0,1–0,3 мм, порошачие, желто-оранжевые. Урединиоспоры широкоэллипсоидные, 23–29х18–23 мкм; оболочка светло-коричневая, 1,5 мкм толщ., тонкошиповатая, с 5–6 рассеянными ростковыми порами. Телии на обеих сторонах лис-

тьев, рассеянные, 0,5–1х0,1–0,2 мм, подэпидермальные, пепельные. Телиоспоры конусовидные, продолговатые, 40–50х19–25 мкм; оболочка темно-буро-каштановая, гладкая, 1–1,5 мкм толщ., на вершине до 3–5 мкм толщ.; ножка очень короткая, бесцветная.

Цикл развития – разнохозяйинная *Eu-Puccinia*. Спермогонии и эции на *Halerpestes*, урединии и телии на *Puccinellia* (= *Atropis*). Встречается в тугаях, поймах рек, ущельях гор, низинах, где скапливается талая и дождевая вода.

В Казахстане обнаружен: На *Puccinellia gigantea* Grossh., П, III – Талды-Курган. обл., Алакульский р-н, поймы рек, 8. 08. 1980; Джамбул. обл., Джувалинский р-н, 13. 07. 1983, С. А. Абиев.

Общ. распр.: Азия.

23. *Puccinia coronata* Cda.

Ульянищев [5], Неводовский [6], Азбукина [7], Savulescu [98]

Спермогонии на верхней стороне листьев, погруженные, на желтоватых пятнах, в группах, шаровидные, 80–100 мкм в диам., устье окружено длинными парафизами. Эции преимущественно на нижней стороне листьев, черешках, плодах, плодоножках, на выпуклых губкообразных желтого цвета подушечках, в группах, чашевидные вызывающие гипертрофию пораженных участков; перидий чашевидный, с отогнутым краем, наружная стенка клеток 7–8 мкм толщ., с поперечной штриховатостью, внутренняя тоньше, с палочковидной структурой. Эциоспоры округлые, тупомногогранные, широкоэллипсоидные, 18–24х18–22 мкм толщ., с оранжевым содержимым; оболочка бесцветная, 1–1,5 мкм толщ., густо бородавчатая. Урединии на обеих сторонах листьев, чаще на верхней, рассеянные, иногда сливающиеся, мелкие, 0,2–0,6 мм дл., светло-оранжевые, порошачие; парафизы булабовидные, бесцветные. Урединиоспоры округлые, округло-овальные, широкоэллипсоидные, 21–27х18–20 мкм; оболочка желтоватая, тонкая, 0,6–1 мкм толщ., мелкошиповатая, с 2–4 ростковыми порами. Телии на обеих сторонах листьев, влагалищах, рассеянные, сливающиеся, темно-коричневые, черные, мелкие (менее 1 мм дл.), подэпидермальные, порошачие, со

скудными парафизами. Телиоспоры булавовидные, иногда укороченные, вздутые или скрученные, у перегородки слабо перетянутые, верхняя клетка шире и короче нижней, нижняя к ножке конусовидно суженная, 30–70x15–18 мкм; оболочка 1–1,5 мкм толщ., на вершине до 3–5 мкм толщ., снабженная несколькими различной длины пальцевидными выростами, направленными в разные стороны и образующими коронку; парафизы слабо развиты; ножка до 20 мкм дл., прочная.

Цикл развития – разнохозяйинная *Eu-Puccinia*. Спермогонии и эции на *Rhamnus*, *Frangula*, урединии и телии на злаках многих родов. Встречается в предгорьях, горных ущельях, долинах гор, поймах рек, тугаях.

В Казахстане обнаружен: На *Rhamnus frangula* L., I – Алма-Атин. обл., Талгар, предгорная степь, 28. 06. 1934, Алма-Ата, Бот. сад, весна 1939, Г. С. Неводовский; там же, 05. 1953–1954, Б. К. Калымбетов; на *Agrostis alba* L., II, III – Алма-Ата, Бот. сад, 5. 10. 1936, предгорья, склоны к городу, 26. 08. 1931, Талгарская щель, зап. склон, 28. 08. 1935, Талды-Курган. обл., с. КараБулак, 09. 1931, Г. С. Неводовский; Актюбин. обл., Сев. Мугоджары, р. Алыталдык, 8. 08. 1960, коллектор не указан; Джунгарский Алатау, окр. с. Текели, 13. 08. 1980, С. А. Абиев. На *Bromus oxyodon* Schrenk., II, III – Алма-Ата, Бот. сад, 26. 11. 1936, р. Или, Капчагай, 6. 11. 1936, Г. С. Неводовский. На *Bromopsis inermis* Leys., II – Алма-Ата, Бот. сад, 14. 09. 1936, Г. С. Неводовский; Джамбул. обл., Джувалинский и Джамбулский р-ны, предгорная бугристо-балочная степь, среди посевов зерновых культур и на неудобьях, 07. 1980–1984, Алма-Атин. обл., Чин-Тургенское ущелье, 17. 08. 1974, Уч-Конур, 1800 м над ур. м., 15. 08. 1972, предгорная степь, горные долины, поймы рек, сенокосы Нарынкольского, Енбекши-Казахского, Уйгурского р-нов, 06–07. 1979–1984, Талды-Курган. обл., во всех предгорных р-нах, 06–07. 1980, С. А. Абиев. На *Bromus japonicus* Thunb., II, III – Джамбул. обл., Джувалинский р-н, окр. с. Кантемировка, 07. 1984, Алма-Атин. обл., Нарынкольский р-н, окр. с. Кызтоган, 08. 1977, Чимкент. обл., окр. с. Тескенсу, 25.05.82, С. А. Абиев. На *Bromus* sp., III – Вост-Казахст. обл., окр. с. Николаевка, 25. 08. 1976, коллектор не указан. На *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth., II, III – Алма-

Атин. обл., Алма-Ата, Бот. сад, 27. 10. 1936, Талгар, Гончаровская щель, Каменские песчаные наносы по речке, 28. 08. 1935, Г. С. Неводовский; Талды-Курган. обл., Андреевский р-н, окр. с. Герасимовка, 2. 08. 1980, Заилийский Алатау, ур. Медео, 16. 09. 1980, Актюбин. обл., Новороссийский, Мартукский, Мугоджарский р-ны, сенокосы, пойма р. Жинишке, 06. 07. 1985, С. А. Абиев. На *Poa bulbosa* var. *vivipara* Koel, II, III – Алма-Атин. обл., Алма-Ата, Бот. сад, 7. 07. 1936, Г. С. Неводовский. На *Festuca orientalis* (Hack.) Krecz. et Bobr., (= *F. arundinaceae* subsp. *orientalis* Tzvel.), III – Алма-Атин. обл., Алма-Ата, Бот. сад. 17. 10. 1936, Г. С. Неводовский; Большое Алматин. ущелье, зап. склон, 19. 08. 1980, С. А. Абиев. На *Festuca* sp., Талгар, по р. Кайназарка, 20. 06. 1936, Г. С. Неводовский; на *Elytrigia intermedia* (Host) subsp. *pulcherrima* (Grossh.) Tzvel., II, III – Семипалат. обл., Новошувальбинский р-н, 21. 07. 1989, С. А. Абиев; На *Elytrigia repens* (L.) Nevski, II, III – Алма-Атин. обл., Заилийский Алатау, предгорье, 27. 07. 1979, Талды-Курган. обл., Кербулакский р-н, холмистая степь, 22. 05. 1980, Джамбул. обл., Джувалинский р-н, повсеместно, особенно в поймах рек между балками, 06. 1982–1983, С. А. Абиев. На *Puccinellia gigantea* Grossh., II, III – Талды-Курган. обл., Алакульский р-н, луговые разнотравья, поймы оз. Алакуль, 8. 07. 1980, С. А. Абиев. На *Leymus racemosus* subsp. *racemosus* Tzvel. (= *Elymus giganteus* (Vahl) Pilg.), II, III – окр. г. Алма-Ата, ур. Медео, предгорное разнотравье, 27. 07. 1979, С. А. Абиев.

Общ. распр.: Европа, Азия, Сев. Америка, Сев. Африка, Австралия.

24. *Puccinia coronifera* Kleb.

Неводовский [6], Ульянищев [5], Savulescu [98],

Тетеревникова-Бабаян [8]

Спермогонии на верхней стороне листьев, подэпидермальные, шаровидные, желто-коричневые, 80–100 мкм в диам., с выступающими гифами. Эци на нижней стороне листьев, черешках, плодоножках, плодах, одиночные или в группах, чашевидные; перидий 0,3–0,8 мкм в диам., с отогнутым краем. Эциоспоры тупомногогранные, шаровидные, 18–25x15–17 мкм; оболочка бесцветная,

1–1,5 мкм толщ., мелкобородавчатая. Урединии на обеих сторонах листьев, чаще на верхней, одиночные, сливающиеся, располагаются рядами, прикрытые пузыревидно вздутой, надтреснутой эпидермой, порошачие; парафизы булавовидные, оранжево-желтые. Урединиоспоры шаровидные, широкоовальные, 16–26x14–25 мкм, желтые; оболочка 1–2 мкм толщ., мелкошиповатая, с 4–8 (до 10) неясными ростковыми порами. Телии преимущественно на нижней стороне листьев, одиночные, точковидные, штриховидные, часто сливающиеся и образующие кольцевидные или ромбовидные фигуры, долго прикрытые эпидермой, черные; парафизы хорошо развитые, палисадовидные, разделяют телии на отдельные гнезда. Телиоспоры различной формы, чаще булавовидные, 30–65x12–24 мкм, на вершине закругленные, к основанию суженные, у перегородки слабо перетянутые; оболочка бурая, каштаново-бурая, 1–1,5 мкм толщ., на вершине до 4–5 мкм толщ., снабженная выростами различной формы и размеров, гладкая; ножка короткая, толстая.

Цикл развития – разнохозяйинная *Eu-Puccinia*. Спермогонии и эции на *Rhamnus*, урединии и телии на злаках различных родов. Встречается в предгорьях, нижнем и среднем горных поясах, поймах рек, на лиманах.

В Казахстане обнаружен: *Ha Rhamnus cathartica* L., 0, I – Алма-Атин. обл., Алма-Ата, предгорья, 2. 05. 1932, Бот. сад., 25. 05. 1937, Зайлийский Алатау, Глубокая щель, сев.-зап. склон, 27. 05. 1946, М. Кузнецова; Малое Алматинское ущ., в районе лесхоза, 4. 06. 1956, д/о Медео, 20. 08. 1955, Каменская щель, 20. 05. 1946, Иссыкское ущ., 12. 09. 1957, Б. К. Калымбетов; Чимкент. обл., заповедник Аксуджабаглы, ущ. Талдыбулак, 14. 07. 1968, М. П. Васягина; Акмолин. обл., окр. с. Акмолинск, 26. 05. 1914, Карагандин. обл., сев. часть Карсакпайского р-на, около сопки Карадыр, 6. 06. 1936, Вост-Казахст. обл., Тарбагатай, около с. Урджар, 22. 07. 1930, (Г. С. Неводовский, 1956). На *Avena fatua* L., II, III – Алма-Атин. обл., Алма-Ата, окрестности, 6. 07. 1931, с. Талгар, окрестности, 07. 1934, Г. С. Неводовский. На *A. sativa* L., II, III – Алма-Атин. обл., Алма-Ата, Бот. сад, 18. 09. 1936, окр. с. Талгар, 1934, Г. С. Неводовский. На *Festuca gigantea* (L.) Vill., II, III – Семипалат. обл., хр. Тарбагатай, ущ. Кельды-Мурат, южн. склон, 15. 08. 1948, М. П. Васягина. На *F. karatavica* (Bunge) Fedtsch., II, III – Чимкент. обл., Аксуджабаглин. заповедник, ущ. Талды-Булак, 14. 08. 1968, М. П. Васягина.

На *F. arundinaceae* Schreb., II,III – Алма-Атин. обл., Алма-Ата, горы, Талгар, берег р. Кайназарки, 22. 08. 1935, Г. С. Неводовский. На *Agropyron repens* (L.) P. V. (= *Elytrigia repens* (L.) Nevski), II – Алма-Атин. обл., берег р. Талгарки, 25. 08. 1935, Алма-Ата, предгорья, Глубокая щель, на берегу речки, 26. 03. 1946, М. Кузнецова; Алма-Ата, Бот. сад, коллекционный участок, 16. 07. 1953, Б. К. Калымбетов. На *Bromus* (= *Bromopsis*) *inermis* Leys., II,III – Алма-Атин. обл., Алма-Ата, Бот. сад, коллекционные посевы, 17. 06. 1936, отроги хр. Терс-Бутаг, 07. 1935, Вост.-Казахст. обл., долина р. Чара, 7. 09. 1928, Караганд. обл., Улутау, 3. 08. 1936 (по Г. С. Неводовскому, 1956), Южно-Казахст. обл., с. Бурное, 18. 08. 1949, С. Р. Шварцман; Кустан. обл., Наурызымский р-н, сосновый бор, 18. 08. 1960, Н. Ф. Писарева; Урал. обл., Акжайкский р-н, с-з “Енбекский”, вдоль пшеничных полей, на неудобьях, 8. 07. 1986, Джамбул. обл., Джувалинский р-н, на балках, в оврагах, среди посевов зерновых культур, 07. 1983, С. А. Абиев. На *B. oxyodon* Schrenk., III – Алма-Атин. обл., Алма-Ата, Бот. сад, коллекционные посевы, 27. 11. 1936, Глубокая щель, 6. 08. 1945, М. Кузнецова; Джамбул. обл., Джувалинский р-н, пойменные луга, 8. 06. 1982, С. А. Абиев. На *B. scoparius* L., III – Алма-Атин. обл., Алма-Ата, Бот. сад, участок лекарственных растений, 12. 07. 1953, Б. К. Калымбетов. На *B. japonicus* Thunb., II – Алма-Атин. обл., Алма-Ата, Бот. сад, 12. 07. 1953, Б. К. Калымбетов. На *B. briziformis* Fish., III – Алма-Атин. обл., Алма-Ата, Бот. сад, коллекционный участок, 16. 07. 1953, Б. К. Калымбетов. На *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth., III – Алма-Атин. обл., Алма-Ата, предгорья, Глубокая щель, по руслу ручья, 8. 04. 1946, М. Кузнецова; Бот. сад, 27. 10. 1936, Г. С. Неводовский; Вост.-Казахст. обл., Калбинский хр., Александровские горы, 30. 08. 1971, Урал. обл., Фурмановский р-н, с-з «Аккульский», заливные луга, 28. 06. 1986, Акжайкский р-н, сенокосы, 9. 07. 1986, С. А. Абиев. На *Roegneria canina* Nevski, (= *Elymus caninus* L.), III – Семипалат. обл., хр. Тарбагатай, ур. Ак-Бель, южн. склон, 28. 07. 1949, М. П. Васягина. На *Alopecurus songaricus* Schrenk (= *A. pratensis* L.), III – Заилийский Алатау, Малое Алма-Атинское ущ., юго-вост. склон, луг на Батарейке (2000 м над ур. м.), 7. 10. 1945, М. Кузнецова. На *Dactylis glomerata* L., III – Заилийский Алатау, Малое Алма-Атин. ущ., 30. 07. 1946, М. Кузнецова.

Общ. распр. : Европа, Азия, Сев. Америка, Австралия.

ростковых пор 7–10. Телии преимущественно на нижней стороне листьев, округлые, продолговатые, штриховидные, 0,2–0,8 мм дл., прикрытые эпидермой, сливающиеся, черные; парафизы ленточные, бурые. Телиоспоры 40–75x18–25 мкм различной формы: узко-булавовидные, к вершине и ножке остро конусовидно вытянутые или коротко конусовидные, к вершине тупо закругленные или усеченные, у перегородки в различной степени перетянутые; ножка различной длины, 10–45 мкм дл., ломкая или прочная.

Цикл развития – не исследован. Урединии и телии на *Dactylis*. Встречаются в предгорных степях, на холмах, в ущельях, горных склонах, в поймах горных рек.

В Казахстане обнаружен: На *Dactylis glomerata* L., II, III – Алма-Атин. обл., Алма-Ата, Бот. сад, 14. 07–14. 09. 1936, Талгар, склоны хребтов, 12. 09. 1935, Г. С. Неводовский; ур. Медео, 15. 07. 1984, Кегенский р-н, горные склоны и ущ. вблизи с. Тогуз-Булак, 15. 08. 1976, Талды-Курган. обл., зап. оконечности хр. Джунгарский Алатау, поймы рек Большой Баскан, Тентек, Сарканд, 06. 1980, Вост. - Казахст. обл., Калбинский хр., вблизи сел Самарск и Серебрянск, в ущельях гор, пойме р. Иртыш и прибрежных холмах вблизи Бухтарминской ГЭС, 06. 07. 1988, С. А. Абиев.

Общ. распр. : Европа, Азия.

27. *Puccinia digraphidis* Soppitt.

Ульянищев [5], Тетеревникова-Бабаян [8]

Спермогонии на обеих сторонах листьев, часто среди эциев, округлые, желто-оранжевые. Эции на обеих сторонах листьев, чаще на нижней, в округлых или неправильной формы группах на пожелтевших пятнах, 0,1–0,2 мм в диам., чашевидные; перидий с неправильно разорванными лопастями, клетки перидия ромбовидные, многоугольные, внешняя стенка 6–8 мкм толщ., внутренняя – до 3–4 мкм толщ., бородавчатая. Эциоспоры угловато-округлые, эллипсоидные, 18–26x17–24 мкм; оболочка бесцветная или светло-бурая, 1–1,5 мкм толщ., мелкобородавчатая. Урединии на обеих сторонах листьев, одиночные, рассеянные, в группах, 0,1–0,6 мм дл., подушковидные, коричневые, слабо порошачие. Урединиоспоры шаровидные, широкоэллипсоидные, 19–26x18–24 мкм; оболочка бесцветная, желто-бурая, 1–2 мкм толщ.,

шиповатая. Телии преимущественно на нижней стороне листьев, рассеянные, в группах, иногда сливающиеся, 0,3–1 мм дл., прикрытые эпидермой, черные. Телиоспоры булабовидные, несколько искривленные, обе клетки почти одинакового размера, 35–52х22–25 мкм; оболочка 1–1,5 мкм толщ., гладкая, на вершине до 4–6 мкм; ножка очень короткая.

Цикл развития – разнохозяйинная *Eu-Puccinia*. Спермогонии и эции на представителях различных семейств (*Convallaria*, *Majanthemum*, *Paris*, *Polygonatum*, *Smilacina*, *Trillium*), урединии и телии на *Phalaroides* (= *Digraphis*). Встречается в ущельях гор, по берегам горных рек, в оврагах.

В Казахстане обнаружен: 0,1 – в Казахстане не зафиксированы. На *Phalaroides arundinaceae* (L.) Rausch., III – Алма-Атин. обл., Алма-Ата, Бот. сад, 6. 06. 1937, Тургень, Каменная щель, у ручья, 24. 08. 1938, Г. С. Неводовский; Джамбул. обл., Чуйский р-н, пойма р. Чу, 29. 05. 1981, Джувалинский р-н, к югу от с. Кантемировка, подножья гор, пойма речки, 2. 06. 1983, С. А. Абиев.

Общ. распр.: Европа, Азия, Сев. Америка.

28. *Puccinia elymi* West.

Неводовский [6], Ульянищев [5], Азбукина [7]

Спермогонии и эции в Казахстане не установлены. Урединии чаще на верхней стороне листьев, одиночные, рассеянные, продолговатые, иногда сливающиеся, 0,5–1,5 мм дл., светло-желто-бурые, слабо порошачие. Урединиоспоры шаровидные, яйцевидные, желто-бурые, 22–25х19–22 мкм; оболочка 1–2 мкм толщ., густо шиповатая, ростковых пор 5–9, с бесцветными, плоскими двориками. Телии на нижней стороне листьев, разбросанные, иногда сливающиеся, плотно прикрытые эпидермой, дымчатые или грязно-серовато-темные, сливающиеся и покрывающие сплошным слоем значительную поверхность листовой пластинки, парафизы бурые, цилиндрические, разделяющие сорус на отдельные гнезда. Телиоспоры узкоцилиндрические, веретеновидные, (2) 3–4-х клеточные, у перегородки слегка перетянутые, на вершине закругленные или плоские, 55–90х16–21 мкм; оболочка светло-бурая, 1–1,5 мкм толщ., на вершине 4–5 мкм толщ., темноокрашенная; ножка короткая.

Цикл развития: *Eu-Puccinia*. Спермогонии и эции на *Thalictrum*, урединии и телии на *Elymus* и *Leymus*. Встречается в предгорных степях, поймах пустынных рек, песчаных и солонцеватых почвах.

В Казахстане обнаружен: На *Leymus angustus* (Trin.), Pilg. (= *Elymus angustus* Trin.), II, III – Талды-Курган. обл., Уш-Тобе, песчаные бугры, 31. 09. 1931, Г. С. Неводовский; Тарбагатай, сенокосы, пойма оз. Зайсан, 21. 07. 1988, С. А. Абиев. На *Leymus paboanus* (Claus) Pilg. (= *E. paboanus* Nevski), II, III – Семипалат. обл., солончаки по р. Чара, 4. 09. 1928, Г. С. Неводовский.

Общ. распр. : Европа, Азия, Сев. Америка.

29. *Puccinia elymicola* Const.

Ульянищев [5], Неводовский [6], Траншель [3], Savulescu [98]

Спермогонии и эции не известны. Урединии на верхней стороне листьев, одиночные, продолговатые, местами сливающиеся, крупные, 0,5–3 мм дл., располагающиеся между жилками листа, светло-коричневые, порошачие. Урединиоспоры шаровидные, широкоэллипсоидные, яйцевидные, 23–26x21–23 мкм; оболочка 1–2 мкм толщ., мелкошиповатая, ростковых пор 6–9, чаще 6, с небольшими двориками или без них. Телии на нижней стороне листьев, рассеянные, продолговатые, удлинённые, прикрытые эпидермой, черные. Телиоспоры двухклеточные, булабовидные, удлинённо-веретеновидные, на вершине закругленные, нижняя клетка к ножке вытянуто-сужающаяся, 50–68x20–26 мкм; оболочка коричневая, 1–2 мкм толщ., на вершине до 3–7 мкм толщ., гладкая; ножка короткая. Мезоспоры 22–25 мкм дл., с ножкой до 10–15 мкм дл.

Цикл развития – не изучен. Урединии и телии на видах *Elymus* и *Leymus*.

Встречаются на песчаных буграх, солонцеватых равнинах вдоль рек, в предгорных холмистых степях.

В Казахстане обнаружен: На *Leymus racemosus* Tzvel., (= *Elymus giganteus* Vahl.), II, III – Кзыл-Ордин. обл., берег Аральского моря, Ак-Джулпас, 26. 09. 1901 (по Г. С. Неводовскому, 1956); Семипалат. обл., Бескарагайский р-н, с-з Бешкульский, 19. 07. 1989, пойма р. Иртыш, вблизи г. Семипалатинска, 17. 07. 1989, Актюбин. обл., Комсомольский р-н, 1. 06. 1985, Талды-Курган. обл., окр. с. Акын-Сара,

вдоль дороги в с. Коктал, 2. 07. 1980, Талды-Курганский р-н, военный городок, 6. 07. 1980, С. А. Абиев. На *L. arenarius* (L.) Hochst. (= *E. arenarius* L.), II, III – Алма-Ата, Бот. сад, 28. 08. 1937, Г. С. Неводовский. На *Elymus dahuricus* Turcz., II, III – Восточно-Казахстан. обл., Тарбагатайский р-н, сенокосы, 21. 06. 1988, С. А. Абиев. На *L. caninus* L., II, III – Алма-Ата, Бот. сад, 13. 10. 1976, С. А. Абиев. На *L. abolini* (Drob.) Tzvel., II, III – Алма-Ата, ур. Медео, 2. 08. 1978, Кегенский р-н, ущ. гор около с. Тогуз-Булак, 15. 07. 1976, С. А. Абиев. На *L. multicaulis* (Kar. et Kir.) Tzvel., III – Кызыл-Ордин. обл., вдоль р. Сырдарья, от с. Чиили до г. Аральска, поймы, 06. 1983, С. А. Абиев. На *L. paboanus* (Claus) Pilg., II, III – Талды-Курган. обл., Кербулакский р-н, с-з Кызыл-Жар, 24. 06. 1980, С. А. Абиев. На *L. alaicus* (Korsh.) Tzvel., II, III – Алма-Атин. обл., Тургень, юго-западный склон, поймы р. Тургень, 12. 07. 1974, С. А. Абиев. На *L. angustus* (Trin.) Pilg., II, III – Талды-Курган. обл., повсеместно, 06-07. 1980, Джамбул. обл., Джувалинский, Мойынкумский районы, повсеместно, 06-08. 1981–1983, С. А. Абиев.
Общ. распр. : Европа, Азия.

30. *Puccinia epigeios* Ito.

Ульянищев [5], Азбукина [7]

Спермогонии и эции в Казахстане не известны. Урединии на обеих сторонах листьев, преимущественно на верхней, собранные на побледневших участках ткани, располагающиеся в линии пунктирными рядами, иногда сливающиеся, 0,2–0,5 мм дл., подэпидермальные, вскоре раскрывающиеся, порошачие; парафизы бесцветные, головчатые. Урединиоспоры шаровидные, широкоэллипсоидные, овальные, 22–28x17–25 мкм; оболочка светло-серая, светло-коричневая, шиповатая, ростковые поры незаметные. Телии в основном на верхней стороне листьев, иногда влагиалищах, рассеянные, в группах, нередко сливающиеся в линии различной длины, подушковидные, рано обнажающиеся, черные. Телиоспоры цилиндрические, удлинненно-булавовидные, 40–90x16–22 мкм, на вершине плоские, иногда закругленные, у основания суженные, у перегородки слабо перетянутые; оболочка каштановая, гладкая, на вершине утолщенная и снабженная продолговатыми выростами; ножка короткая, обламывающаяся, светло-коричневая.

Цикл развития – *Eu-Puccinia*. Спермогонии и эции на *Rhamnus*, урединии и телии на *Calamagrostis*. Встречается в поймах рек и озер, особенно в предгорной зоне, в горных ущельях и на балках.

В Казахстане обнаружен: На *Calamagrostis holciformis* Jaub., II, III – Талды-Курган. обл., Андреевский р-н, пойма реки, 2. 08. 1980, С. А. Абиев. На *C. epigeios* (L.) Roth., II, III – Заилийский Алатау, Большое Алма-Атин. ущ., зап. склон, 19. 09. 1980, Талды-Курган. обл., Саркандский р-н, пойма р. Большой Баскан, 23. 07. 1970, С. А. Абиев. На *C. epigeios* subsp. *macrolepis* (Litv.) Tzvel., II, III – Заилийский Алатау, ур. Медео, 2000 м над ур. м., 16. 09. 1980, С. А. Абиев.

Общ. распр. : Азия.

31. *Puccinia eragrostis-arundinaceae* Tranz.

Неводовский [6], Ульянищев [5]

Спермогонии и эции не известны. Урединиоспоры почти округлые, 24–34х24–35 мкм; оболочка коричневая, до 3,5 мкм толщ., густобородавчатая, с 2–3 ростковыми порами. Телиоспоры эллипсоидные, 35–48х21–32 мкм, на вершине закругленные; оболочка каштаново-бурая, на вершине до 6 мкм толщ., гладкая; ножка прочная.

Цикл развития – не изучен. Урединии и телии на *Eragrostis*. Встречается в поймах рек и озер.

В Казахстане обнаружен: На *Eragrostis arundinaceae* (L.) Rosh. (= *E. collina* Trin.), III – верховья р. Иртыш, Рын-пески, Урда, близ мечети и в окр. оз. Зайсан, дата не указана, В. Г. Траншель; Джамбул. обл., солонцеватый лужок у подножья гор Улкен-Бурул, 12. 07. 1949, С. Р. Шварцман.

Общ. распр. : Азия.

32. *Puccinia festucae* Plowr.

Неводовский [6], Ульянищев [5], Азбукина [7], Savulescu [98], Тетеревникова-Бабаян [8]

Спермогонии на верхней стороне листьев, в небольших группах, медвяно-желтые, округлые, до 90 мкм в диам., с широко выступающим устьицем. Эции на нижней стороне листьев, в неболь-

ших округлых группах или располагающиеся кругами, на желтых, затем буреющих пятнах; перидий белый, чашевидный, с расщепленным и отогнутым краем, клетки перидия плотно спаянные, расположенные рядами, наружная стенка находит на нижнюю, до 7 мкм толщ., внутренняя до 3–4 мкм толщ., густобородавчатая. Эциоспоры в цепочках, тупомногогранные, шаровидные, эллипсоидные, 20–28x17–24 мкм, с оранжевым содержимым; оболочка тонкая, мелкогустобородавчатая. Урединии на обеих сторонах листьев, чаще на верхней, рассеянные, изредка сливающиеся, подэпидермальные, затем вскрывающиеся, продолговатые, 0,2–1,5 мм дл., коричневые, оранжевые. Урединиоспоры шаровидные, обратно яйцевидные, светло-желтые, желто-бурые, 25–30x18–25 мкм; оболочка желто-коричневая, мелкошиповатая, 1–1,5 мкм толщ., ростковых пор 3–6, плохо заметные, без двориков. Телии на нижней стороне листьев, рассеянные, чаще в группах, между жилками листьев, иногда сливающиеся, подэпидермальные, темно-бурые, черные. Телиоспоры булабовидные, узкоцилиндрические, удлиненные, конусовидно-вытянутые, от вершины к ножке постепенно сужающиеся, на вершине с короткими выростами различной формы, напоминающими коронку, 50–75x13–21 мкм; оболочка 1–1,5 мкм толщ., на вершине до 4–6 мкм толщ. (не считая выростов), гладкая, бурая; ножка короткая, светло-серая, ломкая

Цикл развития – разнохозяйинная *Eu-Puccinia*. Спермогонии и эции на *Lonicera*, урединии и телии на *Festuca*. Встречается на горных склонах, в ущельях, поймах рек, предгорных степях.

В Казахстане обнаружен: На *Lonicera pallasii* Ldb., 0, I – Алма-Атин. обл., оз. Есик, при впадении речки Иссычки в озеро, в смешанном лесу, 2. 08. 1935, Г. С. Неволовский; Каскеленская щель, 30. 06. 1955, З. М. Бызова. На *L. Karelinii* Vge., I – Заилийский Алатау, Большое Алматинское ущ., ельники при подъеме к озеру, 18. 06. 1941, М. Кузнецова; Большой Кемин, высота 2400 м над ур. м., 10. 09. 1957, Б. К. Калымбетов. На *L. tatarica* L., I – Малое Алматинское ущ., по руслу Малой Алматинки, около ГЭС, 6. 07. 1936, Алма-Ата, предгорья Каргалинки, 19. 06. 1941, М. Кузнецова; Большой Кемин, 06. 1957, Н. А. Гамалицкая; Семипалат. обл., берег р. Аягуз в р-не пос. Кара-Кунгей, 16. 08. 1956, М. П. Васягина. На *L. humilis* Kar. et Kir., 0, I – Джамбул. обл., Красногорс-

кое плато, окр. с. Актас, 9. 06. 1958, З. М. Бызова. На *Festuca sulcata* Наск., II, III – Алма-Ата, Бот. сад, дернинки, перенесенные с гор, 7. 12. 1936, Талгарская щель, 23. 06. 1936, Г. С. Неводовский; Малое Алматинское ущ. выше Медео, на высоте 2300 м над ур. м., 29. 08. 1946, М. Кузнецова; окр. с. Иссык, среди зарослей кустарников, 2. 06. 1984, С. А. Абиев; Актюбин. обл., в 13 км вост. пос. Хром-Тау, 9. 08. 1960, Джамбул. обл., окр. с. Красногорка, 8. 06. 1958, З. М. Бызова; Джамбул. обл., Меркенский р-н, подножья горы, 1. 07. 1981, Сарысуйский р-н, с-з им. Калинина, 14. 05. 1981, Чуйский р-н, с-з им. Коммунизма, 26. 05. 1981, Урал. обл., Акжайкский р-н, с-з им. Шолохова, вдоль посевов пшеницы, на неудобьях, 7. 07. 1986, Талды-Курган. обл., окр. с. Капал, 06. 1980, окр. с. Каратал, 9. 07. 1980, С. А. Абиев. На *F. gigantea* (L.) Vill., II, III – Заилийский Алатау, ур. Медео, 19. 08. 1980; 8. 08. 1988, предгорная степь, в р-не трамплина, 24. 06. 1978, ГЭС АН РК, 5. 08. 1985, Джамбул. обл., Меркенские горы, вост. склон, 3. 07. 1981, С. А. Абиев. На *F. arundinaceae* subsp. *orientalis* (Hack.) Tzvel., II, III – ур. Медео, 2. 08. 1978, Большое Алматинское ущ., зап. склон, 19. 08. 1980, Джамбул. обл., Джувалинский р-н, окр. с. Кантемировка, 5. 07. 1982, Актюбин. обл., Мартукский р-н, степное разнотравье на терр. к-за “Победа”, 22. 06. 1985, Новороссийский р-н, пойма реки около с. Магаджановский, 16. 06. 1985, С. А. Абиев. На *F. amblyodes* Krecz. et Bobr., II, III – Семипалат. обл., Аягузский р-н, с-з «Мынбулакский», около посевов озимой ржи, 8. 07. 1989, С. А. Абиев. На *F. pratensis* Huds., II, III – Джамбул. обл., Джувалинский р-н, зап. с. Алексеевка, 7. 07. 1983, Мойынкумский р-н, окр. с. Фурмановка, 10. 06. 1981, С. А. Абиев. На *F. rubra* L., III – Семипалат. обл., Тарбагатай, р. Кайракты, 30. 08. 1956, М. П. Васягина.

Общ. распр. : Европа, Азия, Сев. Америка, Австралия.

33. *Puccinia festucina* Syd.

Ульянищев [5], Savulescu [98], Тетеревникова-Бабаян [8]

Спермогонии преимущественно на верхней стороне листьев, небольших группах, сначала медовые, затем охряные. Эции на нижней стороне листьев, в округлых группах, пустуловидные, затем раз-

рывающие эпидерму и широко открывающиеся. Эциоспоры шаровидные, эллипсоидные, 20–30x15–24 мкм; оболочка бесцветная, 1,5–2 мкм толщ., густомелкобородавчатая. Урединиоспоры развиваются в телиях, шаровидные, эллипсоидные, 20–30x17–28 мкм; оболочка желто-коричневая, 1–1,5 мкм толщ., шиповатая, с 8–10 ростковыми порами. Телии на нижней стороне листьев, рассеянные, 0,2–1 мм дл., иногда сливающиеся, долго прикрытые эпидермой, черные, черно-бурые. Телиоспоры продолговато-булавовидные, веретеновидные, на верхушке закругленные, заостренные, 40–60x16–20 мкм; оболочка гладкая, 1,5–2 мкм толщ., на вершине 4–7 мкм толщ., интенсивнее окрашенная; ножка светло-серая, короткая, гладкая. Встречаются мезоспоры.

Цикл развития – разнохозяйинная *Eu-Puccinia*. Спермогонии и эции на *Muscari*, *Leopoldia*, в Казахстане не зарегистрированы, урединии и телии на *Festuca*, *Vulpia*.

В Казахстане обнаружен: На *Festuca ambloydes* (Krecz. et Bobr.) subsp. *erectiflora* (Pavl.) Tzvel., II, III – Семипалат. обл., Аягузский р-н, с-з Мынбулакский, 8. 07. 1989, С. А. Абиев. На *F. sulcata* Hack., II, III – Джамбул. обл., Джувалинский р-н, ущ. Коксай, 15. 07. 1983, С. А. Абиев.

Общ. распр.: Европа, Азия.

34. *Puccinia gibberosa* Lagh.

Ульянищев [5], Savulescu [98]

Спермогонии и эции не известны. Урединии на верхней стороне листьев, рассеянные, пунктирно расположенные, продолговатые, 0,3–1 мм дл., порошачие, светло-коричневые. Урединиоспоры шаровидные или овальные, 20–26x18–22 мкм; оболочка бледно-желто-коричневая, 1–1,5 мкм толщ., мелкошиповатая, ростковых пор 4–6. Телии преимущественно на нижней стороне листьев, точечные, рассеянные, 0,1–0,7 мм дл., прикрытые эпидермой, черные. Телиоспоры продолговато-клиновидные, продолговато-цилиндрические, 40–65x16–19 мкм, на вершине усеченные, вытянутые, снабженные 1–6 выростами различной формы и величины; оболочка 1–2 мкм толщ., коричневая, гладкая; ножка короткая, коричневая, прочная.

Цикл развития – не исследован. Урединии и телии на *Festuca*. Встречается в горной долине, поймах горных рек и на склонах.

В Казахстане обнаружен: На *Festuca sulcata* Hack., III – Алма-Атин. обл., Нарынкольский р-н, к-з “Коммунизм”, 14. 07. 1975, С. А. Абиев.

Общ. распр. : Европа, Азия.

35. *Puccinia graminis* Pers.

Неводовский [6], Азбукина [7], Ульянищев [5],
Savulescu [98], Тетереvникова-Бабаян [8]

Спермогонии преимущественно на верхней стороне листьев, точковидные, на округлых, оранжевых, темно-оранжевых пятнах, занимающие центральную часть пятна, одиночные или группами, 1,2–1,3 мм в диам., погруженные, прикрытые эпидермой хозяина; устьичные гифы выступают до 60 мкм выс. Эци на нижней стороне листьев, черешках, молодых ветвях и плодах, чаще в группах, на оранжевых вздутых пятнах, вызывающие гипертрофию пораженных органов, перидий цилиндрический, чашевидный, с оттянутым разорванным краем; клетки перидия расположены беспорядочно, наружная стенка косо-исчерченная, толстая, до 10–12 мкм толщ., поперечно штриховатая, внутренняя – 3 мкм толщ., мелкобородавчатая. Эциоспоры округлые, тупомногогранные 16–20x14–17 мкм, желто-оранжевые; оболочка мелкобородавчатая, около 1 мкм толщ., бесцветная, на вершине спор до 5–6 мкм толщ. Урединии на всех надземных органах растений, в зависимости от хозяина и экологических условий они могут быть приурочены к отдельным органам злаков, но преимущественно сосредоточены на стеблях, листовых влагалищах и базальной части листьев, вначале одиночные и мелкие, а затем число их быстро возрастает, пустулы становятся более крупными и достигают 2–4 мм в дл. и 1 мм в шир., часто сливаясь между собой, образуют длинные, до 1–1,5 см, линии, темно-коричневые, ржаво-бурые, сильно порошащие. Урединиоспоры продолговатые, узкоэллиптические, светло-бурые, 29–37x15–21 мкм; оболочка шиповатая, бородавчатая, 1–1,5 мкм толщ. Телии в основном на стеблях, там же, где урединии, но более мощные и в

более длинных линиях, черные, плотные, подушковидно-выпуклые, обнаженные. Телиоспоры веретеновидные, булавовидные, слегка неравнобокие, 46–76x18–26 мкм, на вершине закругленные, вытянутые, у основания суженные, у перегородки слегка перетянутые, коричневые, темно-коричневые; оболочка 1,5–2 мкм толщ., на вершине до 5–12 мкм толщ., гладкая; ростковая пора в верхней клетке на вершине, в нижней у перегородки; ножка длинная, до 60–80 мкм дл., бесцветная, светло-серая, прочная.

Цикл развития – разнохозяйинная *Eu-Puccinia*. Спермогонии и эции на *Berberis*, урединии и телии на представителях различных родов злаков. Встречается во всех природных зонах республики, в поймах рек, в степях с достаточным увлажнением, главным образом в нижнегорном поясе, в альпийском не обнаружен. Причиняет серьезный ущерб посевам пшеницы в северных и северо-западных областях, на юге встречается на поливных землях.

В Казахстане обнаружен: На *Berberis heteropoda* Schrenk., 0, I – Алма-Атин. обл., Алма-Ата, Каменная щель, 6. 07. 1931, Малое Алматинское ущ., Кара-Кунгей, 13. 06. 1946, М. Кузнецова; Талгар, по р. Кайназарка, 07. 1931, Г. С. Неволовский; Талгарский хребет, вост. склон, 2. 07. 1956, Б. К. Калымбетов; ГБС АН РК, I, II – декады мая 1970–1983, Нарынкольский р-н, по р. Лавасы, 20. 07. 1979, С. А. Абиев; Талды-Курган. обл., Саркандский р-н, лесная дача, по р. Малый Баскан, 18. 05. 1944, Б. И. Кравцев. На *B. iliensis* M. Pop., I – Алма-Атин. обл., Илийский р-н, прав. берег р. Или, 4. 05. 1939, Чарын, 22. 07. 1951, Л. Д. Казенас; Нарынкольский р-н, горы вблизи с. Карасаз, сев. склон, 5. 08. 1977, С. А. Абиев. На *Berberis* sp., I – Чимкент. обл., вост. часть хр. Каратау, долина р. Каскасу, 06. 1986, Д. З. Абдильдина. На *Triticum vulgare* L., II, III – повсеместно*. На *Secale cereale* L., II, III – Алма-Атин. обл., Талгар, оп. участок техникума защиты растений, 3. 08. 1934, Г. С. Неволовский; Джамбул. обл., окр. г. Мерке, производственные посева, эпифитотия, 15. 06. 1981; окр. с. Бурное, 25. 06. 1981, Урал. обл., Зеленовский р-н, с-з “Пермский”, 13. 07. 1986; Приураль-

* В республике гриб отмечается во всех районах возделывания данной культуры, но болезнь, вызываемая им, наиболее часто и в экономически ощутимых размерах проявляется в северных и отчасти центральных областях.

ский р-н, с-з “Вперед к коммунизму”, 17. 06. 1986; Вост. -Казахст. обл., Больше-Нарымский и Катон-Карагайский р-ны, производственные посеы, эпифитотия, 8–11. 07. 1988, С. А. Абиев. На *S. sylvestre* Host., II, III – Алма-Ата, Бот. сад, 07. 1953, Б. К. Калымбетов. На *Hordeum vulgare* L., II – Урал. обл., Джамбейтинский р-н, с-з “Чидертинский”, 14. 06. 1986; Алма-Ата, Бот. сад, оп. участок, 15. 06. 1972; Джамбул. обл., Джувалинский р-н, окр. с. Кыз-Тоган, 9. 07. 1983, С. А. Абиев. На *H. crinitum* (Schreb.) Desf., III – Алма-Атин. обл., Алма-Ата, Веригина гора, 19. 07. 1929, Глубокая щель, 5. 08. 1946, Талгар, 27. 05. 1935, Г. С. Неводовский; Чимкент. обл., заповедник Аксу-Джабаглы, предгорная равнина, 14. 07. 1968, М. П. Васягина. На *H. brevisubulatum* (Trin.) Link., II – Алма-Атин. обл., Илийский р-н, пойма р. Или, 15. 06. 1940, М. Кузнецова; Талды-Курган. обл., окр. с. Текели, 5. 07. 1980, окр. сел Аксу, Дынгек, Андреевка, 06. 1980; Алма-Атин. обл., Джамбулский р-н, поймы рек Чарын и Или, 06. 1984, С. А. Абиев. На *H. murinum* subsp. *leporinum* (Link.) Arcang., * II – Талды-Курган. обл., Алакольский р-н, берег озера, 9. 06. 1980; Панфиловский р-н, к-з «Красный Октябрь», 25. 06. 1980; Джамбул. обл., Чуйский р-н, пойма р. Чу, 5. 06. 1981, С. А. Абиев. На *H. bogdanii* Wilensky., II, III – Джамбул. обл., Чуйский р-н, пойма р. Чу, вблизи с. Новотроицк, тугай, 1. 06. 1981, Меркенский р-н, ущ. горы, вост. склон, 1. 07. 1981; Талды-Курган. обл., Алакольский р-н, степь, сенокосы, 06. 1980, Алма-Атин. обл., Джамбулский р-н, 1. 07. 1970, Илийский р-н, правый берег р. Или, 19. 07. 1971, С. А. Абиев. На *Aegilops cylindrica* Host., II, III – Алма-Атин. обл., Алма-Ата, Бот. сад, опытное поле, 5. 06. 1972, Каскеленский р-н, вблизи Чемолганского фитопатологического участка, 15. 06. 1981, в том же районе окр. с. Бурундай и Селекция, 06. 1984, С. А. Абиев. На *A. ovata* L., II, III – Алма-Ата, Бот. сад, опытное поле, 10. 06. 1972, С. А. Абиев. На *Agropyron*

* По данным М. Серебряковой, П. Василевского, М. Кузнецовой, С. Р. Шварцман, Г. С. Неводовского, Л. Д. Казенас, Ж. Т. Джиембаева, С. Т. Бубенцова, В. П. Турапина, а также нашим обследованиям, проведенным с 1970 по 1991 г., установлено, что гриб на данной культуре встречается во всех природно-экологических условиях ее возделывания в республике, но наиболее часто и экономически ощутимо в северных и северо-западных областях.

cristatum (L.) Beauv., II,III – Алма-Атин. обл., Нарынкольский р-н, пойма р. Большой Какпак, 23. 08. 1978, в том же районе пойма р. Лавасы, 20. 07. 1978, Талды-Курган. обл., Аксуйский р-н, сев. склон горы, 31. 08. 1980, Актюбин. обл., Комсомольский р-н; лесхоз, 5. 06. 1985, С. А. Абиев. На *A. cristatum* subsp. *pectinatum* (Bieb.) Tzvel., (= *A. pectiniforme* Roem. et Schult.), II,III – Алма-Атин. обл., Алматинское ущ., на высоте 1400 м над ур. м., 24. 06. 1946, Г. С. Неводовский; Нарынкольский р-н, пойма р. Тургень, 20. 06. 1989, ГБС, опытный участок; Джамбул. обл., окр. г. Мерке, 17. 06. 1981, Семипалат. обл., Жана-Семейский р-н, сенокосы, 18. 07. 1989, С. А. Абиев. На *A. fragile* (Roth.) Candargy, II,III – Алма-Атин. обл., Нарынкольский р-н, поймы р. Лавасы, 17. 07. 1978, Илийский р-н, поймы р. Или, Динамовские угодья, 15. 06. 1974, Талды-Курган. обл., Панфиловский р-н, к-з “Октябрь”, берег озера, 10. 08. 1980, Аксуйский р-н, сенокосы с-зов “Жана-Когам” и “Кзыл Ту”, 07. 1980, С. А. Абиев. На *A. tschimganicum* Drob., III – Алма-Атин. обл., Иссыкская щель, выше озера, по руслу р. Иссычки, на высоте 2300 м над ур. м., 5. 09. 1947, Г. С. Неводовский. На *Agrostis gigantea* Roth., II,III – Алма-Атин. обл., Нарынкольский р-н, джайляу Шубаргал, 2. 07. 1977, Талды-Курган. обл., пойма р. Большой Баскан, 28. 08. 1978, С. А. Абиев. На *Alopecurus pratensis* L., III – Джамбул. обл., Джувалинский р-н, ущ. Кок-Сай, 28. 07. 1983, С. А. Абиев. На *Anisantha tectorum* (L.) Nevski (= *Bromus tectorum* L.), III – Алма-Атин. обл., Зайлиийский Алатау, Малое Алматинское ущ., юго-зап. склон, 27. 06. 1946, М. Кузнецова; Алма-Ата, Бот. сад, 7. 1953, Б. К. Калымбетов; Джамбул. обл., Чуйский р-н, пойма р. Эспе, 23. 05. 1981, С. А. Абиев. На *Avena sativa* L., II,III – Талды-Курган. обл., с. Кара-Булак, 10. 10. 1931, Г. С. Неводовский; Чимкент. обл., заповедник Аксу-Джабаглы, предгорная равнина, посевы, 14. 07. 1968, М. П. Васягина. На *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv., II,III – Алма-Атин. обл., пойма р. Чилик, 23. 06. 1956, Б. К. Калымбетов. На *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub., II,III – Алма-Атин. обл., Тургенская щель, прав. берег р. Тургенки, юго-зап. склон, 12. 07. 1974, С. А. Абиев. На *Bromus danthoniae* Trin., III – Джамбул. обл., окр. с. Мерке, среди плантации сахарной свеклы, 27. 06. 1981, С. А. Абиев. На *B. japonicus* Thunb., II,III – Алма-Атин. обл., окр. с. Чемолган, 18. 06. 1979, Чимкент. обл., пойма р. Келес, вблизи

с. Ленинское, 25. 05. 1982, Талды-Курган. обл., Андреевский р-н, горы, юж. склон, 31. 07. 1980, С. А. Абиев. На *B. oxyodon* Schrenk., II, III – Алма-Атин. обл., Малое Алматинское ущ., вблизи спорт-комплекса Медео, 22. 09. 1989, Тургенская щель, 12. 06. 1974, Талды-Курган. обл., окр. с. Дынгек, 29. 06. 1980, Джамбул. обл., окр. г. Мерке, 7. 06. 1981, С. А. Абиев. На *B. squarrosus* L., III – Алма-Ата, предгорья, Глубокая щель, юго-вост. склон, 5. 08. 1946, М. Кузнецова; Южно-Казахст. обл., Каратау, верховья р. Кулан, правый берег, 15. 08. 1946, С. Р. Шварцман. На *Elymus abolinii* (Drob.) Tzvel. (= *Roegneria abolinii*), III – Семипалат. обл., Вост. Тарбагатай, р. Кзыл-Тасты, 2. 08. 1950, М. П. Васягина; Алма-Атин. обл., Нарынкольский р-н, окр. с. Какпак, 2. 08. 1977, в том же районе, горное ущ. Кара-Сай, пойма речки, 5. 08. 1977, Алма-Ата, Медео, 2. 08. 1978, Чин-Тургенская лесная дача, 14. 07. 1974, С. А. Абиев. На *E. caninus* L., III – Семипалат. обл., Гранитные горы, вблизи с. Кзыл-Кесек, ущ. с родником, 24. 09. 1956, М. П. Васягина; Алма-Атин. обл., Тургенская щель, правый берег р. Тургенки, 12. 07. 1974, Алма-Ата, ур. Медео, 16. 09. 1980, С. А. Абиев. На *E. sibiricus* L., III – Алма-Атинский заповедник, 9. 09. 1937, Г. С. Неволовский; На *E. schrenkianus* (Fish. et Mey.) Tzvel., III – Заилийский Алатау, Иссыкская щель, выше озера, по руслу р. Иссычки, на высоте 2300 м над ур. м., 5. 09. 1947, М. Кузнецова. На *E. tschimganicus* Drob., III – Заилийский Алатау, Тургенская щель, восточный склон, 7. 07. 1947, С. А. Абиев. На *E. glaucissimus* (V. Pop.) Tzvel., III – Алма-Атин. обл., Тургенская щель, 7. 07. 1974, Нарынкольский р-н, окр. с. Тегистик, 8. 07. 1977, Джамбул. обл., южнее г. Мерке, предгорные овраги, горные ущ., 13. 06. 1981, Талды-Курган. обл., окр. сел. Текели, Андреевки и Дынгека, 07. 1980, С. А. Абиев. На *E. mutabilis* (Drob.) Tzvel., III – Алма-Атин. обл., Алма-Ата, ГБС, опытный участок, 20. 07. 1973, Нарынкольский р-н, юго-вост. с. Текес, пойма р. Текес, 22. 07. 1979, Илийский р-н, Динамовские уголья, тугай вдоль р. Или, 17. 06. 1972; II, III – Талды-Курган. обл., к-з “Новый мир”, 7. 07. 1980, С. А. Абиев. На *E. pavlovii* (Nevski) Tzvel., III – Алма-Атин. обл., Нарынкольский р-н, пойма р. Большой Какпак, 23. 08. 1978, С. А. Абиев. На *Elytrigia alata* (Drob.) Nevski, II, III – Алма-Атин. обл., Чин-Тургенское ущ., зап. склон и на берегу р. Турген, 12. 07. 1974, С. А. Абиев. На *E. intermedia* (Host.)

Nevski (= *Agropyrum intermedium*), II, III – Джамбул обл., Каратау, на берегу реки в ур. Боз-Торгай, 12. 08. 1949, С. Р. Шварцман; Алма-Атин. обл., Чиликский р-н, в зарослях чия, 17. 07. 1971, Кегенский р-н, горный перевал по автотрассе, 29. 06. 1984, Алма-Ата, Кок-Тобе, 14. 07. 1976; Актюбин. обл., Алгинский р-н, окр. с. Бестаман, 15. 06. 1985, С. А. Абиев. На *E. intermedia* subsp. *pulcherrima* (Grosch.) Tzvel., II, III – Алма-Атин. обл., Нарынкольский р-н, к-з им. Кирова, участок Елтай, 4. 08. 1977, Илийский р-н, Динамовские угодья, пойма р. Или, 22. 06. 1974, Тургенское ущ., берег реки, 12. 07. 1977, С. А. Абиев. На *E. intermedia* subsp. *trichophora* (Link.) A. et D. Love., II, III – Джамбул. обл., Киргизский Алатау, ущ. вблизи Меркенского дома отдыха, 1. 07. 1981, С. А. Абиев. На *E. repens* (L.) Nevski (= *Agropyron repens*), II, III – Заилийский Алатау, Малое Алматинское ущ., остепненный склон на высоте 1500 м над ур. м., 20. 10. 1946, М. Кузнецова; Алма-Ата, ГБС, 06. 1953, Б. К. Калымбетов; Южно-Казахст. обл., Бостандык, вершина Акыр-Сая, вблизи пос. Нанай, 23. 07. 1927, С. Р. Шварцман; ГБС, 06–07. 1978–1987, Чин-Тургенское ущ., 20. 07. 1974, Каскеленский р-н, окр. с. Чемолган, 4. 07. 1987, Нарынкольский р-н, пойма р. Лавасы, окр. сел Тегистик и Какпак, 07–08. 1975–1979, Кызыл-Ордин. обл., Аральский р-н, пойма р. Сырдарья, вблизи с. Аманоткел, 17. 05. 1983, Джамбул. обл., пойма рек Чу и Асса, окр. г. Мерке, Киргизский Алатау, предгорья и нижний горный пояс, 07. 1981, Джувалинский р-н, окр. сел Кантемировка и Арал-Тобе, 21. 06. 1983, Талды-Курган. обл., Аксуйский, Саркандский, Андреевский, Панфиловский р-ны, тугай, сенокосы, поймы рек, ущ. горных хребтов, 07. 1980, С. А. Абиев. На *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth., II, III – Алма-Атин. обл., Илийский р-н, по р. Аксай, 24. 09. 1933, Г. С. Неводовский; пойма р. Или, Динамовские угодья, 13. 06. 1974, С. А. Абиев. На *C. epigeios* subsp. *macrolepis* (Link.) Tzvel., II, III – Семипалат. обл., Урджарский р-н, пойма р. Урджар, 26. 06. 1989, С. А. Абиев. На *Dactylis glomerata* L., III – Заилийский Алатау, ур. Ближний, южнее Талгара, вост. склон, 2. 07. 1956, Б. К. Калымбетов; Алма-Ата, Бот. сад, Бурундай, опытно. поля Ин-та ЛПИХ, 20. 08. 1989, С. А. Абиев. На *Festuca alataevica* (St.-Yves) Roshev., II – Алма-Ата, ГБС, опытное поле, 20. 07. 1978; Талды-Курган обл., предгорья Джунгар. Алатау, вблизи г. Сарканд, 23. 07. 1980, С. А. Абиев. На *F. arundinaceae* Schreb.,

II, III – Алма-Ата, предгорья, склон к городу, 25. 08. 1931, Г. С. Неводовский. На *F. gigantea* Grossh., II, III – Киргизский хребет, в р-не г. Мерке, вост. склон, 23. 06. 1981, С. А. Абиев. На *F. pratensis* Huds., II – Алма-Ата, ГБС, опытное поле, 20. 07. 1978; Талды-Курган. обл., окр. с. Андреевка, 18. 07. 1980; Чимкент. обл., пойма р. Келес, вблизи с. Ленинское, 30. 05. 1975, С. А. Абиев. На *F. valésiac*a subsp. *sulcata* (Hack.) Schinz. et R. Keller. (= *F. ganeschinii*), II, III – Заилийский Алатау, Малое Алматинское ущ., юго-вост. склон по р. Батарейка, 15. 10. 1945, М. Кузнецова; Киргизский хребет, ур. Мерке, вост. склон, 3. 07. 1981, С. А. Абиев. На *Hierochloe odorata* (L.) Beauv., III – Алма-Ата, Медео, около 2000 м над ур. м., 16. 09. 1980, С. А. Абиев. На *Melica altissima* L., II, III – Алма-Ата, предгорья, Глубокая щель, 5. 08. 1946, М. К. Кузнецова; Киргизский хребет, ур. Мерке, берег реки, 3. 07. 1981, С. А. Абиев. На *M. nutans* L., II – там же на вост. склоне, 1. 07. 1981, С. А. Абиев. На *M. transilvanica* Schug., II – Заилийский Алатау, Иссыкская щель, в кустарниках, 14. 07. 1946, М. Кузнецова. На *Milium effusum* L., III – Алма-Атин. обл., Тургень, Каменная щель, 10. 07. 1938, Г. С. Неводовский. На *M. vernale* Vieb., III – Малое Алматин. ущ., юго-зап. каменистый склон, на высоте 1500 м над ур. м., 15. 08. 1946, М. Кузнецова. На *Leymus alaicus* (Korsh.) Tzvel. (= *Elymus alaicus*), II, III – Алма-Атин. обл., Нарынкольский р-н, с-з “Тегистик”, 8. 08. 1978, Киргизский хребет, ур. Мерке, сев. склон, 5. 07. 1981, С. А. Абиев. На *L. angustus* (Trin.) Pilg., II, III – Алма-Атин. обл., окр. г. Чилик, 17. 07. 1971, Алма-Ата, ур. Медео, 17. 09. 1980, Нарынкольский р-н, окр. с. Текес, берег р. Большой Какпак, 22. 07. 1979; Талды-Курган. обл., Панфиловский р-н, к-з “Красный Октябрь”, пойма речки, 12. 08. 1980, С. А. Абиев. На *L. arenarius* (L.) Hochst., II – Актюбин. обл., Комсомольский р-н, лесхоз, в 7 км от с. Комсомольск, 16. 06. 1985, С. А. Абиев. На *L. karelinii* (Turcz.) Tzvel. (= *Aneurolepidium angustum*), III – Караганд. обл., берег р. Нура, вблизи с. Пролетарск, 8. 08. 1954, М. П. Васягина. На *L. multicaulis* (Kar. et Kir.) Tzvel., II, III – Алма-Атин. обл., левый берег р. Или, Динамовские угодья, тугаи, 22. 07. 1978; Талды-Курган. обл., Каратальский р-н, к-з “Новый Мир” 7. 07. 1980; Джамбул. обл., ур. Мерке, вост. склон, 3. 07. 1981, С. А. Абиев. На *L. raboanus* (Claus.) Pilg., II, III – Талды-Курган. обл., Кировский р-н, отгоны к-за им. К. Марк-

са, 30. 08. 1980, С. А. Абиев. На *Eremopyrum bonaepartis* (Spreng.) Nevski, II,III – Джамбул. обл., Свердловский р-н, лесополосы, овраги, паровой клин, 6. 06. 1981, С. А. Абиев. На *Psathyrostachys juncea* (Fish.) Nevski (= *Elymus junceus*), III – Таласский Алатау, 2. 10. 1921, (по Г. С. Неводовскому, 1956); Талды-Курган. обл., Саркандский р-н, окр. с. Кок-Узек, 8. 06. 1980, Аксуский р-н, с-з “Жана Когамский”, пойма реки, 27. 07. 1980; Джамбул. обл., Джувалинский р-н, окр. с. Кантемировка, 18. 06. 1983, Мойынкумский р-н, окр. с. Фурмановка, 20. 06. 1981, пойма р. Чу, вблизи с. Новотроицк, 15. 06. 1981, Киргизский хребет, ур. Мерке, 8. 07. 1981, С. А. Абиев. На *Phleum pratense* L., II – Талды-Курган. обл., Джунгарский хребет, южнее г. Сарканда, 5. 07. 1980, Киргизский хребет, ур. Мерке, 8. 07. 1981, С. А. Абиев. На *Ph. phleoides* (L.) Karst., III – Талды-Курган. обл., Саркандский р-н, горы, южный склон, 23. 07. 1980, Актюбин. обл., Новороссийский р-н, с-з “Магаджановский”, заливные луга, 16. 06. 1985, С. А. Абиев. На *Ph. paniculatum* Huds., III – Алма-Ата, предгорья, Глубокая щель, южный склон, 5. 06. 1946, Г. С. Неводовский. На *Poa alpina* L. subsp. *alpina*, II – Талды-Курган. обл., Джунгарские ворота, сев. склон, 30. 06. 1980, С. А. Абиев. На *P. alpina* L. subsp. *vivipara* (L.) Arcáng., II,III – Джамбул. обл., Чуйский р-н, пойма р. Эспе, 25. 05. 1981, окр. с. Новотроицк, эспарцетовое поле, 1. 06. 1981, Сарысуйский р-н, к-з им. Калинина, 14. 07. 1981, С. А. Абиев. На *P. bulbosa* L., II,III – Алма-Ата, предгорья, Глубокая щель, южный склон, 16. 07. 1945, М. Кузнецова. На *P. nemoralis* L., II,III – Алма-Ата, ур. Медео, 18. 08. 1989, Енбекши-Казахский р-н, сопка южнее с. Иссык, 26. 07. 1970, Чин-Тургенская лесная дача, зап. склон, 14. 07. 1974, Джамбул. обл., Киргизский хребет, ур. Мерке, 3. 07. 1981; Талды-Курган. обл., окр. с. Текели, холмы, 9. 07. 1980, С. А. Абиев. На *P. palustris* L. (= *P. serotina*), II,III – Алма-Ата, Медео, южный склон, 7. 07. 1978, Чин-Тургенская лесная дача, вост. склон, 4. 07. 1974, Чимкент. обл., с. Дарбаза, 27. 06. 1973; Вост.-Казахст. обл., Зайсанский р-н, хр. Саур, по р. Жаманей, 17. 07. 1988, С. А. Абиев. На *P. pratensis* L. subsp. *angustifolia*, II,III – Зайлийский Алатау, Чин-Тургенская лесная дача, зап. склон, 13. 07. 1974; Алма-Ата, Бот. сад, опытное поле, 20. 07. 1978; Талды-Курган. обл., окр. с. Андреевка, 7. 07. 1980; Джамбул. обл., Джувалинский р-н, ущ. Кок-сай, 15. 07. 1983, Чим-

кент. обл., Ленинский р-н, пойма р. Келес, 5. 06. 1982, С. А. Абиев. На *P. remota* Forsell., II – Талды-Курган. обл., Саркандский р-н, пойма р. Баскан, 23. 07. 1980, С. А. Абиев. На *P. trivialis* L., II, III – Алма-Атин. обл., Нарынкольский р-н, горы Карасай, берег речки, 9. 08. 1977, Талды-Курган. обл., зап. отроги Джунгарского хребта, вблизи с. Текели, 5. 07. 1980, Саркандский р-н, пойма р. Большой Баскан, 23. 07. 1980, С. А. Абиев. На *P. versicolor* Bess. subsp. *stepposa* (Kryl.) Tzvel., III – Алма-Ата, ур. Медео, 8. 08. 1979, Тургенское ущ., юго-зап. склон, правый берег р. Тургенъ, 12. 07. 1974, Талды-Курган. обл., Аксуский р-н, горы севернее с. Аксу, сев. склон, 31. 07. 1980, С. А. Абиев. На *Puccinellia gigantea* (Grossh.), II, III – Актюбин. обл., Мугоджарские горы, берега речки в ущ.х гор, 5. 07. 1985, С. А. Абиев. На *Phalarioides arundinaceae* (L.) Trin., II, III – Алма-Атин. обл., Нарынкольский р-н, поймы р. Лавасы, 20. 07. 1979, С. А. Абиев. На *Thaenatherum crinitum* (Schreb.) Nevski, III – Талды-Курган. обл., севернее с. Текели, на берегу речки, 5. 07. 1980, Джамбул. обл., Джувалинский р-н, балки и овраги вблизи с. Алексеевка, 7. 06. 1983, С. А. Абиев. На *Trisetum spicatum* (L.) Richt., III – Алма-Атин. обл., окр. с. Кегень, 25. 10. 1954, Б. К. Калымбетов.

Общ. распр. : Европа, Азия, Африка, Америка, Австралия.

36. *Puccinia hierochloina* Kleb.

Ульянищев [5]

Спермогонии и эции не известны. Урединии чаще на верхней стороне листьев, рассеянные, продолговатые, 0,2–0,6 мм дл., порошачие, светло- или темно-коричневые. Урединиоспоры округлые, короткоэллипсоидные, обратнойцевидные, 24–26x20–25 мкм; оболочка 1–1,5 мкм толщ., бесцветная, светло-желтая, шиповатая, 4–6 ростковыми порами. Телии преимущественно на нижней стороне листьев, одиночные или линейно расположенные, 0,4–1 мм дл., прикрытые эпидермой, черные. Телиоспоры булабовидные, веретеновидные, на вершине тупоконусовидные, усеченные, у перегородки слабо перетянутые, 40–52x18–24 мкм; оболочка гладкая, светло-коричневая, светло-серая, 1–2 мкм толщ., на вершине до 4–6 мкм толщ.; ножка бесцветная, короткая.

Цикл развития – не исследован. Урединии и телии на *Hierochloe*. Встречается в горных ущельях, оврагах, горных склонах, поймах горных рек.

В Казахстане обнаружен: На *Hierochloe odorata* (L.) Beauv., II, III – Талды-Курган. обл., западные оконечности Джунгарского хребта, вблизи с. Текели, 16. 07. 1980, С. А. Абиев.

Общ. распр. : Европа, Азия.

37. *Puccinia hordei* Otth. (= *P. anomala* Rostr.)

Ульянищев [5], Неводовский [6], Азбукина [7]

Спермогонии на обеих сторонах листьев, округлые, 100–150 мкм в диам., светло-желтые, между эциями или отдельно развивающиеся, в группах. Эции на обеих сторонах листьев, между спермогониями, бокаловидные, желтые, перидий в верхней части недоразвитый, клетки перидия многогранные или округлые, наружная стенка 6–8 мкм толщ., гладкая, внутренняя 3–4 мкм толщ., грубобородавчатая. Эциоспоры шаровидные, тупомногогранные, эллипсоидные, 20–26x18–24 мкм; оболочка бесцветная, 1,5–2 мкм толщ., мелкобородавчатая. Урединии преимущественно на верхней стороне листьев, рассеянные, в группах, расположенные небольшими удлиненными кругами, ржаво-бурые, 0,1–0,4 мм дл., порошачие. Урединиоспоры округлые, до эллипсоидных, слегка тупомногогранные, оранжевые, светло-коричневые, 21–31x17–26 мкм; оболочка 0,6–1,5 мкм толщ., светло-бурая, шиповатая; ростковые поры в количестве 5–6, с небольшими двориками. Телии на обеих сторонах листьев, в основном на нижней, редко на влагилицах, одиночные, собранные в группы, иногда располагающиеся вокруг урединиев, покрытые эпидермой, точковидные, черные, разделенные головчатыми парафизами на отдельные гнезда. Телиоспоры двух-одно-клеточные, несимметричные, продолговатые, округлые, 22–26x20–24 мкм, на вершине плоско закругленные, реже вытянутые, к ножке несколько суженные; оболочка бурая, гладкая, 1–2 мкм толщ., на вершине до 5 мкм толщ.; ножка короткая, бесцветная.

Цикл развития – разнохозяйинная *Eu-Puccinia*. Спермогонии и эции на *Ornithogalum*, в Казахстане не обнаружен, урединии и телии на *Hordeum*. Встречается на поливных участках посевов ячменя,

предгорных богарных землях, в ущельях, нижнегорном, горном лесном поясах, поймах рек.

В Казахстане обнаружен: На *Hordeum vulgare* L., II, III – Алма-Атин. обл., лето 1936, Г. С. Неводовский; производственные посевы Каскеленского р-на, май-июнь 1970–1973, Талды-Курган. обл., Панфиловский р-н, посевы с-за «Красный Октябрь», июнь 1980, Джамбул. обл., Джувалинский (июнь-июль 1983), Мойынкумский (июнь 1981), Меркенский (июнь 1981), Сарысуский (июнь 1981), Чуйский (июнь 1981) районы, Урал. обл., Приуральный р-н, к-з им. Мичурина, 19. 06. 1986, С. А. Абиев.

Общ. распр.: Европа, Азия, Сев. Америка, Нов. Зеландия.

38. *Puccinia hordei-murini* Buchw.

Ульянищев [5]

Спермогонии и эции не известны. Урединии на верхней стороне листьев, рассеянные, 0,1–0,4 мм дл., порошащие, от желто-коричневых до темно-бурых. Урединиоспоры шаровидные, широкоэллипсоидные, тупомногогранные, 23–27х20–23 мкм; оболочка бесцветная, желтоватая, 1–1,5 мкм толщ., мелкошиповатая; ростковые поры в количестве 9–12, с небольшими прозрачными двориками. Телии на нижней стороне листьев, одиночные, чаще в группах, пунктирно расположенные, в рядах, местами сливающиеся, прикрытые эпидермой, черные. Телиоспоры булабовидные, изгибающиеся в виде полумесяца, на вершине тупозакругленные, приплюснутые или усеченные, 40–52х18–23 мкм; оболочка гладкая, бурая, 1–1,5 мкм толщ., на вершине до 3–5 мкм толщ., ножка ломкая, короткая, бесцветная.

Цикл развития – не исследован. Урединии и телии на *Hordeum* и *Thaenatherum*. Встречается в гористых и холмистых степях, нижнем горном поясе, ущельях и поймах рек.

В Казахстане обнаружен: На *Hordeum murinum* L., II – Урал. обл., Джамбейтинский р-н, с-з им. XXII съезда КПСС, заливные луга, 15. 07. 1986, С. А. Абиев. На *H. murinum* subsp. *leporinum* (Link) Arcang., II, III – Талды-Курган. обл., Панфиловский р-н, к-з «Красный Октябрь», 15. 07. 1980, Джамбул. обл., Чуйский р-н, пойма р. Чу, 18. 06. 1981, окр. сел. Михайловка и Мерке, 06. 1981, С. А. Абиев. На *H. bulbosum* L., II – Чимкент. обл., пойма р. Бала-Бугунь, 06. 1983, пойма р. Каскасу в

Ленгерском р-не, 06. 1983, С. А. Абиев. На *H. jubatum* L., III – Чимкент. обл., Ленгерский р-н, пойма р. Бадам, 06. 1983, С. А. Абиев. На *H. bogdanii* Wilensky., III – Джамбул. обл., Свердловский р-н, окр. с. Михайловка, 06. 1981, Мойынкумский р-н, окр. с-за «Фурмановский», сенокосы, 6. 06. 1981, Талды-Курган. обл., Панфиловский р-н, с-з «Октябрьский», поймы реки, 13. 08. 1980, Семипалат. обл., Жарминский р-н, окр. с. Георгиевка, 19. 07. 1989, Вост.-Казахст. обл., Тарбагатайский р-н, сенокосы, 21. 07. 1988, С. А. Абиев. На *Thaeniatherum crinitum* (Schreb.) Nevski., III – Джамбул. обл., Джувалинский р-н, овражистые балки, 7. 06. 1983, С. А. Абиев.

Общ. распр.: Европа, Азия, Сев. Америка, Сев. Африка.

39. *Puccinia isiacae* (Thum.) Wint.

Ульянищев [5], Неводовский [6], Savulescu [98]

Спермогонии на верхней стороне листьев, в округлых группах, погруженные, шаровидные, бледно-желтые. Эции на нижней стороне листьев, в округлых или продолговатых (на листовых жилках и черешках) группах на несколько вздутых пятнах, чашевидные; перидий короткоцилиндрический, с разорванным и почти отогнутым краем, наружная стенка клеток перидия до 15 мкм толщ., внутренняя до 5 мкм толщ., бородавчатая. Эциоспоры шаровидные, слегка продолговатые, тупомногогранные, белые, в массе серовато-белые, 16–20x13–15 мкм; оболочка 1,5–2 мкм толщ., мелкобородавчатая. Урединии на обеих сторонах листьев, чаще на верхней, и влагалищах, продолговато-эллипсоидные, 4–6 см дл. и 1–2 см шир., выпуклые, расплывающиеся, ржавые, сильно порошащие, часто сливающиеся, рано обнажающиеся. Урединиоспоры шаровидные, широкоэллипсоидные, яйцевидные, 18–24x16–22 мкм; оболочка желто-коричневая, 3–4 мкм толщ., редко бородавчатая, ростковых пор 2–4, слабо заметные. Телии на обеих сторонах листьев и влагалищах, крупные, выпуклые, часто сливающиеся, темно-коричневые, рано обнажающиеся, сильно порошащие, пораженные участки листовой пластинки часто расщепляющиеся вдоль. Телиоспоры продолговато-округлые, широкоэллипсоидные, на концах почти одинаково закругленные, у перегородки слабо перетянутые или неперетянутые, 35–50x26–32 мкм, темно-бурые; обо-

лочка толстая, 3–5 мкм толщ., на вершине до 4–6 мкм толщ., гладкая, желто-коричневая; ножка светло-серая, бесцветная, 3–4 мкм толщ., 40–80 мкм дл., прочная.

Цикл развития – разнохозяйинная *Eu-Puccinia*. Спермогонии и эции на растениях различных семейств (*Cruciferae*, *Chenopodiaceae*, *Scrophulariaceae* и др.), урединии и телии на *Phragmites*. Встречается широко, в различных природно-климатических условиях и растительных сообществах.

В Казахстане обнаружен: На *Cardaria draba* (L.) Desv., I – Джамбул. обл., правый берег р. Чу, в окр. с. Ново-Троицкое, 13. 06. 1955, З. М. Бызова. На *Dodartia orientalis* L., I – Хантау, 5. 06. 1955, З. М. Бызова. По В. Г. Траншелю [3], грибы на данном растении в Казахстане отмечены в Алма-Ате, Семипалатинске, Чимкенте, Акмолинске (по-видимому, автор имел в виду окрестности этих городов). На *Eryngium planum* L., I – Караганд. обл., сев. часть Карсақпайского р-на, сай около сопки Кишитау, 12. 06. 1936, Г. С. Неводовский. На *E. macrocalyx* Schrenk., I – Алма-Атин. обл., Талгар, 2. 06. 1956, Б. К. Калымбетов. На *Ferula alata* Bug. et Когов., I – Алма-Ата, Поганская щель, 10. 06. 1937, Г. С. Неводовский. На *Isatis tinctoria* L., I – Урал. обл., Темирский р-н, р. Уил, пески, 2. 05. 1905, (по Г. С. Неводовскому, 1956). На *Lamium album* L., I – Алма-Ата, Поганская щель, зап. склоны, 10. 06. 1937, Г. С. Неводовский. На *Lepidium latifolium* L., I – Алма-Атин. обл., Илийский р-н, по р. Аксай, при впадении р. Кыргаулды, 8. 06. 1933, Кзыл-Ордин. обл., Аральск, с-з “Караозек”, 1932, Г. С. Неводовский; Сергиополь (по В. Г. Траншелю, 1939), Хантау, 7. 06. 1955, Анрахай, 21. 05. 1958, З. М. Бызова. На *L. songaricum* Schrenk, I – горы Хантау, Анрахай, сев.-восточные шлейфы, 20. 05. 1958, З. М. Бызова; На *Lepidium* sp., I – Джамбул. обл., Джувалинский р-н, предгорная степь, балки и овраги, 15. 05. 1983, С. А. Абиев. На *Tauscheria lasiocarpa* Fish. ex DC., I – Алма-Атин. обл., Илийский р-н, там же, где и *Lepidium*, 8. 06. 1933, Г. С. Неводовский. На *Thlaspi ceratocarpum* Murr., I – Акмолин. обл., р. Кара-Кенгир (по Г. С. Неводовскому, 1956). На *Zygophyllum fabago* L., I – Кзыл-Ордин. обл., Аральский р-н, с-з “Караузьяк”, 6. 06. 1932, Г. С. Неводовский. На *Z. brachypterum* Kar. et. Kir., I – Алма-Атин. обл., р. Чарын, 20. 07. 1954, Б. К. Калымбетов. На

Zygodophyllum sp., I – Кзыл-Ордин. обл., Кармакчинский р-н, пойма р. Сырдарьи, 12. 05. 1983, Джамбул. обл., Джувалинский р-н, овраги и балки, 27. 05. 1983, С. А. Абиев. На *Phragmites australis* (Cav.) Trin. (= *P. communis*), III – Алма-Атин. обл., ст. Или, 1935, Г. С. Неводовский; Актюбин. обл., ст. Челкар, Талды-Курган. обл., окр. Лепсинска, дата не указана, В. Г. Траншель (1939); Алма-Ата, Глубокая щель, предгорье, 9. 10. 1945, М. Кузнецова; Каратау, ур. Актогай, берег реки, 13. 07. 1949, С. Р. Шварцман; Актюбин. обл., 25 км юго-западнее с. Актасты, 15. 08. 1960, коллектор не указан; Талды-Курган. обл., Каратальский р-н, к-з “Новый Мир”, 7. 07. 1980, Аксуский р-н, с-з “Аксу”, пойменный луг, 21. 07. 1980, Вост. -Казахст. обл., Тарбагатайский р-н, сенокосы, 21. 07. 1988, Джамбул. обл., Джувалинский р-н, горные пастбища с-за им. 22 партсъезда, берег речки, 16. 05. 1982, Кзыл-Ордин. обл., Чилийский р-н, к-з “Авангард”, на берегу канала, 26. 06. 1983, Яны-Курганский р-н, с-з “Узгент”, на рисовых чеках, 12. 11. 1980, С. А. Абиев.

Общ. распр. : Европа, Азия, Африка.

40. *Puccinia koeleriicola* Tranz.

Неводовский [6], Ульянищев [5]

Спермогонии и эдии не известны. Урединии преимущественно на верхней стороне листьев, рассеянные, мелкие, 0,1–0,3 мм дл., светло-коричневые, порошачие. Урединиоспоры шаровидные, слегка продолговатые, 20–23x18–21 мкм; оболочка 1–1,5 мкм толщ., мелкошиповатая, с 4–6 ростковыми порами. Телии чаще на нижней стороне листьев, одиночные, сливающиеся, образующие матово-черные коростинки, прикрытые эпидермой, коричнево-черные, черные. Телиоспоры продолговатые, вытянуто-булавовидные, 40–64x15–18 мкм, на вершине округлые, вытянутые или усеченные, у перегородки неперетянутые, нижняя клетка уже и длиннее верхней; оболочка 2–2,5 мкм толщ., светло-бурая, на вершине до 5–6 мкм толщ., более темно-окрашенная; ножка короткая, светло-серая или почти бесцветная.

Цикл развития – не исследован. Урединии и телии на *Koeleria*. Встречается в поймах рек, степях, лесополосах, в оврагах и неудобьях, среди посевов сельхоз. культур.

В Казахстане обнаружен: На *Koeleria gracilis* Pers., II, III – Зайлиский Алатау, Малое Алматинское ущ., остепненный склон Чимбулак, 25. 08. 1946, М. Кузнецова; Чимкент. обл., Ленгерский р-н, окр. с. Каскасу, в пойме р. Сайрамсу, 29. 05. 1982, С. А. Абиев; Семипалат. обл., Аксуатский р-н, естественные сенокосы, 18. 09. 1956, коллектор не указан.

Общ. распр.: Азия.

41. *Puccinia lasiagrostis* Tranz.

Неводовский [6], Ульянищев [5]

Спермогонии на верхней стороне листьев. Эци на нижней стороне листьев и черешках, одиночные, в группах, пустуловидные, погруженные; перидий высокий, с разорванным оттянутым краем, внешняя стенка штриховатая, до 12 мкм толщ., внутренняя – 3–3,5 мкм толщ., бородавчатая. Эциоспоры шаровидные, эллипсоидные, 22–30x20–27 мкм; оболочка мелкобородавчатая, буроватая, с многочисленными ростковыми порами. Урединии чаще на верхней стороне листьев и влагалищах, порошачие, сорусы щелевидно раскрывающиеся, одиночные, иногда сливающиеся, мелкие, продолговатые, 0,2–1,2 мм дл., ржаво-бурые. Урединиоспоры округлые, широкоэллипсоидные, 28–36x25–29 мкм, ржаво-бурые; оболочка желто-оранжевая, 1,5 мкм толщ., шиповатая, с многочисленными плохо заметными проростковыми порами. Телии также преимущественно на верхней стороне листьев и влагалищах между жилками листьев, одиночные, сливающиеся в линии до 5–7 мм дл., обнаженные, коркообразные, тускло-черные. Телиоспоры длинные, булавовидные, 50–72x15–35 мкм, на вершине сосковидно или конусовидно вытянутые, закругленные; оболочка бурая, 1–1,5 мкм толщ., на вершине до 9–11 мкм толщ.; ножка около 100 мкм дл., прочная, бесцветная.

Цикл развития – разнохозяйинная *Eu-Puccinia*. Спермогонии и эци на *Artemisia*^{*}, урединии и телии на *Achnatherum* (= *Lasiagrostis*). Встречается в предгорной равнинной степи, межгорной долине, вокруг пустынных озер, в овражистых и солонцеватых местностях.

^{*}В. И. Ульянищев к промежуточным хозяевам данного вида относит также и виды родов *Taraxacum*, *Dendranthema* и *Lactuca*.

В Казахстане обнаружен: На *Artemisia dracunculus* L., 0, I – Заилийский Алатау, южный склон ущ. Джая, высота 2500 м над ур. м., 9. 06. 1958, Б. К. Калымбетов; Семипалат обл., Аягузский р-н, пойма р. Аягуз, 30. 06. 1989, С. А. Абиев. На *A. lerchiana* Web. (= *A. maritima*), I – Караганд. обл., Карсакпайский р-н, 3. 06. 1936, Г. С. Неводовский. На *A. schrenkiana* Ldb., 0, I – Хантау, 5. 06. 1955, З. М. Бызова. На *Achnatherum splendens* (Trin.) Nevski, III – Талды-Курган. обл., Уш-Тобе, 3. 09. 1931, Г. С. Неводовский; между Уш-Тобе и Талды-Курганом, 10. 1931, В. Г. Траншель; Саркандский р-н, с-з “Кок-Узекский”, степь, Панфиловский р-н, с-з “Красный Октябрь”, пойма речки, 12. 08. 1980, С. А. Абиев; Алма-Атин. обл., Маловодное, Чилик, осолоненная степь, 29. 06. 1937, низкогорья Бурундай, к-з “Заря Востока”, 25. 06. 1946, Г. С. Неводовский; с. Баканас, пойма р. Или, 23. 06. 1957, между Заилийским Алатау и Чу-Илийскими горами, 16. 06. 1955, Б. К. Калымбетов; Нарынкольский р-н, повсеместно, особенно в пойме оз. Тузколь, 06–07. 1975–1977, С. А. Абиев; Бетпак-Дала, ур. Когашик, солончаки, 19. 06. 1960, М. П. Васягина; Актюбин. обл., Большие Барсуки, лесхоз около железн. дороги, 27. 08. 1953, Н. Ф. Писарева; повсеместно на терр. хозяйств Алгинского, Иргизского, Комсомольского и Карабутацкого районов, 30. 05.–25. 06. 1985, С. А. Абиев; Кустан. обл., юго-зап., с. Турган, пески, 1. 08. 1960, Хантау, 5. 08. 1955, З. М. Бызова; по дороге Каркаралинск–Балхаш, берег р. Токрау, 15. 08. 1954, М. П. Васягина; Урал. обл., Джамбейтинский р-н, с-з им. XXII съезда КПСС, пастбища, 15. 07. 1986, Джамбул. обл., Мойынкумский р-н, пойма р. Чу, 6. 06. 1981, Меркенский р-н, вост. склон урочища, 1. 07. 1981, Джамбулский р-н, с-з “Каракемир”, пастбище, 8. 07. 1981, Кызыл-Ордин. обл., ст. Джусалы, пойма р. Кара-Узек, 2. 06. 1983, Чиилийский р-н, горы Карамурун, 26. 06. 1983, Гурьев. обл., Мангистауский р-н, терр. с-за “Бузачинский”, 24. 06. 1987, Вост.-Казахстан. обл., Большенарымский р-н, пастбища, 8. 07. 1988, Семипалат обл., Маканчинский р-н, на берегу р. Катынсу, 20. 06. 1989, Чимкент. обл., Сайрамский хребет, окр. с. Каржан, 25. 05. 1982, С. А. Абиев.

Общ. распр.: Азия.

42. *Puccinia longissima* Schroet.

Ульянищев [5], Азбукина [7], Тетеревникова-Бабаян [8]

Спермогонии на обеих сторонах листьев, в небольших округлых или продолговатых группах, среди эциев, 150–200 мкм в диам., оранжевые. Эции на обеих сторонах листьев и стеблях, рассеянные, погруженные, пустуловидные, выступающие в виде бородавочек, открывающиеся центральной порой, желтые; перидий расщепленный на длинные полосы, наружные и внутренние стенки клеток одинаковой толщины (3–4 мкм), внутренняя мелкобородавчатая, наружная гладкая. Эциоспоры шаровидные, короткоэллипсоидные, 23–30x19–24 мкм, бурые; оболочка 2–3 мкм толщ., мелкобородавчатая, с 8–10 ростковыми порами. Урединии на обеих сторонах листьев, чаще на верхней, рассеянные, часто сливающиеся, на пожелтевших участках, 0,3–1 мм дл., при слиянии образующие штриховые линии, порошачие, ржаво-красные, без парафиз. Урединиоспоры шаровидные, яйцевидные, 20–36x17–31 мкм; оболочка светло-желтая, 1,5–2 мкм толщ., тонкошиповатая, рассеянных ростковых пор до 10. Телии на обеих сторонах листьев, 0,3–1,3 мм дл., рассеянные, на коричневых или красно-бурых пятнах, линейные, вначале прикрытые эпидермой, затем вскрывающиеся продольной щелью, плотные, черные, без парафиз. Телиоспоры разнообразной формы, булавовидные, продолговато-эллипсоидные, цилиндрические, 50–120x15–24 мкм, на вершине округленные, слабо тупоконусовидные или плоские, у оснований клиновидно суженные, с перетяжкой у перегородки; оболочка 1,5–2 мкм толщ., на вершине до 10 мкм толщ., темноокрашенная, бурая, гладкая; ножка короткая, иногда до 20 мкм дл., толстая, светло-бурая, прочная.

Цикл развития – разнохозяйинная *Eu-Puccinia*. Спермогонии и эции на *Sedum*, урединии и телии на *Koeleria*. Встречается на сухих лугах и в кустарниковых зарослях.

В Казахстане обнаружен: На *Koeleria gracilis* Pers., II – Алма-Ата, Бот. сад, 12. 07. 1953, Б. К. Калымбетов.

Общ. распр.: Европа, Азия.

43. *Puccinia magnusiana* Koern.

Ульянищев [5], Неводовский [6], Азбукина [7], Savulescu [98]

Спермогонии преимущественно на верхней стороне листьев, в небольших группах, погруженные, шаровидные, 60–80 мкм в диам. Эции на нижней стороне листьев, черешках и молодых стеблях, на желтых, округлых и деформированных пятнах, в небольших группах, беспорядочно расположенные; перидий чашевидный, бочковидный, с белым рассеченным и отогнутым краем, клетки перидия в рядах, наружная стенка до 7 мкм толщ., поперечнополосатая, внутренняя 2–3 мкм толщ., мелкобородавчатая. Эциоспоры шаровидные, тупомногогранные, короткоэллипсоидные в цепочках, 18–24x15–22 мкм; оболочка около 1 мкм толщ., мелкобородавчатая. Урединии на обеих сторонах листьев и влагалищах, рассеянные или в группах, часто сливающиеся, 0,3–1,2 мм дл. и 0,1–0,2 мм шир., порошачие, светло-коричневые, светло-бурые; парафизы головчатые, многочисленные. Урединиоспоры продолговатые, овальные, яйцевидные, эллипсоидные, 22–28x15–20 мкм; оболочка 1,5–2 мкм толщ., редко шиповатая, светло-желтая, с 6–8 ростковыми порами. Телии на обеих сторонах листьев и влагалищах, сливающиеся, местами полностью покрывают пораженные участки растений, одиночные точковидные или узкопродолговатые, 0,1–1,5 мм дл., сливающиеся в отдельные строчки до 2–3 см дл., нередко образующие сплошную, черную, слегка выпуклую корку. Телиоспоры булавовидные, веретенovidные, 47–53x18–28 мкм, на вершине тупо закругленные или конусовидно вытянутые; оболочка коричневая, гладкая, около 2 мкм толщ., на вершине до 5–7 мкм толщ. и более, темноокрашенная; ножка до 50–60 мкм дл., прочная, коричневая, светло-серая.

Цикл развития – разнохозяйинная *Eu-Puccinia*. Спермогонии и эции на *Ranunculus* L., урединии и телии на *Phragmites* и *Arundo*. Встречается по берегам озер, рек, различных водоемов, в местах скопления талых и дождевых вод, на болотах.

В Казахстане обнаружен: На *Ranunculus regelianus* Ovcz., I – Малое Алматинское ущ., юго-вост. склон по р. Батарейка, на высоте 2000 м над ур. м., 31. 06. 1946, М. Кузнецова. На *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex. Steud. (= *P. communis*), II, III – Алма-Атин.

обл., Илийский р-н, по р. Аксай, 22. 09. 1933, Г. С. Неводовский; левый берег р. Или, Динамовские угодья, 24. 05. 1974, Талды-Курган. обл., пойма р. Коксу, 18. 06. 1980, Вост.-Казахст. обл., Глубоковский р-н, окр. с. Бобровка, 27. 06. 1988, С. А. Абиев.

Общ. распр. : Европа, Азия, Сев. Америка.

44. *Puccinia mediterranea* Trott.

Ульянищев [5], Savulescu [98]

Спермогонии и эции не известны. Урединии на обеих сторонах листьев, одиночные, 0,9–1,5 мм дл., иногда сливающиеся, порошащие, светло-коричневые. Урединиоспоры яйцевидные, коротко- или продолговато-эллипсоидные, округлые, 16–25х15–18 мкм; оболочка светло-серая, светло-коричневая, бесцветная, 1–1,5 мкм толщ., редкочешуеватая; ростковые поры в количестве 4–6, очень плохо заметные, рассеянные. Телии чаще на нижней стороне листьев, одиночные, иногда сливающиеся, 0,2–0,6 мм дл., прикрытые эпидермой, плотные, черные; парафизы бурые, светло-каштановые. Телиоспоры веретеновидные, булавовидные, 40–60х18–25 мкм, на вершине тупо закругленные, усеченные или тупоконусовидновытянутые; оболочка 1,5–2 мкм толщ., гладкая, светло-коричневая, бурая, на вершине до 5–8 мкм толщ. и более, с небольшими отростками; ножка короткая, почти бесцветная.

Цикл развития – не исследован. Урединии и телии на *Polypogon*. Встречается в предгорной холмисто-овражной степи, поймах рек и на поливных землях.

В Казахстане обнаружен: На *Polypogon monspeliensis* (L.) Desf., II, III – Джамбул. обл. окр. с. Бурное, 9. 07. 1981, Талды-Курган. обл., окр. с. Текели, 15. 06. 1980, С. А. Абиев.

Общ. распр. : Европа, Азия, Африка.

45. *Puccinia perplexans* Plowr.

Ульянищев [5], Азбукина [7], Неводовский [6],
Savulescu [98], Тетеревникова-Бабаян [8]

Спермогонии на верхней стороне листьев, полушаровидные, почти шаровидные, погруженные, в небольших группах, желто-оран-

жевые, 110–120 мкм в диам., с широким устьицем на вершине. Эции на нижней стороне листьев и черешках, в небольших округлых или вытянутых группах, на желто-бурых утолщенных пятнах; перидий короткоцилиндрический, с рассеченным и отогнутым краем; клетки перидия в продольных рядах, кругловато прямоугольные, наружная стенка поперечно-исчерченная, до 8–10 мкм толщ., внутренняя 2–5 мкм толщ., бородавчатая. Эциоспоры тупомногогранные, округлые, 18–26x15–20 мкм, желто-оранжевые; оболочка бесцветная, около 1 мкм толщ., густо бородавчатая. Урединии на обеих сторонах листьев, рассеянные на желтоватых пятнах, штриховидные, 0,5–1 мм дл., сливающиеся, светло-оранжевые. Урединиоспоры округлые, короткоовальные, 18–25x16–23 мкм; оболочка светло-желтая, коричневая, 1–1,5 мкм толщ., шиповатая, с 6–8 рассеянными, плохо заметными проростковыми порами. Телии на обеих сторонах листьев, чаще на нижней, одиночные 0,2–0,5 мм дл., сливающиеся и создающие кольцеобразные группы, прикрытые эпидермой, черные; парафизы булавовидные, разделяющие сорус на отдельные гнезда. Телиоспоры клиновидные, булавовидные, 45–60x16–27 мкм, на вершине плоские или косоусеченные, к основанию и к ножке закругленные, у перегородки слабо перетянутые или без перетяжки; оболочка около 1 мкм толщ., в вершине до 5 мкм толщ., более темноокрашенная; ножка короткая, темно-бурая.

Цикл развития – разнохозяйинная *Eu-Puccinia*. Спермогонии и эции на *Ranunculus*, урединии и телии на *Alopecurus*. Встречается в поймах рек и озер, оврагах, ущельях гор, на лугах.

В Казахстане обнаружен: На *Ranunculus acer* L. var. *borealis*, I – Павлодар. обл., ст. Баян-Аул, 13–16. 06. 1890, С. Коржинский (по Г. С. Неводовскому, 1956); Алма-Атинский заповедник, по р. Батарейка и в долине Аман-Джайляу, 29. 06. 1937, Г. С. Неводовский. На *Alopecurus pratensis* L. (= *A. songaricus*), II, III – Заилийский Алатау, бассейн р. Малой Алматинки, разнотравные луга, Чимбулак, на высоте 2000 м над ур. м., 27. 08. 1946, М. Кузнецова (по Г. С. Неводовскому, 1956); р. Чарын, левый берег, пойма, 28. 06. 1974, Семипалат. обл., Аксуатский р-н, с-з “Коммунизм”, на берегу оросительных систем, 8. 08. 1980, С. А. Абиев.

Общ. распр.: Европа, Азия.

46. *Puccinia persistens* Plowr.

Азбукина [7], Ульянищев [5],
Тетеревникова-Бабаян [8], Savulescu [98]

Спермогонии на обеих сторонах листьев, на нижней среди эциев, шаровидные, погруженные, 80–100 мкм в диам. Эции на нижней стороне листьев, в группах на утолщенных коричнево-фиолетовых пятнах; перидий чашевидный, с рассеченным отогнутым краем, наружная стенка клеток перидия до 10–12 мкм толщ., поперечно-стриховатая, внутренняя 3–5 мкм толщ., мелкобородавчатая. Эциоспоры округлые, короткоэллипсоидные, овально-тупомногогранные, 19–25x17–20 мкм; оболочка бесцветная, около 1 мкм толщ., густо-мелкобородавчатая. Урединии чаще на верхней стороне листьев, желто-бурые, коричнево-каштановые, одиночные, рассеяные, яйцевидные, округлые или продолговатые, 0,5–1 мм дл., порошачие, без парафиз. Урединиоспоры шаровидные, широкоэллипсоидные, 25–36x24–29 мкм; оболочка бесцветная, 1–1,5 мкм толщ., густомелкошиповатая, ростковых пор 2–5, чаще без двориков. Телии на нижней стороне листьев, одиночные или в группах, сливающиеся, продолговатые, мелкие, плотные, прикрытые эпидермой, черные. Телиоспоры булабовидные, тупоклиновидные, веретенновидные, у основания суженные, нередко верхняя клетка толще и короче нижней, 45–65x20–28 мкм, на вершине усеченная, загупленная, закругленная, тупоконусовидно вытянутая, у перегородки в различной степени перетянутая; оболочка 1–1,3 мкм толщ., светло-серая, светло-коричневая, гладкая, на вершине до 4–7 мкм толщ., более темноокрашенная; ножка короткая, бесцветная.

Цикл развития – разнохозяйинная *Eu-Puccinia*. Спермогонии и эции на видах *Thalictrum*^{*}, урединии и телии на злаках различных родов. Встречается в различных природно-климатических условиях: в поймах рек и озер, лесах, на лесополосах, среди посевов с.-х. культур, на залежах, в нижнем и среднем горных поясах, предгорной степи и т. д.

^{*} У З. М. Азбукиной кроме *Thalictrum* в качестве эциального хозяина указаны *Aconitum*, *Actae* и *Aquilegia*.

В Казахстане обнаружен: На *Aegilops cylindrica* Host., II, III – Алма-Атин. обл., окр. с. Селекция, 26. 06. 1970, окр. с. Бурундай, 13. 06. 1978, Джамбул. обл., Джувалинский р-н, Кошкар-Ата, Уш-Коспа, 4. 07. 1983, Свердловский р-н, к-з им. Кирова, 13. 06. 1981, С. А. Абиев. На *Agropyron cristatum* (L.) Beauv., II, III – Талды-Курган. обл., Кировский р-н, Каратас, отгоны, 1. 07. 1980, окр. с. Аксу, 31. 07. 1980, Алма-Атин. обл., пойма р. Тургень, 7. 07. 1974, Нарынкольский р-н, пойма р. Какпак, 25. 07. 1978, Джамбул. обл., Джувалинский р-н, окр. с. Алексеевка, 10. 07. 1983, Сарысуский р-н, Жоны, 8. 07. 1981, С. А. Абиев. На *Elytrigia repens* (L.) Nevski, II, III – Талды-Курган. обл., во всех предгорных районах области, 06. 07. 1980, Чимкент. обл. Туркестанский р-н, к-з "Победа", 22. 06. 1982, пойма рек Сайрамсу и Каскасу, Аксу-Джабаглин. заповедник, 06. 1982, Кызыл-Ордин. обл., на орошаемых территориях всех районов, расположенных вдоль р. Сырдарья, 06. 1983, С. А. Абиев. На *E. geniculata* (Trin.) Nevski, II, III – Алма-Ата, Бот. сад, 28. 06. 1985, Кегенский р-н, горное ущ. вблизи Тогуз-Булака, 4. 07. 1979, С. А. Абиев. На *Lolium perenne* L., II, III – Чимкент. обл., Ленгерский р-н, р. Бадам, поймы рек Каскасу и Сайрамсу, 06. 1982, С. А. Абиев. На *Triticum aestivum* L., II, III – Алматин. обл., Илийский р-н, долина р. Аксай, опытные посеы, 8. 07. 1933, Алма-Ата, Бот. сад, показательные посеы, 28. 08. 1936, Г. С. Неводовский. По нашим данным, на пшенице бурая ржавчина найдена в той или иной степени развития в зависимости от особенности года во всех районах ее возделывания. Особенно часто грибок появляется в северных, северо-западных областях республики, причиняя существенный ущерб сельскому хозяйству. На юге он распространен в предгорных районах, а в пустынных – на поливных землях.

Общ. распр.: Европа, Азия, Сев. Америка.

47. *Puccinia phragmitis* (Schum.) Коерн.

Ульянищев [5], Азбукина [7], Неводовский [6],
Savulescu [98], Тетеревникова-Бабаян [8]

Спермогонии обычно на верхней стороне листьев, шаровидные, погруженные, почти белые. Эци чаще на нижней стороне листьев, тесно скученные в округлые группы, на фиолетовых пятнах, распо-

ложенные концентрическими кругами, в основном в центральной части пятен, на некоторых из них формируется несколько групп эциев; пятна иногда сливаются, достигая 1,5–2 см в диам.; перидий белый, короткоцилиндрический, чашевидный, с рассеянным отогнутым краем, клетки перидия в неясных пятнах, наружная стенка 8–10 мкм толщ., поперечно-штриховатая, внутренняя 3–4 мкм толщ., густо- или мелкобородавчатая. Эциоспоры в цепочках, округло-многогранные, 18–25x16–22 мкм, белые; оболочка около 1 мкм толщ., бесцветная, густо-, мелкобородавчатая. Урединии на обеих сторонах листьев и влагалищах, рассеянные или в группах на светло-желтых пятнах, крупные, эллипсоидные или продолговатые, 1–5 мм дл. и 1–1,7 мм шир., иногда сливающиеся, сильно порошащие, бурые, темно-коричнево-бурые, без парафиз. Урединиоспоры шаровидные, продолговато-яйцевидные, широкоэллипсоидные, 24–33x22–25 мкм, бурые; оболочка 3–4 мкм толщ., редко шиповатая, желто-бурая, с 3–5 экваториальными ростковыми порами, прикрытыми невысокими бесцветными сосочками. Телии преимущественно на нижней стороне листьев, влагалищах, рассеянные или в группах, сливающиеся, 2–12 мм дл. в линии, 1–2 мм шир., выпуклые, подушкообразные, плотные, рано обнажающиеся, шоколадно-бурые, без парафиз. Телиоспоры продолговато-эллипсоидные или продолговато-булавовидные, 45–57x17–22 мкм, на вершине закругленные или тупоконусовидно-вытянутые, у перегородки слегка перетянутые; оболочка гладкая, 2–3 мкм толщ., бурая, на вершине до 5–6 (8–10) мкм толщ.; ножка 40–60 (70–80) мкм дл., прочная, бесцветная. Часты мезоспоры.

Цикл развития – разнохозяйинная *Eu-Puccinia*. Спермогонии и эци на *Rumex* и *Rheum*, урединии и телии на *Phragmites*. Встречается в поймах озер, рек, на рисовых полях и болотах.

В Казахстане обнаружен: На *Rumex acetosa* L., 1 – Алма-Атин. обл., Чиликский р-н, с-з “Таусугурский”, на берегу арыка, в зарослях тростника, 7. 06. 1984, Джамбул. обл., Джувалинский р-н, пойма р. Кошкар-Ата, 21. 06. 1982, Вост-Казахст. обл., Глубоковский р-н, с-з “Веселовский”, пойма речки, болота, заросли тростника, 25. 06. 1988, С. А. Абиев. На *R. acetosella* L., 1 – Джамбул. обл., с-з “Фурмановский”, пойма р. Чу, тугайное разнотравье, 8. 06. 1981, окр. с. Новотроицкое, в пойме р. Чу, болотистое поле, 1. 06. 1981,

С. А. Абиев. На *R. confertus* Willd., I – Акмолин. обл., Сандыктас, лесхоз, 25. 07. 1954, коллектор не указан; Караганд. обл., левобережья р. Нура, в 13 км севернее пос. Есенгельды, 13. 07. 1960, коллектор не указан, Кокчетав. обл., Арыкбалыкский лесхоз, березняк, 10. 07. 1953, коллектор не указан, Урал. обл., пойма р. Урал, вблизи облцентра, тугай, 14. 06. 1986, Вост-Казахст. обл., Глубоковский р-н, с-з “Черемшинский”, болотное разнотравье, 27. 06. 1988, С. А. Абиев. На *R. crispus* L., I – Алма-Ата, предгорья, Глубокая щель, яблонники, сев. склон, 27. 07. 1946, М. Кузнецова; Киргизский Алатау, предгорная равнина, 19. 06. 1961, З. М. Бызова. На *R. paulsenianus* Rech., I – Джамбул. обл., Чу-Илийские горы, Кендыктас, ущ., в 15 км от с. Суганды, в пойме горной речки, 1. 06. 1958, З. М. Бызова. На *R. rechingeranus* Los., I – горы Чу-Илийские, Хантау, 8. 06. 1955, З. М. Бызова. На *R. tianschanicus* Los., I – Алма-Ата, предгорья, Глубокая щель, яблонники, сев. склон, 27. 05. 1946, М. Кузнецова. На *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steud., II, III – повсеместно, где произрастает данный злак.

Общ. распр. : Европа, Азия, Америка, Африка.

48. *Puccinia poarum* Niels.

Неводовский [6], Ульянищев [5], Азбукина [7],
Savulescu [98], Тетеревникова-Бабаян [8]

Спермогонии на верхней стороне листьев, рассеянные или в группах, округлые 80–100 мкм в диам., подэпидермальные, медвяно-желтые. Эции на нижней стороне листьев в мелких группах, на желтых или фиолетовых пятнах; перидий цилиндрический или чашевидный, с разорванным и отогнутым краем, белый; клетки перидия ромбовидные, наружная стенка 8–10 мкм толщ., поперечноштриховатая, внутренняя 3–4 мкм толщ., густобородавчатая. Эциоспоры в цепочках, многогранные, эллипсоидные, 20–29x17–22 мкм, оранжевые; оболочка около 1 мкм толщ., густо или мелкобородавчатая, бесцветная. Урединии преимущественно на верхней стороне листьев, рассеянные или в группах, на обесцвеченных пятнах, точковидные или продолговатые, 0,2–0,4 мм дл., поздно обнажающиеся, порошачие, оранжевые, без парафиз. Урединиоспоры округлые или

яйцевидные, 18–24x16–21 мкм; оболочка около 1 мкм толщ., бесцветная или светло-желтоватая, густо-мелкобородавчатая, с (7)8–9(11) рассеянными ростковыми порами. Телии в основном на нижней стороне листьев, коротко-штриховидные, долго прикрытые эпидермой, черные, разделенные бурыми парафизами на отдельные гнезда. Телиоспоры булавовидные или продолговатые, 45–52x16–22 мкм, на вершине плоские, косоусеченные, закругленные, тупоконусовидно вытянутые или однобоко вытянутые, у основания суженные, у перегородки слегка перетянутые, верхняя клетка толще и короче нижней; оболочка около 1 мкм толщ., на вершине до 6–8 мкм толщ., более темноокрашенная; ножка короткая, бесцветная, бурая. Встречаются мезоспоры.

Цикл развития – разнохозяйинная *Eu-Puccinia*. Спермогонии и эции на *Tussilago*, урединии и телии на *Poa*. Встречается в нижнем и среднем горных поясах, предгорной степи, пойменных тугаях, на лесополосах и лугах.

В Казахстане обнаружен: На *Tussilago farfara* L., 0,1 – Алматин. обл., Талгар, по р. Средний Талгар, 1. 06. 1936, Г. С. Неводовский; Малое Алматин. ущ. на высоте 2000 м над ур. м., 08. 1955, Б. К. Калымбетов; Нарынкольский р-н, Шубартальский жайлау, на берегу р. Карасай, 20. 07. 1979, юго-восточнее с. Сарыжаз, северные оконечности Терской-Алатау, ущ. горы, 4. 06. 1976, С. А. Абиев; Актюбин. обл., Новороссийский р-н, с-з “Магаджановский”, на берегу р. Аксай, 28. 06. 1953, Н. Ф. Писарева; Вост.-Казахст. обл., Калбинский хребет, окр. с. Серебрянск, 6. 07. 1988, С. А. Абиев. На *Poa bulbosa* L., II, III – Джамбул. обл., Чуйский р-н, пойма р. Эспе. окр. с. Далакайнар, 25. 06. 1981, С. А. Абиев. На *P. lipskyi* Roschev., III – Вост.-Казахст. обл., хр. Тарбагатай, сев. сторона, Аксуатский р-н, ущ., 18. 09. 1956, М. П. Васягина. На *P. palustris* L. (= *P. serotina*), II, III – Алма-Ата, Малое Алматин. ущ., на высоте около 2000 м над ур. м., 17. 07. 1989, Актюбин. обл., Новороссийский р-н, с-з “Магаджановский”, заливные сенокосы, 16. 06. 1985, С. А. Абиев. На *P. pratensis* L. subsp. *angustifolia* (L.) Arcang., II, III – Алма-Атин. обл., Нарынкольский р-н, окр. с. Сарыжаз, 2. 08. 1979, предгорная степь Энбекши-Казахского (2. 06. 1984) и Талгарского (17. 06. 1984) районов, Чимкент. обл., поймы рек Улькен-Бугунь, Арыс, Каскасу, Сайрамсу, Келес, горы Алтынтау, 06. 1982, С. А. Абиев. На *P. pratensis*

L. subsp. pratensis., III – Алма-Ата, Бот. сад, коллекционные посевы, 17. 12. 1936, Г. С. Неводовский; Карагандин. обл., г. Караганда, по дороге в Бот. сад, тополевая роща, 16. 06. 1954, Чимкент. обл., заповедник Аксу-Джабаглы, водораздел рек Кишикаинды и Улкенкаинды, 17. 07. 1968, М. П. Васягина; средне- и нижнегорные пояса, горные долины, предгорная степь Заилийского, Джунгарского и Киргизского Алатау, Кетменя, Чу-Илийских гор и Каратау, поймы рек Семиречья, 06-07. 1975–1990, С. А. Абиев. На *P. trivialis* L., II – Урал. обл., Акжайкский р-н, с-з “Енбекский”, на неудобьях среди посевов зерновых культур, 7. 07. 1986, С. А. Абиев. На *P. versicolor* Bess. subsp. *stepposa* (Kryl.) Tzvel., II – Урал. обл., Приуральский р-н, с-з “Вперед к коммунизму”, 16. 06. 1986, лесополосы вдоль автодороги Аксуат–Яик, 19. 06. 1986, С. А. Абиев.

Общ. распр.: Европа, Азия.

49. *Puccinia poae-nemoralis* Otth.

Ульянищев [5], Неводовский [6], Savulescu [98], Тетереvникова-Бабаян [8]

Спермогонии и эции в Казахстане не изучены. Урединии преимущественно на верхней стороне листьев, влагалищах и стеблях, рассеянные или в группах на обесцвечивающихся участках листовой поверхности, округлые или слегка продолговатые, 0,2–1,5 мм дл., коричнево-бурые, порошачие; парафизы преимущественно булавовидные или булавовидно-головчатые, с ясно суженной шейкой под “головкой”; оболочка на вершине до 7 мкм толщ. Урединиоспоры шаровидные, широкоэллипсоидные, яйцевидные, 17–27x16–22 мкм; оболочка 1,5–2 мкм толщ., бесцветная, оранжево-желтая, или светло-желтая, густо- и тонкобородавчатая, с (8)9–11(12) рассеянными ростковыми порами. Амфиспора с коричневой, почти каштановой оболочкой. Телии чаще на нижней стороне листьев, мелкие, в виде продолговатых штрихов или кругов и полукругов, долго прикрытые матовой эпидермой, черные; парафизы скудные, булавовидно-головчатые, бурые, не разделяющие сорус на гнезда. Телиоспоры продолговатые или булавовидные, 40–60x16–23 мкм, на вершине усеченные, закругленные, тупоконусовидно- или косо-вытянутые, к основанию суженные, у перегородки перетянутые;

оболочка гладкая, 1,5 мкм толщ., желто-бурая, на вершине до 3–8 мкм толщ. и более, темноокрашенная; ножка короткая, светло-коричневая.

Цикл развития – не исследован. Урединии и телии на различных родах злаков. Встречается на лугах, в поймах рек и озер, лесах и лесополосах, на склонах гор и в ущельях.

В Казахстане обнаружен: На *Anthoxantum odoratum* L. (= *A. alpinum*), III – Вост.- Казахст. обл., горы Тарбагатай, в районе р. Кайрақты, 30. 08. 1956, коллектор не указан. На *Poa alpina* L., II – Алма-Ата, Малое Алматин. ущ., долина Аман-Джайлау, 14. 08. 1936, В. Г. Траншель. На *P. nemoralis* L., II, III – Талгар, Кайназарка, 17. 07. 1936, В. Г. Траншель. На *P. pratensis* L. subsp. *angustifolia* (L.) Acrang., III – Талды-Курган. обл., горы Дегерес, 26. 06. 1980, С. А. Абиев. На *P. pratensis* L. subsp. *pratensis* (L.), II – Джамбул. обл., Джувалинский р-н, на сенокосах, неудобьях среди посевов, горных пастбищах, 06. 1983, С. А. Абиев. На *Sclerochloa dura* (L.) Р. В., III – Чу-Илийские горы, Красногорское плато, в окр. с. Актас, в предгорной долине, 5. 06. 1958, З. М. Бызова.

Общ. распр.: Европа, Азия, Америка, Новая Зеландия.

50. *Puccinia pygmaea* Erikss.

Ульянищев [5], Азбукина [7], Неводовский [6], Savulescu [98]

Спермогонии на верхней стороне листьев, шаровидные, 120–130 мкм в диам., коричневые, на оранжевых или коричнево-оранжевых пятнах, погруженные. Эции на нижней стороне листьев, иногда на черешках и плодах, рассеянные или в небольших рыхлых группах на красноватых пятнах, не вызывающие гипертрофию пораженных участков; перидий цилиндрический, высокий, светло-желтый, с разорванным и отогнутым краем, клетки перидия плотно спаянные, находящие друг на друга, наружная стенка 8–12 мкм толщ., поперечно-штриховатая, внутренняя 3 мкм толщ., грубобородавчатая. Эциоспоры округлые или гупомногогранные, 16–24x14–21 мкм, желтые; оболочка бесцветная, около 1,5 мкм толщ., мелкобородавчатая. Урединии на обеих сторонах листьев и влагалищах, рассеянные, в группах, иногда сливающиеся, светло-коричневые

порошащие; парафизы периферические, иногда перемешанные со спорами, головчатые, булавовидно-головчатые, 50–80x10–20 мкм. Урединиоспоры эллипсоидные, широкоэллипсоидные или яйцевидные, шаровидные, 25–30x23–26 мкм; оболочка светло-желтая, 1–1,5 мкм толщ., тонкошиповатая, с (6)8–10 рассеянными, плохо заметными ростковыми порами со слабо развитыми дворицами. Телии преимущественно на нижней стороне листьев, мелкие, в рыхлых группах, иногда располагающиеся рядами, долго прикрытые эпидермой, плотные, черные, разделенные пальцевидными парафизами на отдельные гнезда. Телиоспоры продолговато-яйцевидные или продолговатые 35–48x15–20 мкм, на вершине усеченные, закругленные или тупоконусовидно заостренные, у основания суженные, у перегородки слабо перетянутые или неперетянутые; оболочка 1–1,5 мкм толщ., на вершине до 5–8 мкм толщ., каштановая, гладкая; ножка короткая, иногда до 15 мкм дл., светло-серая, прочная.

Цикл развития – разнохозяйинная *Eu-Puccinia*. Спермогонии и эдии на *Berberis*, урединии и телии на *Calamagrostis*. Встречается по берегам рек и озер, на сухих склонах и лугах, в ущельях гор.

В Казахстане обнаружен: На *Berberis heteropoda* Schrenk., 0, I – Алма-Ата, предгорья, 2. 06. 1936, Малое Алматин. ущ., по р. Батарейка, 13. 06. 1930, Талгар, Монахова щель, 24. 08. 1935, Г. С. Неводовский; помимо указанных мест гриб отмечен в различных ущельях и поймах рек, берущих начало в Джунгарском, Заилийском и Киргизском Алатау, 05-06. 1970–1990, С. А. Аби-ев; Семипалат. обл., хр. Тарбагатай, ущ. Талды-Су, 13. 08. 1953, С. Р. Шварцман. На *B. iliensis* M. Pop., 0, I – Алма-Атин. обл., Илийский р-н, на берегу р. Или, 4. 06. 1939, М. Кузнецова; Алма-Ата, Бот. сад, 05-06. 1971–1985, С. А. Аби-ев. На *B. oblonga* (Rgl.) Schneid., 0, I – Илийский р-н, пойма р. Или, 4. 06. 1936, Г. С. Неводовский; Алма-Ата, Бот. сад, 05-06. 1970–1984, С. А. Аби-ев. На *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth*, II, III – Алма-Ата, отроги Терс-

* Многолетние результаты обследования территории показали, что гриб на *Calamagrostis epigeios* встречается небольшими очагами во всех предгорных и горных районах Семиречья и Восточного Казахстана, в поймах рек и на орошаемых землях Южного Казахстана.

Бутака, спускающиеся к Алма-Ате, 21. 07. 1937, Г. С. Неводовский; Семипалат. обл., Аксуатский р-н, хр. Тарбагатай, ущ. с родником, 18. 09. 1956, М. П. Васягина. На *C. purpurea subsp. phragmitoides* (Hartm.) Tzvel. (= *C. pseudophragmites*), II – Алма-Атин. обл., Талгар, Гончаровская щель, 28. 08. 1935, Г. С. Неводовский; Чимкент. обл., Ленинский р-н, пойма р. Келес, вблизи с. Ленинское, 4. 07. 1972, С. А. Абиев. На *Dactylis glomerata* L., стадия развития гриба не указана, Заилийский Алатау, Малое Алматин. ущ., 2. 08. 1946, М. Кузнецова.

Общ. распр. : Европа, Азия.

**51. *Puccinia recondita* Rob. ex Desm.
(=*P. dispersa* Erikss. et Henn.)**

Азбукина [7], Ульянищев [5], Неводовский [6],
Savulescu[98], Тетеревникова-Бабаян [8].

Спермогонии на обеих сторонах листьев, преимущественно на верхней, округлые, в группах, на оранжевых пятнах, погруженные, медвяно-бурые, позднее почти черные. Эции на нижней стороне листьев, нередко на чашелистиках и плодах, в группах на округлых или продолговатых уплотненных оранжево-бурых пятнах, рыхлые; перидий чашевидный, низкий, с разорванным и отогнутым краем, клетки перидия многогранные, находящие друг на друга, наружная стенка до 10 мкм толщ., поперечнополосатая, внутренняя до 3–4 мкм толщ., мелкобородавчатая. Эциоспоры округлые или слегка продолговатые, 20–30 мкм в диам.; оболочка около 1 мкм толщ., густо- и мелкобородавчатая. Урединии на обеих сторонах листьев, чаще на верхней, равномерно густо рассеянные, иногда сливающиеся, 0,2–1,5 дл., сильно порошачие, ржаво-бурые, без парафиз. Урединиоспоры округлые, широкоэллипсоидные, 25–28x24–26 мкм; оболочка буроватая, 1–1,5 мкм толщ., мелкошиповатая, с (6)7–9(10) рассеянными ростковыми порами, с широкими дворицами. Телии чаще на нижней стороне листьев и влагалищах, рассеянные или в группах, прикрытые эпидермой, черно-бурые, разделенные бурыми головчатыми парафизами на мелкие гнезда. Телиоспоры булавовидные, конусовидно вытянутые, 40–53x16–21 мкм, на вершине слегка

закругленные, плоские или кососрезанные, у основания суженные и плавно переходящие в ножку, у перегородки перетянутые в разной степени; оболочка 1–1,5 мкм толщ., светло-бурая, на вершине утолщенная до 3–5 мкм толщ., гладкая, более темноокрашенная; ножка короткая, почти бесцветная, светло-бурая, прочная.

Цикл развития – разнохозяйинная *Eu-Puccinia*. Спермогонии и эции на *Anchusa*, *Lycopsis* и др., *Boraginaceae*, урединии и телии на *Secale*. В культуре, особенно в предгорной степной зоне и в степях центральных и северных областей Казахстана.

В Казахстане обнаружен: На *Arnebia grandiflora* (Trautv) M. Pop., *A. decumbens* (Vent.) Coss. et Kral., 0, I – Чилик, пойма р. Чилички, 3. 06. 1937, Г. С. Неводовский. На *Echinospertum semiglabrum* L., I – Чилик, щебневый настил у р. Чилички, 3. 06. 1937, Б. К. Калымбетов. На *Heterocaryum rigidium* DC., I – горы Чу-Илийские, Хантау, горная долина, 27. 05. 1958, З. М. Бызова. На *Lappula microcarpa* (Led.) Gurke., I – Актюбин. обл., Большой Барсукский лесхоз, недалеко от жел. дороги., 2. 04. 1953, Н. Ф. Писарева; Джамбул. обл., Джувалинский р-н, окр. с. Чапаево, 19. 06. 1982, С. А. Абиев. На *Pulmonaria mollissima* Kern., I – Алма-Атин. обл., окр. с. Тогуз-Булак, 15. 08. 1976, С. А. Абиев. На *Rhytispertum arvense* L., I – Талгар, Монахова щель, 6. 06. 1936, Сюгатинская долина, между реками Чарын и Или, южные склоны, 5. 05. 1967, В. П. Голоскоков (по Б. К. Калымбетову, 1969). На *Ulugbekia tschimganica* (V. Fedtsch.) Zak., I – с. Чемолган, 05. 1956, Б. К. Калымбетов. На *Secale cereale* L., II, III – Алма-Атин. обл., Талгар, опытный участок техникума защиты растений (без искусственного заражения), 3. 07. 1934, Г. С. Неводовский; Алма-Атин. обл., Илийский р-н, долина р. Аксай, зональная станция, самосев, 12. 07. 1933, коллектор не указан, Каскеленский р-н, с. Селекция, опытные участки, 26. 06. 1970, Джамбул обл., Меркенский р-н, с-з “Красный Октябрь”, 23. 06. 1981, Урал. обл., повсеместно на посевах культуры, 06-07. 1986, Семипалат. обл., Жарминский р-н, 15. 07. 1989, Вост.-Казахст. обл., Большенарымский р-н, производственные посева, 2. 07. 1988, С. А. Абиев. На *S. sylvestre* Host., II – Джамбул. обл., Джувалинский р-н., сенокосы и пастбища, 06. 1982, С. А. Абиев.

Общ. распр. : Европа, Азия, Африка, Америка, Австралия.

52. *Puccinia setariae-viridis* Diet.

Ульянищев [5], Азбукина [7].

Спермогонии и эции не известны. Урединии на обеих сторонах листьев, преимущественно на нижней, рассеянные или в небольших группах, продолговатые или линейные, 0,3–0,8 мм дл., светло-коричневые, порошачие, без парафиз. Урединиоспоры округлые, широкоэллипсоидные, обратнойцевидные, 24–30х17–26 мкм, коричневые; оболочка темно-коричневая, 1–1,5 мкм толщ., шиповатая, с 3–5 экваториальными ростковыми порами. Телии подобно урединиям плотные, подушковидные, черно-бурые или черные. Телиоспоры эллипсоидные, 40–56х20–35 мкм, обычно на обоих концах закругленные или с вертикальной, иногда косою и горизонтальной перегородкой; оболочка 3–5 мкм толщ., на вершине до 6–9 мкм тлщ., каштаново-бурая, гладкая, ростковая пора верхней клетки на вершине или сдвинута к перегородке, в нижней посередине клетки; ножка длинная, до 70–100 мкм, прочная, светло-серая или почти бесцветная.

Цикл развития – не исследован. Урединии и телии на *Setaria*. Встречается в огородах, на заливных лугах и освещенных склонах холмов.

В Казахстане обнаружен: На *Setaria viridis* (L.) Beauv., II – Джамбул. обл., верховья р. Асса, разливы в предгорье, 20. 06. 1981, С. А. Абиев.

Общ. распр.: Азия.

53. *Puccinia stipina* Tranz*.

Неводовский [6], Азбукина [7], Ульянищев [5], Savulescu [98], Тетеревникова-Бабаян [8].

Спермогонии на обеих сторонах листьев, на краснеющих пятнах, рассеянные или в группах, округлые, кеглевидные, пузырчатопустуловидные, 100–500 мкм в диам., погруженные, оранжево-желтые.

* Гриб характеризуется широкой специализацией в эциальной стадии. Поэтому в зависимости от питающих растений был описан ряд самостоятель-

Эции преимущественно на нижней стороне листьев, на черешках и стеблях, вызывающие вздутия и скручивания стеблей, иногда покрывающие всю листовую поверхность; перидий чашевидный, клетки перидия многогранные, наружная стенка до 9 мкм толщ., продольно штриховатая, внутренняя 2–3 мкм толщ., грубобородавчатая, густо усаженная бородавочками, сливающимися в поперечные ряды. Эциоспоры округлые, яйцевидные, многогранные, 20–35x16–28 мкм; оболочка желто-бурая, 1–2 мкм толщ., густо- и мелкобородавчатая, с (3)4 – 6(8) рассеянными ростковыми порами. Урединии чаще на верхней стороне листьев и влагалищах, 0,3–1,5 мм в дл., рассеянные, штриховидные, порошачие, ржаво-красные, без парафиз. Урединиоспоры округлые, яйцевидные, 23–28x20–25 мкм, оранжево-красные; оболочка 1,5–2 мкм толщ., редкошпороватая, с 6–8(10) рассеянными ростковыми порами. Телии на верхней стороне листьев, иногда на влагалищах, черешках колосков и колосках, одиночные, часто сливающиеся и образующие линии до 2 см в дл. и 2 мм в шир., подушковидные, рано обнажающиеся, черные, без парафиз. Телиоспоры продолговато-клиновидные, булавовидные, редко веретенovidные, 45–60x17–25 мкм, на вершине закругленные или тупоконусовидно суженные, у основания постепенно к ножке суженные, у перегородки заметно перетянутые; оболочка 1,5–2 мкм толщ., на вершине до 6–8 мкм толщ., светло-бурая, коричнево-бурая, гладкая, с плохо заметными ростковыми порами; ножка бесцветная или желтоватая, до 60–75 (100–150) мкм дл., прочная. Встречаются 1–4 клеточные споры.

Цикл развития – разнохозяйинная *Eu-Puccinia*. Спермогонии и эции на представителях семейств *Labiatae* (*Ajuga*, *Dracosephalum*, *Glechoma*, *Lallemantia*, *Lamium*, *Leonurus*, *Origanum*, *Salvia*, *Thymus*, *Ziziphora*), *Liliaceae* (*Asparagus*), *Campanulaceae* (*Campanula*), *Geraniaceae* (*Geranium*), *Ranunculaceae* (*Dodartia*), урединии и телии на *Stipa*. Встречается в эциальной стадии в раз-

ных видов: *Aecidium clematis-songarici* Nevod., *A. dodartiae* Tranz., *A. pulsatillae* Tranz., *A. salviae-stipae* Kleb., *A. thymi* Fuck. Однако, учитывая морфологическую однотипность их эциев, а также общность основных растений-хозяев (виды р. *Stipa*), Г. С. Неволовский (1956) был склонен считать их специализированными формами одного и того же вида – *P. stipina* Tranz.

личных природно-климатических условиях, в лесу, на предгорной холмистой равнине, в ущельях гор, поймах рек, в II, III стадиях – в предгорной холмистой и увалистой степи.

В Казахстане обнаружен: На *Dracocephalum integrifolium* Bge., I – Кастекский хребет, пойма горной реки, 22. 06. 1955, З. М. Бызова. На *D. bippinatum* Rupr., I – хр. Кетмень, горы Темирлик, южный склон, 21. 09. 1957, Б. К. Калымбетов. На *Leonurus glaucescens* Bge., I – Каскеленская щель, 26. 06. 1957, Б. К. Калымбетов. На *L. tataricus* L., I – Алма-Ата, Бот. сад, 18. 06. 1954, Заилийский Алатау, Суыктау, правый берег ручейка, 17. 06. 1955, Б. К. Калымбетов; Каскеленская щель, берег р. Каскеленки, 26. 06. 1955, М. П. Васягина. На *Origanum vulgare* L., I – Заилийский Алатау, окр. Бот. сада. 5. 07. 1954, Б. К. Калымбетов. На *Salvia deserta* Schang. (= *S. nemorosa*), I – Алма-Атин. обл., окр. с. Нарынкол, 23. 05. 1955, Б. К. Калымбетов; Нарынкольский р-н, окр. сел Какпак и Текес, 07. 1975–1977, Семипалат. обл., Аягузский р-н, с-з “Мынбулакский”, 3. 07. 1989, Маканчинский р-н, к-з “Красный Партизан”, 22. 06. 1989, С. А. Абиев. На *Salvia* sp., I – Алма-Атин. обл., Талгар, склоны холмов, 28. 05. 1896, Илийский р-н, р. Аксай, берега, 05. 1932, Г. С. Неводовский. На *Thymus serpyllum* L., I – Караганд. обл., сев. часть Карсакапайского р-на, около сопки Карадыр, 6. 06. 1936, Г. С. Неводовский; Гранитные сопки, южнее с. Жанаул, 9. 06. 1954, М. П. Васягина. На *Thymus* sp., I – Талгар, склоны холмов, 3. 06. 1936, низкогорья Бурундай, берега р. Карасучки, 19. 05. 1947, Г. С. Неводовский. На *Ziziphora bungeana* Juz., I – Алма-Атин. обл., Кастекский хребет, пойма реки, 22. 06. 1955, Б. К. Калымбетов; Нарынкольский р-н, холмы и бугры, предгорная равнина, 05. 1976, С. А. Абиев. На *Geranium collinum* Steph., I – Заилийский Алатау, Большое Алматинское озеро, берега, смешанный лес, 6. 06. 1972, Чин-Тургенское ущ., склоны гор 2. 07. 1974, Нарынкольский р-н, юго-зап. с. Сарыжаз, предгорья, 2. 07. 1976, С. А. Абиев. На *G. pratense* L., I – Заилийский Алатау, ущ. вблизи Большого Алматинского озера, 2. 07. 1974, С. А. Абиев. На *Geranium* sp., I – Джамбул. обл., Джувалинский р-н, Кошкар-Ата, зап. склон, 21. 06. 1982, С. А. Абиев. На *Clematis songarica* Bge., I – Заилийский Алатау, Сюгатинская долина, между рек Чарын и Или, 1. 06. 1937, В. П. Голоскоков (по Г. С. Неводовскому, 1956); Нарынкольский

р-н, долина среди гор, недалеко от с. Сарыжаз, 8. 07. 1976, С. А. Абиев. На *S. integrifolia* L., I – Вост.-Казахст. обл., Глубоковский р-н, с-з “Веселовский”, холмы, 25. 06. 1988, С. А. Абиев. На *S. orientalis* L. I – Кзыл-Ордин. обл., Кармакчинский р-н, тугай вокруг оз. Караколь, 2. 06. 1983, Теренузекский р-н, с-з “Чиркейлинский”, заросли различных кустарников, вдоль канала, 15. 06. 1983, Джамбул. обл., пойма р. Чу, недалеко от с. Фурмановка, 8. 06. 1981, Алма-Атин. обл., Нарынкольский р-н, юго-вост. с. Текес, предгорья, пойма речки, 28. 06. 1977, С. А. Абиев. На *Pulsatilla patens* (L.) Mill., I – Павлодар. обл., у ст. Баян-Аул, 13–16. 06. 1890, (по Г. С. Неводовскому, 1956). На *Dodartia orientalis* L., I – горы Дегерес, 10. 06. 1923, Акмолин. обл., степи, близ прибрежной полосы оз. Джарлы-Коль, 5. 06. 1914, Семипалат. обл., 5 км севернее пикета Кзыл-Мульск, степь, 05. 1914, Караганд. обл., северная часть Карсакупайского р-на, склоны к саю, 10. 07. 1936, Г. С. Неводовский. На *Stipa capillata* L., III – Алма-Атин. обл., Талгар, сухой склон к руслу арыка, 28. 05. 1936, ст. Или, пески, 28. 06. 1937, низкогорья Бурундай, по берегу р. Карасучки, 19. 05. 1947, Г. С. Неводовский; Кегенский р-н, в 5 км юго-западнее пос. Саты, зап. склон, горы Темирлик, юж. склон, 21. 09. 1957, Б. К. Калымбетов; Джамбул. обл., Джамбулский р-н, к-з им. Джамбула, 21. 09. 1954, З. М. Бызова; Актюбин. обл., Большой Барсуковский лесхоз, 6. 06. 1953, Н. Ф. Писарева; Караганд. обл., северная часть подножья горы, 12. 07. 1960, Н. Ф. Писарева; Джамбул. обл., Мойынкумский р-н, с-з им. Фурманова, пойма р. Чу, пески, 10. 06. 1981, Джувалинский р-н, Уш-Коспа, склон к р. Кошкар-Ата, на прошлогодних отмерших частях растений, 17. 05. 1982, Талды-Курган. обл., Талды-Курганский р-н, на холмах в окр. с. Ильичевское, 8. 07. 1980, Семипалат. обл., Жарминский р-н, с-з “Октябрьский”, 15. 07. 1989, Актюбин. обл., Новороссийский р-н, с-з “Магаджановский”, ковыльно-типчаковое разнотравье, 16. 06. 1985, Мартукский р-н, на терр. райспецхозобъединения, 18. 06. 1985, Актюбинский р-н, с-з “Пригородный”, 19. 06. 1985, Карабутакский р-н, вокруг оз. Сараласор, 25. 06. 1985, С. А. Абиев. На *S. caucasica* Schmalh., II, III – Алма-Атин. обл., окр. с. Кеген, 21. 08. 1954, Б. К. Калымбетов. На *S. hohenackerana* Trin. et Rupr., III – южные Кзыл-Кумы, в р-не Маукен, межбугровые глиняные пески, 19. 05. 1957, М. А. Таргенова. На *S. kirghisorum*

P. Smirn., III – Большой Кемин, 05-08. 1954–1955, Н. А. Гамалицкая (по Б. К. Калымбетову, 1969). На *S. lessingiana* Trin. et Rupr., III – южные Кзыл-Кумы, у подножья горы Карынтау, пески 31. 05. 1957, М. А. Тартенова. На *S. pulcherrima* C. Koch., III – Семипалат. обл., ст. Бель-Агач, 17. 06. 1890, С. Коржинский (по Г. С. Неводовскому, 1956). На *S. arabica* Trin. et Rupr. (= *S. szovitsiana*), III – Алма-Атин. обл., пески в окр. с. Илийск, 2. 06. 1935, Г. С. Неводовский. На *Stipa* sp., III – Талгар, Биарык, в степи, склон к берегу арыка, рядом с пораженным *Salvia*, 28. 05. 1936, Г. С. Неводовский; Центральный Казахстан, сопки вдоль р. Жарлы, вблизи к-за “Новый путь”, 29. 07. 1954, М. П. Васягина.

Общ. распр.: Европа, Азия, Сев. Америка.

54. *Puccinia striiformis* West. (= *P. glumarum* Erikss. et Henn.)

Азбукина [7], Неводовский [6], Ульянищев [5],
Savulescu [98], Тетеревникова-Бабаян [8]

Спермогонии и эции не известны. Урединии чаще на верхней стороне листьев, реже на влагалищах, стеблях, колосковых и цветковых чешуях и остях колоса, одиночные, мелкие, 0,2–0,8 мм дл., часто расположены в виде длинных пунктирных линий, желтые, светло-желтые, долго прикрытые эпидермой, затем вскрывающиеся, порошачие, без парафиз. Урединиоспоры округлые, яйцевидные или короткоэллипсоидные, 22–34x17–25 мкм; оболочка 1–1,5 мкм толщ., бесцветная, тонкошиповатая, с (9)10–14(15) рассеянными ростковыми порами, плохо заметные. Телии преимущественно на нижней стороне листьев, иногда на стеблях под колосом, очень редко на всех остальных наземных органах, одиночные, расположенные рядами, часто сливающиеся, постоянно скрытые эпидермой, серо-черные, разделенные многочисленными, линейными, изогнутыми бурными парафизами на отдельные гнезда. Телиоспоры продолговатобулавовидные, клиновидные, асимметричные, в один бок изогнутые, 35–49x15–22 мкм, на вершине плоские, тупозакругленные или односторонне слабо вытянутые, у основания к ножке конусовидно суженные, у перегородки слабо перетянутые; оболочка 1–1,5 мкм толщ., каштаново-бурая, на вершине 3–6 мкм толщ., интенсивнее

окрашенная; ножка очень короткая, бесцветная или коричневая, прочная.

Цикл развития – не исследован. В. Г. Траншель предполагает, что эциальная стадия гриба, возможно, протекает на представителях р. *Valerianella*, но это экспериментально не доказано. Урединии и телии на видах различных родов злаковых растений. Встречается в посевах пшеницы, на лугах в предгорной зоне и горной долине, в ущельях гор и поймах горных рек.

В Казахстане обнаружен: На *Aegilops cylindrica* Host., II,III – Алма-Ата, Бот. сад, по р. Весновка, 8. 07. 1936, Г. С. Неводовский; Илийский р-н, долина р. Аксай, 10. 07. 1933, В. Г. Траншель; Чу-Илийские горы, Хантау, 5. 06. 1955, З. М. Бызова; предгорные районы Алма-Атин., Джамбул., Чимкент. и Талды-Курган. областей, 05-06. 1975–1989, С. А. Абиев. На *A. crassa* Bois. и *A. ovata* L., II – коллекционные посевы КазНИИЗ (Каскеленский р-н), 06. 1987–1991, С. А. Абиев. На *Agropyron cristatum* (L.) Beauv., II,III – Алма-Ата, Бот. сад, опытные посевы, 2. 06. 1936, В. Г. Траншель. На *A. cristatum* subsp. *pectinatum* (Vieb.) Tzvel. (= *A. pectiniforme*), II,III – Малое Алматин. ущ., предгорные районы Алма-Атин. и Джамбул. обл., 06. 1982, С. А. Абиев. На *A. desertorum* (Fish. ex Link.) Schult., II,III – Актюбин. обл., р. Уил, вблизи пос. Саги, 10. 07. 1962, Н. Ф. Писарева. На *Agrostis gigantea* Roth., II,III – Заилийский Алатау, Малое Алматин. ущ., берега Аламатики, 25. 06. 1978, С. А. Абиев. На *A. hissarica* Roshev., II – Заилийский Алатау, хр. Кетмень, 06. 1974–1981, С. А. Абиев. На *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth., II,III – поймы рек Северного Тянь-Шаня, 06. 1975–1980, С. А. Абиев. На *Dactylis glomerata* L., II,III – Северный Тянь-Шань, Юго-Западный Алтай, 06-07. 1975–1990, С. А. Абиев. На *Elymus abolinii* (Drob.) Tzvel., II,III – горные ущелья и склоны нижнего и среднего горных поясов, поймы рек в горных долинах, 06-07. 1975–1985, С. А. Абиев. На *E. caninus* L., II,III – Заилийский Алатау, Малое Алматин. ущ. и Турген. щель, 06. 1974–1979, С. А. Абиев. На *E. sibiricus* L. (= *Clinelymus sibiricus*), II,III – Семипалат. обл., хр. Тарбагатай, ущ., 19. 09. 1956, М. П. Васягина; Малое Алматин. ущ., 21. 07. 1979, С. А. Абиев. На *Elytrigia intermedia* (Host.) Nevski, (= *Agropyron intermedium*), II,III – из гербарного фонда (без даты и места нахождения), В. Г. Траншель. На *E. repens* (L.) Nevski, II,III – Талгар, по р. Кайназарка, 10. 07. 1936,

Г. С. Неводовский; Актюбин. обл., Хобдинский р-н, лесные колки, 1. 07. 1962, Н. Ф. Писарева; Кустан. обл., сев.-вост. пос. Амангельды, разливы р. Карык-Салды, 28. 06. 1960, коллектор не указан; предгорья Кетменя, Заилийского и Таласского Алатау, 06-07. 1975-1989, С. А. Абиев. На *Roegneria tianschanica* Drob. (= *Elymus tianschanicus* Drob.), II - Малое Алматинское ущ., по р. Батарейка, сев.-зап. склон, 29. 07. 1946, М. Кузнецова (по Г. С. Неводовскому, 1956). На *Festuca gigantea* (L.) Vill., II - Заилийский Алатау, Малое Алматинское ущ., берега р. Алматинки, выше моста, 13. 07. 1989, С. А. Абиев. На *Hordeum bogdanii* Will., II, III - предгорья и горы Джунгарского и Таласского Алатау, 06-07. 1980-1987, С. А. Абиев. На *H. bulbosum* L., II - Алма-Ата, Бот. сад, 12. 07. 1953, Б. К. Калымбетов; Таласский Алатау, долина р. Киши-Каинды, мелкощербенистые склоны, 1700 м над ур. м., 24. 06. 1933, И. А. Липчинский, (по Г. С. Неводовскому, 1956). На *H. brevisubulatum* Link. (= *H. turcestanicum*), II, III - Семипалат. обл., сев. часть Тарбагатай, перевал Малый Сарганак, 20. 09. 1956, М. П. Васягина. На *H. jubatum* L., II, III - Алма-Ата, Бот. сад коллекционные посевы, 28. 08. 1937, Г. С. Неводовский; предгорья, нижний и средний горные пояса, а также поймы рек в Каратау и Таласского Алатау. 06. 1982, С. А. Абиев. На *H. murinum* L. (= *H. leporinum*), II, III - предгорья и горы Таласского Алатау, поймы р. Бадам, 06. 1982, С. А. Абиев. На *H. vulgare* L., II - Алма-Атин. обл., Илийский р-н, долина р. Аксай, 19. 06. 1933, Г. С. Неводовский. На *Phleum pratense* L., II, III - Заилийский и Джунгарский Алатау, ущелья гор, поймы горных рек, 06-07. 1980, С. А. Абиев. На *Poa pratensis* L., II - Заил. Алатау, 7. 07. 1987, С. А. Абиев. На *Polypogon maritimus* Willd., III - Семипалат. обл., хр. Тарбагатай, южнее с. Урджар, 19. 07. 1950, М. П. Васягина. На *Psathyrostachys juncea* (Fisch.) Nevski, II - предгорья Талас. и Заил. Алатау, 06. 1982, С. А. Абиев. На *Secale cereale* L., II, III - Алма-Атин. обл., Талгар, опытный участок, 09. 1934, Г. С. Неводовский; Актюбин. обл., Хобдинский р-н, окр. пос. Херсонск, производственные посевы, 12. 07. 1961, Н. Ф. Писарева. На *Taeniatherum crinitum* (Schreb.) Nevski, III - Чу-Илийские горы, окр. ст. Эспе, на холме, 28. 05. 1958, Хантау, южные отроги, в депрессиях рельефа, на супесях, 26. 06. 1955, З. М. Бызова. На *Triticum*

aestivum L., II, III – Алма-Ата, опытные посеы в Бот. саду, 28. 08. 1936, Илийский р-н, долина р. Аксай, в опытных посевах зональной станции, 8. 07. 1933, Г. С. Неводовский; предгорные и горные р-ны южных областей Казахстана, 06-08. 1975–1979, С. А. Абиев.

Общ. распр.: Европа, Азия, Африка, Австралия, Америка.

55. *Puccinia triseti* Erikss.

Ульянищев[5], Тетеревникова-Бабаян[8]

Спермогонии и эции не известны*. Урединии преимущественно на верхней стороне листьев, одиночные, 0,1–0,15 мм шир., 0,2–0,4 мм дл., бурые, темно-бурые, порошачие. Урединиоспоры шаровидные, яйцевидные, эллипсоидные, 20–30х18–24 мкм; оболочка бесцветная, 1–2,5 мкм толщ., шиповатая, с (6)8–11(14) рассеянными ростковыми порами. Телии чаще на нижней стороне листьев, одиночные, точковидные или в виде узких полосок, 0,2–0,5 мм дл., прикрытые эпидермой, черные. Телиоспоры булавовидные или удлинено булавовидные, 35–50х17–25 мкм, на вершине закругленные, скошенные, тупоконусовидно удлинённые; оболочка бурая, 1–1,5 мкм толщ., на вершине 5–8 мкм толщ., более темноокрашенная, гладкая; ножка короткая.

Цикл развития – не изучен. Урединии и телии на *Trisetum*. Встречается в поймах рек, ущельях гор, лесном поясе гор.

В Казахстане обнаружен: На *Trisetum spicatum* (L.) K. Richt., II, III – Алма-Атин. обл., Тургенское ущ., склоны гор, опушка леса, 5. 07. 1974, Кегенский р-н, выше с. Каркара, Донгелек саз, 1. 07. 1974, С. А. Абиев.

Общ. распр.: Европа, Азия.

* Опыты В. Г. Траншеля [100] по установлению эциального хозяина не увенчались успехом. Gaesmann [32] склонен думать, что эциальными хозяевами могут быть среднеазиатские *Liliaceae*, *Amarillidaceae* или *Iridaceae*, но его опыты по заражению *Crocus* sp. также были безрезультатными. По Цадоксу [101], новые расы часто появляются без каких-либо признаков полового процесса.

56. *Puccinia wolgensis* Nawaschin

Неводовский [6], Ульянищев [5]

Спермогонии на верхней стороне листьев, на желтоватых, позже темнеющих пятнах, густо рассеянные или в группах, 100–150 мкм в диам., полупогруженные. Эции на обеих сторонах листьев, на цветоножках, в группах по 4–5 и более пустул, расположены кругами на удлиненных светло-коричневых пятнах, куполовидные, раскрывающиеся округлым верхушечным отверстием; клетки перидия тонкостенные, разнообразной формы, находящиеся друг на друга, плохо спаянные между собой, внутренняя стенка редкобродавчатая, равная по толщине наружной (3–5 мкм). Эциоспоры округлые, яйцевидные, 22–26x20–24 мкм; оболочка 1,5–2 мкм толщ., шиповатая, бурая с 4–6 рассеянными ростковыми порами. Урединии и телии смешанные, рассеянные чаще на верхней стороне листьев, темно-коричневые, довольно крупные, 3–6 мм дл., иногда сливающиеся, плотные, рано обнажающиеся. Урединиоспоры округлые, яйцевидные, короткоэллипсоидные, 25–31x22–26 мкм; оболочка светло-бурая, 1,5–2,5 мкм толщ., шиповатая, с 5–8 ростковыми порами с двориками. Телии рано вскрывающиеся, голые, порошачие. Телиоспоры широкоэллипсоидные, с обоих концов закругленные; обе клетки почти одинаковой величины и формы, у перегородки не перетянутые, иногда слабо перетянутые, 35–60x30–47 мкм; оболочка 10–14 мкм толщ., без утолщения у вершины, с поверхности неясноточечная или морщинистая, светло-бурая, легко набухающая в воде; ножка ломкая, короткая, бесцветная.

Цикл развития – разнохозяйинная *Eu-Puccinia*. Спермогонии и эции на *Gagea*, урединии и телии на *Stipa*. Встречается на каменистых склонах, по опушкам леса, в степях, песках.

В Казахстане обнаружен: На *Gagea fedtschenkoana* Pasch., I – Семипалат. обл., близ г. Сергиополь, 2. 05. 1912, Б. К. Шишкин (по Г. С. Неводовскому, 1956). На *G. iliensis* M. Pop., I – Сюгатинское ущ., между реками Чарын и Или, 9. 05. 1937, М. Попов (по Г. С. Неводовскому, 1956). На *G. pusilla* (Schmidt) Roem. et Schult., 0, I – Джамбул. обл., окр. ст. Эспе, сев. склоны, 28. 05. 1958, З. М. Бызова. На *Stipa hohenackerana* Trin. et Rupr., II, III – Алма-Атин. обл., Илийский р-н, правый берег р. Или, щербенистая пусты-

ня, 19. 05. 1947, М. Кузнецова (по Г. С. Неводовскому, 1956). На *S. lessingiana* Trin. et Rupr., II,III – южные Кызыл-Кумы, Кок-Су, 8 км южнее с. Сегиз, барханы, 9. 05. 1957, коллектор не указан. На *S. barbara* Desf., II,III – Южно-Казахст. обл., ст. Бик-Бауни, 1. 07. 1934, Г. С. Неводовский. На *S. sareptana* Recker., II,III- Чу-Илийские горы, окр. с. Эспе, сев. склон, 28. 05. 1958, З. М. Бызова. На *S. pseudocapillata* Roschev., II,III – вблизи ст. Или, 21. 06. 1957, Б. К. Калымбетов.

2. 4. Таксономический анализ

Флора республики включает около 6 тыс. видов высших сосудистых растений [102]. Из этого числа злаки – основные растения-хозяева объектов наших исследований – представлены 418 видами, относящимися к 83 родам [103]. В результате обобщения собственных материалов, а также анализа опубликованных литературных источников [6,24–30] и обработки гербария, хранящегося в Институте ботаники и фитоинтродукции МОН РК, нами описано 56 видов ржавчинных грибов, связанных со злаками в Казахстане. Подавляющее большинство их относится к роду *Puccinia* (46 видов), остальные 10 видов – к р. *Uromyces*. Названия грибов и их стадий развития приведены в соответствии с требованиями Международного кодекса ботанической номенклатуры. Они основаны на праве приоритета при наименовании грибов и более логично отражают сущность изучаемых объектов. В связи с этим в отличие от “Флоры” [6] и других ранних источников, посвященных урединофлоре Казахстана, вместо ошибочных названий некоторых грибов нами использованы их правильные и современные эпитеты*: *P. glumarum* – *P. striiformis*, *P. symphyti-bromorum* – *P. bromina*, *P. rubigo-vera* – *P. persistens*, *P. dispersa* – *P. recondita*, *P. sessilis* – *P. digraphidis*, *P. anomala* – *P. hordei*, *P. triticina* – *P. persistens*, *P. poae-sudeticae* – *P. poae-nemoralis*.

Ржавчинные грибы, поражающие злаки, по своей сути полноциклового и разнохозяйинные организмы. Но в зависимости от природных и климатических особенностей мест обитания встречаются различные модификации их жизненного цикла. Такие отклонения от классического полноциклового варианта закрепляются

* После тире указаны современные названия гриба.

путем постепенного приспособления ржавчинника к специфическим условиям среды. Это длительный эволюционный процесс, скорость которого зависит от изменчивости организма и интенсивности влияющих на него факторов среды.

Так, среди обнаруженных в Казахстане 56 видов злаковых ржавчинников у 19 (*U. ferganensis*, *U. fragilipes*, *U. sclerochloae*, *U. stipinus*, *P. dactylidina*, *P. cesatii*, *P. elymi*, *P. elymicola*, *P. epigeios*, *P. eragrostis-arundinaceae*, *P. gibberosa*, *P. hierochloina*, *P. hordei-murini*, *P. koeleriicola*, *P. mediterranea*, *P. poae-nemoralis*, *P. setariae-viridis*, *P. striiformis*, *P. triseti*) все еще не известны спермогонияльная и эциальная стадии. Возможно, это и есть результат адаптивной изменчивости грибов, приведшей их к окончательному разрыву со своими промежуточными хозяевами. Такая тенденция обнаруживается и у некоторых современных полноциклового вида. В связи с этим следует отметить, что у 11 видов ржавчинников, (*U. alopecuri*, *U. festucae*, *U. halstedii*, *P. agrostidis*, *P. alternans*, *P. bromina*, *P. cinerea*, *P. digraphidis*, *P. festucina*, *P. hordei*, *P. longissima*) в республике не выявлены промежуточные стадии, хотя они известны в других районах земного шара. Вполне вероятно, что в будущем у некоторых из них эти стадии могут быть найдены и у нас. Такое предположение обосновано тем, что во время маршрутного обследования чаще всего обнаруживается какая-нибудь одна или в лучшем случае две последовательно развивающиеся стадии ржавчинника, так как цикл развития у полноциклических видов сильно растянут во времени (весной 0 и I, во второй половине весны и летом II, во второй половине лета и осенью III). Этим в значительной степени можно объяснить отсутствие фактов нахождения тех или иных стадий развития у ряда видов ржавчинных грибов. Все же такие виды, у которых не известны в науке промежуточные стадии или они известны, но не найдены в Казахстане, составляют больше половины (19+11) от всех зарегистрированных в республике видов. Это дает основание предполагать ход современной эволюции ржавчинных грибов по пути упрощения цикла развития – сокращения его отдельных стадий. Не исключается также возможность того, что при окончательном разрыве связей между промежуточными и основными стадиями у одного амфимиктического полноциклового вида формируются два самостоятельных апомиктических однохозяинных вида: *Endo*-(0, I) и *Hemi*-(II, III) формы, развивающиеся на представителях двух далеких друг от друга в родственном отношении семейств сосудистых растений.

Обработка имеющегося материала позволила нам зарегистрировать 11 видов, новых для Казахстана: *U. halstedii*, *P. alternans*, *P. epigeios*, *P. cinerea*, *P. festucina*, *P. gibberosa*, *P. hierochloina*, *P. hordei-murini*, *P. mediterranea*, *P. setariae-viridis* и *P. triseti*. Они обнаружены на 20 видах злаков из 13 родов. За 20 лет обследования территории республики нам ни разу не удалось обнаружить 11 видов ржавчинников (*U. ferganensis*, *U. fragilipes*, *U. poae*, *U. sclerochloae*, *U. stipinus*, *P. brachypodii*, *P. eragrostis-arundinaceae*, *P. longissima*, *P. cesati*, *P. wolgensis*), приведенных во Флоре споровых растений Казахстана [6]. Среди злаковых ржавчинных грибов Казахстана 6 видов (*P. coronata*, *P. coronifera*, *P. festucae*, *P. gibberosa*, *P. mediterranea* и *P. epigeios*) являются корончатыми, а 1 вид (*P. graminis*) — типичной стеблевой ржавчиной. Есть ряд других видов, которые в особо благоприятных условиях также поражают стебли злаков (*P. striiformis*, *P. epigeios*, *P. elymi*, *P. elymicola* и др.), но в обычных условиях они формируют свои урединии и телии на листьях и листовых влагалищах растений. Поэтому их нельзя относить к стеблевой ржавчине.

В Казахстане на сегодня зарегистрировано 138 видов и 7 подвидов злаков из 44 родов и 16 триб, поражаемых ржавчинными грибами, что составляет 38% всего видового разнообразия растений данного семейства в республике (табл. 1). Из них как новые для республики растения-хозяева ржавчинных грибов приводятся 38 видов из 19 родов.

Наибольшее число пораженных злаков отмечается в трибе *Triticeae* — 53 вида из 11 родов. Сюда относятся важнейшие зерновые культуры (пшеница, ячмень, рожь) и ряд ценных дикорастущих кормовых злаков (пырей, волоснец, ломкоколосник и др.). На злаках данной трибы выявлено 14 видов ржавчинных грибов. Среди них такие важнейшие ржавчинники, как *Puccinia graminis*, *P. persistens*, *P. striiformis*, поражающие хлебные злаки и причиняющие огромный ущерб производству зерна во всем мире. На дикорастущих злаках в отдельные годы наблюдается сильное развитие *P. aegilopis*, *P. agropyrina*, *P. recondita*, *P. hordei*, *P. elymi*.

В трибе *Poae* ржавчиной поражаются 24 вида злаков из 6 родов. На них отмечено 18 видов ржавчинников. Среди последних особо следует отметить такие виды, как *Uromyces dactylidis*, *Puccinia poarum*, *P. festucina*, *P. dactylidina*. Эти грибы распространены почти во всех зонах, где произрастают их растения-хозяева, и местами развитие их приобретает массовый характер.

В трибе *Aveneae* число пораженных злаков составляет 15 видов из 8 родов, а паразитирующих на них ржавчинных грибов — 10 видов.

Здесь к числу более значимых следует отнести *P. agrostidis*, *P. pygmaea* и *P. epigeios*. Довольно значительное развитие их, в отдельные годы, наблюдается в предгорьях, в ущельях нижних горных поясов и поймах пустынных рек.

Соответственно 13 и 10 видов пораженных злаков зарегистрировано в трибах *Stipeae* и *Bromeae*. На злаках этих триб выявлено по 5 видов ржавчины. Важнейшими среди них, как стабильно проявляющимися ежегодно, следует выделить *P. lasiagrostis*, *P. stipina*, *P. bromina* и *P. coronata*. По 2 – 5 видов пораженных злаков отмечено в трибах *Phleaeae*, *Phalarideae*, *Aristideae*, *Brachypodieae* и *Meliceae*, по одному – в трибах *Aeluropodeae*, *Andropogoneae*, *Cynodontaeae*, *Oryzeae*, *Arundinelleae* и *Paniceae*. На представителях последних двух групп триб отмечено от 1 до 5 видов ржавчинных грибов.

Таблица 1. Таксономический состав пораженных злаков

Триба	Род	Число видов	
		злаков	ржавчинных грибов
1	2	3	4*
1. <i>Triticeae</i>	1. <i>Aegilops</i>	3	4
	2. <i>Agropyron</i>	11	5
	3. <i>Elymus</i>	10	5
	4. <i>Elytrigia</i>	7	6
	5. <i>Eremopyrum</i>	1	1
	6. <i>Hordeum</i>	7	3
	7. <i>Leymus</i>	7	2
	8. <i>Psathyrostachys</i>	1	2
	9. <i>Taeniatherum</i>	2	2
	10. <i>Triticum</i>	2	2
	11. <i>Secale</i>	2	3
	Итого	53	14
2. <i>Stipeae</i>	1. <i>Achnatherum</i>	1	1
	2. <i>Stipa</i>	12	4
	Итого	13	5
3. <i>Aeluropodeae</i>	1. <i>Aeluropus</i>	1	1
4. <i>Aveneae</i>	1. <i>Agrostis</i>	3	4
	2. <i>Arrhenatherum</i>	1	1

1	2	3	4
	3. <i>Avena</i>	2	2
	4. <i>Calamagrostis</i>	3	5
	5. <i>Koeleria</i>	1	1
	6. <i>Milium</i>	2	1
	7. <i>Polypogon</i>	2	2
	8. <i>Trisetum</i>	1	2
	Итого	15	10
5. <i>Phleaeae</i>	1. <i>Alopecurus</i>	2	4
	2. <i>Phleum</i>	3	2
	Итого	5	5
6. <i>Bromeae</i>	1. <i>Anisantha</i>	1	3
	2. <i>Bromopsis</i>	1	4
	3. <i>Bromus</i>	8	4
	Итого	10	5
7. <i>Andropogoneae</i>	1. <i>Andropogon</i>	1	1
8. <i>Phalarideae</i>	1. <i>Anthoxanthum</i>	1	1
	2. <i>Phalaroides</i>	1	1
	3. <i>Hierochloe</i>	1	1
	Итого	3	4
9. <i>Aristideae</i>	1. <i>Aristida</i>	2	1
10. <i>Brachypodeae</i>	1. <i>Brachypodium</i>	2	2
11. <i>Cynodontae</i>	1. <i>Cynodon</i>	1	1
12. <i>Poeae</i>	1. <i>Dactylis</i>	1	1
	2. <i>Festuca</i>	1	6
	3. <i>Lolium</i>	10	9
	4. <i>Poa</i>	1	1
	5. <i>Puccinellia</i>	10	6
	6. <i>Sclerochloa</i>	1	3
	Итого	24	18
13. <i>Oryzeae</i>	1. <i>Leersia</i>	1	1
14. <i>Meliceae</i>	1. <i>Melica</i>	5	2
15. <i>Arundinelleae</i>	1. <i>Phragmites</i>	1	3
16. <i>Paniceae</i>	1. <i>Setaria</i>	1	1
Всего	44	138	56

*В строке "Итого" (в четвертой колонке), показано общее число ржавчинных грибов, обнаруженных в соответствующих трибах, а не арифметическая сумма видов, зарегистрированных в соответствующих родах злаков, так как один и тот же гриб может поражать злаки разных родов и даже триб.

Наиболее широко распространены и вредоносны среди них *P. graminis* и *P. isiacae*. Если первый является широкоспециализированным паразитом, то второй среди злаков поражает только тростник обыкновенный и развит по всему ареалу хозяина. Наибольшее родовое разнообразие среди пораженных злаков отмечено в трибах *Triticeae* (11), *Aveneae* (8) и *Poeae* (6). Они объединяют представителей 25 родов, что составляет 56 % всего родового состава пораженных злаков республики. На остальные 14 триб приходится 19 (44%) родов злаков.

Анализ видового разнообразия родов злаков, пораженных ржавчиной, свидетельствует о следующем. По 10 и более видов инфицированных злаков отмечено в родах *Agropyron* (11 видов), *Elymus* (10), *Stipa* (12), *Festuca* (10) и *Poa* (10), от 5 до 10 видов – *Elytrigia* (7), *Hordeum* (7), *Leymus* (7), *Bromus* (8) и *Melica* (5), по 3 вида – *Aegilops*, *Agrostis*, *Calamagrostis* и *Phleum* и по 1–2 вида – в остальных 30 родах. По 5 и более видов ржавчинных грибов зарегистрированы на представителях 7 родов злаков (*Agropyron*, *Calamagrostis*, *Dactylis*, *Elymus*, *Elytrigia*, *Festuca*, *Poa*), а на остальных родах – по 4 и менее видов ржавчины.

Кроме того, интересно проследить видовое разнообразие злаков, поражаемых тем или иным видом ржавчинных грибов. Хотя данный вопрос будет специально рассмотрен в разделе 3. 2, здесь отметим, что самым широкоспециализированным паразитом является *P. graminis*. В республике он зарегистрирован на 71 виде и 5 подвидах из 29 родов злаков, относящихся к 8 трибам. Остальные виды ржавчинных грибов по широте трофических связей со злаками значительно уступают стеблевой ржавчине. Так, *P. striiformis* обнаружена на 29 видах злаков из 16 родов. Более 10 видов злаков поражают *P. coronata* (13/8), *P. coronifera* (15/8), *P. elymicola* (11/2). Более половины всех злаковых ржавчин Казахстана (30 видов) поражает только по одному виду злаков. Растениями-хозяевами остальных ржавчинников, за исключением приведенных выше широко и строго узкоспециализированных, являются от 2 до 9 видов злаковых растений.

Промежуточными хозяевами злаковых ржавчин в Казахстане служат 84 вида растений из 43 родов, относящихся к 16 семействам (табл. 2). На них обнаружено 26 видов ржавчинных грибов. Наибольшее число ржавчинников – 8 (*U. dactylidis*, *U. poae*, *P. agropyri*, *P. agropyrina*, *P. magnusiana*, *P. perplexans*, *P. persistens*, *P. stipina*)

выявлено на представителях *Ranunculaceae*, где были поражены 17 видов растений из 5 родов. На видах остальных семейств отмечено по 1–3 вида грибов.

Самые многоядные в эциальной стадии – *P. isiacae* и *P. stipina*. Первый зарегистрирован на 14 видах растений из 10 родов и 5 семейств (*Cruciferae*, *Moraceae*, *Umbelliferae*, *Labiatae*, *Zygophyllaceae*), а второй – на 17 видах растений из 10 родов и 4 семейств (*Labiatae*, *Geraniaceae*, *Ranunculaceae*, *Moraceae*). На представителях трех семейств (*Polygonaceae*, *Moraceae*, *Scrophulariaceae*) паразитирует *P. cynodontis*.

Таблица 2. Таксономический состав промежуточных хозяев

Семейство	Число		Число видов ржавчинных грибов
	родов	видов	
1. <i>Boraginaceae</i>	10	11	3
2. <i>Zygophyllaceae</i>	2	3	2
3. <i>Ranunculaceae</i>	5	17	8
4. <i>Berberidaceae</i>	1	4	3
5. <i>Rhamnaceae</i>	1	2	2
6. <i>Plantaginaceae</i>	1	3	1
7. <i>Moraceae</i>	2	3	3
8. <i>Scrophulariaceae</i>	2	2	1
9. <i>Caprifoliaceae</i>	13	3	1
10. <i>Cruciferae</i>	5	7	1
11. <i>Umbelliferae</i>	2	3	2
12. <i>Compositae</i>	2	4	2
13. <i>Polygonaceae</i>	1	6	1
14. <i>Labiatae</i>	7	11	2
15. <i>Liliaceae</i>	1	3	1
16. <i>Geraniaceae</i>	1	2	1
	43	84	26

Остальные виды ржавчинных грибов, поражающие промежуточные растения (всего 23 вида), отмечены на видах одного из семейств, приведенных в табл. 2.

Наибольшее родовое разнообразие пораженных растений зафиксировано в семействах *Boraginaceae* (10 родов), *Labiatae* (7), *Cruciferae* (5) и *Ranunculaceae* (4). В других семействах ржавчина поразила представителей 1–2 родов эциальных хозяев.

Среди злаковых ржавчин ряд видов выделяется высокой вредоносностью. Сюда относятся возбудители ржавчинных болезней как зерновых культур (*P. graminis*, *P. persistens*, *P. striiformis*, *P. recondita*), так и важнейших дикорастущих кормовых злаков (*P. agropyrina*, *P. bromina*, *P. dactylidina*, *P. coronata*, *P. coronifera*, *P. isiacae*, *P. poarum* и др.). Периодически возникающие то в одном, то в другом регионе республики эпифитотии этих грибов существенно снижают продуктивность хозяйственно-ценных растений. В отдельные годы дикорастущим злакам существенный вред могут наносить *P. agrostidis*, *P. elymi*, *P. aeluropodis*, *P. festucae*, *P. lasiagrostis*, *P. pygmaea*, *U. poae*.

2. 5. Эколого-географический анализ

Казахстан расположен в глубине Евро-Азиатского материка и занимает площадь 2717,3 тыс. км². Территория вытянута с запада на восток на 3000 км, а с севера на юг более чем на 1700 км [104]. Здесь встречаются высочайшие горы и горные хребты, большие песчаные массивы, обширные степные и пустынные равнины и низменности, многочисленные большие и малые озера и реки. В пространственной дифференциации территории республики четко прослеживается географическая зональность: широтная в пределах равнин (лесостепная, степная, полупустынная и пустынная) и высотная ландшафтная поясность (пустынная, полупустынная, степная, лесная, луговая и нивальная) в горах.

Климат Казахстана [104,105] резко континентальный и крайне засушливый. Средняя годовая температура здесь, за исключением высокогорных районов, положительная. Самый холодный месяц – январь, средняя температура которого колеблется от (-1) – (-2)° С на крайнем юге, до (-18) – (-19)° С на севере. Средняя температура самого жаркого месяца – июля (в высокогорных районах – август) на юге около 29° и на севере – 18° С. После зимних холодов начало теплого периода наступает в марте. В апреле постоянно чередуются непродолжительные теплые и холодные периоды. В апреле-мае температура воздуха на юге в отдельные дни может повышаться до 30–35° С.

Наибольшее количество осадков (более 250 мм) в теплое время года (апрель-октябрь) выпадает в северных районах республики. Переход температуры через 0 здесь происходит в октябре. Устойчивый снежный покров формируется на территории равнинного Казахстана не позднее декабря.

Разнообразные природные условия и сложный рельеф республики обуславливают формирование своеобразного растительного покрова. Он сложен из многих типов растительности: лесов, лугов, а также характерных для степей, пустынь и различных горных поясов фитоценозов. Распределение их на территории подчинено общему закону горизонтальной и вертикальной зональности.

Распространение ржавчинных грибов на территории республики следует рассматривать в тесной связи с ареалами их растений-хозяев. Но вместе с тем необходимо учитывать, что границы развития авто- и гетеротрофных организмов далеко не всегда совпадают. Если ареалы у автотрофных растений более или менее постоянны и сравнительно нетрудно очертить их границы, то в отношении аэрогенных гетеротрофов сделать это значительно сложнее. Границы развития ржавчинников хотя и лежат внутри ареалов питающих растений, но сильно изменяются по годам. Это связано с погодно-климатическими особенностями отдельных лет, что особенно заметно в условиях резко континентального климата Казахстана.

Изменения распространения ржавчинников в определенной степени связаны и с хозяйственной деятельностью человека: обводнением или осушением полей, расширением площадей под с.-х. культуры, изменением их структуры, выпасом скота, заготовкой кормов, коренным улучшением, изменением сроков и нагрузки использования пастбищных и сенокосных угодий и т. д. Поэтому для определения ареалов ржавчинных грибов, особенно злаков, далеко недостаточны данные разовых обследований. Такая работа должна быть основана на результатах многолетних данных.

За время маршрутного обследования часто можно получить сведения, позволяющие установить развитие ржавчинных грибов не только в текущем, но и в предыдущем году. Это относится к тем видам, которые ежегодно образуют телии, которые сохраняются на стерне и растительных остатках.

Однако неудачи в обнаружении телиев на прошлогодних остатках вовсе не означают, что развития интересующего ржавчинника не было в предшествующем году. Причины здесь самые разные: погодные условия предыдущего года, возможно, были неблагоприятны для формирования зимующей стадии или же образовавшиеся в незначительном количестве телии не сохранились вследствие стравливания местности животными или других хозяйственных мероприятий (сенокосение, коренное улучшение территории и др.)

Ржавчинные грибы, несмотря на их мезофильность, встречаются в самых различных экологических условиях, в том числе, засушливых. В аридных зонах они приурочены к местам накопления влаги: в поймах рек и озер, на лесополосах, в низинах, оврагах и на орошаемых землях. На обширных равнинных степях их развитие определяется количеством и качеством осадков, выпадаемых в течение вегетационного сезона, особенно в первой половине теплого времени года – в период возобновления и интенсивного роста злакового разнотравья. Далее рассматриваются некоторые особенности ландшафтно-географического распространения злаковых ржавчин.

2.5.1. Степная зона

Степная ландшафтная зона охватывает территории северных и центральных областей Казахстана и занимает более 30% площади республики. В зоне различают две подзоны: северную и южную. Северная подзона разнотравно-злаковых степей расположена в северной части Казахского мелкосопочника, Торгайской столовой страны и Зауральского плато (бассейн р. Тобол). Климат здесь умеренно засушливый и засушливый.

Южнее данной подзоны располагается южная – злаково-разнотравная и злаковая подзона с умеренно сухим и сухим климатом. Она занимает северную половину Актобинской, юго-западную часть Костанайской, северную половину Торгайской, южную часть Акмолинской, почти всю территорию Карагандинской (за исключением узкой южной полосы), северную часть Семипалатинской и Восточно-Казахстанской областей.

В данной зоне обнаружено 36 видов ржавчинных грибов, в том числе в северной подзоне – 21 вид* (8, 10, 12, 14, 15, 21, 23–25, 28–31, 35, 37, 38, 41, 46–48, 51) и в южной – 34 (1–4, 13, 19, 20, 32, 33, 39, 40, 45, 50, 53, 54, а также все виды, обнаруженные в северной подзоне, за исключением двух – 21, 31). В обеих подзонах встречаются 19 видов (53%) ржавчинников (8, 10, 12, 14, 15, 23, 24, 25, 28–30, 35, 37, 38, 41, 46–48, 51). В зоне широко распространены *P. stipina*, *P. agropyrina*, *P. persistens*, *P. poarum* и *P. recondita*. Мелкими пятнами на огромной территории вкраплены *P. elymi*, *P. aeluropodis*, *P. cynodontis*, *U. stipinus*, *U. poae*. Не каждый год наблюдаются развитие *P. persistens* и *P. graminis*, но в отдельные, благоприятные для их развития годы они могут причинить большой вред посевам яровой пшеницы и озимой ржи. В поймах рек и озер нередко можно обнаружить очаги *P. phragmitis*, *P. coronata* и *P. epigeios*. Только в северной подзоне обнаружены такие редкие виды, как *P. cesatii* и *P. eragrostis-arundinaceae*, а в южной найдено 15 видов (см. выше), не зарегистрированных на севере степной зоны. Среди последних более широко распространены, хотя небольшими очагами, *P. dactylidina*, *P. bromina* и *P. stipina*.

**Перечень ржавчинных грибов,
обнаруженных на злаках в Казахстане**

(Номера грибов идентичны тем,
под которыми они приведены в систематической части)

- | | |
|---------------------------|---------------------------------------|
| 1. <i>U. alopecuri</i> | 29. <i>P. elymicola</i> |
| 2. <i>U. dactylidis</i> | 30. <i>P. epigeios</i> |
| 3. <i>U. ferganensis</i> | 31. <i>P. eragrostis-arundinaceae</i> |
| 4. <i>U. festucae</i> | 32. <i>P. festucae</i> |
| 5. <i>U. fragilipes</i> | 33. <i>P. festucina</i> |
| 6. <i>U. graminis</i> | 34. <i>P. gibberosa</i> |
| 7. <i>U. halstedii</i> | 35. <i>P. graminis</i> |
| 8. <i>U. poae</i> | 36. <i>P. hierochloina</i> |
| 9. <i>U. sclerochloae</i> | 37. <i>P. hordei</i> |
| 10. <i>U. stipinus</i> | 38. <i>P. hordei-murini</i> |
| 11. <i>P. aegilopis</i> | 39. <i>P. isiacae</i> |

* В скобках цифрами показаны порядковые номера ржавчинных грибов. (См. Перечень ржавчинных грибов).

- | | |
|----------------------------|--------------------------------|
| 12. <i>P. aeluropodis</i> | 40. <i>P. koeleriicola</i> |
| 13. <i>P. agropyri</i> | 41. <i>P. lasiagrostis</i> |
| 14. <i>P. agropyrina</i> | 42. <i>P. longissima</i> |
| 15. <i>P. agrostidis</i> | 43. <i>P. magnusiana</i> |
| 16. <i>P. alternans</i> | 44. <i>P. mediterranea</i> |
| 17. <i>P. aristidae</i> | 45. <i>P. perplexans</i> |
| 18. <i>P. arrhenatheri</i> | 46. <i>P. persistens</i> |
| 19. <i>P. brachypodii</i> | 47. <i>P. phragmitis</i> |
| 20. <i>P. bromina</i> | 48. <i>P. poarum</i> |
| 21. <i>P. cesatii</i> | 49. <i>P. poae-nemoralis</i> |
| 22. <i>P. cinerea</i> | 50. <i>P. pygmaea</i> |
| 23. <i>P. coronata</i> | 51. <i>P. recondita</i> |
| 24. <i>P. coronifera</i> | 52. <i>P. setariae-viridis</i> |
| 25. <i>P. cynodontis</i> | 53. <i>P. stipina</i> |
| 26. <i>P. dactylidina</i> | 54. <i>P. striiformis</i> |
| 27. <i>P. digraphidis</i> | 55. <i>P. triseti</i> |
| 28. <i>P. elymi</i> | 56. <i>P. wolgensis</i> |

2.5.2. Полупустынная зона

Полупустынная ландшафтная зона расположена к югу от степной зоны и является переходной между степью и пустыней. Она протягивается от Зайсанской котловины, захватывая среднюю и нижнюю часть Казахского мелкосопочника и среднюю часть Торгайской столовой страны, до Прикаспийской низменности. При широтной ориентации зона располагается между 47–49° с. ш. на востоке, 48–50° с. ш. в центральной части республики и 49–52° с. ш. на западе. Отличительные черты зоны – большая пестрота и своеобразие ландшафтов. В растительном покрове преобладают полынная и полынно-солянковая формации с участием дерновинных злаков (типчак, ковыль Лессинга). В западинах доминирует влаголюбивая, разнотравно-степная растительность.

В данной зоне выявлено всего 26 видов ржавчинных грибов, поражающих злаки. Более половины из них – 14 видов (12, 14, 25, 32, 33, 35, 39, 40, 41, 45, 50, 51, 53, 56) – обнаружено в Джезказган-Аягузской провинции. По 6 видов грибов зарегистрированы в Узень-Уральско-Эмбинской (13, 14, 31, 39, 47, 48) и Нижне-Торгайской (23–25, 48, 50, 53) провинциях и 12 видов (6, 15, 20, 28, 31, 33, 35, 37, 38, 41, 47, 53) – в Зайсанской провинции.

Более широко распространены в зоне *P. phragmitis* (в поймах рек и озер), *P. agropyrina*, *P. elymi*, *P. graminis*, *P. lasiagrostis*. Часто отмечаются эпифитотии *U. graminis* на видах *Melica* и *P. hordei-murini* на *Hordeum bogdanii*. Ежегодно, причем стабильно, развивается *P. elymi* в поймах р. Аягуз. На пораженных листьях и влагалищах у *Leymus racemosus* и *L. paboanus* образуются обильные уредино- и телиоспороношения гриба. Подобное можно видеть и на *Achnatherum splendens*, пораженного *P. lasiagrostis*.

Встречаемость одних и тех же видов грибов в разных провинциях данной зоны не очень высока. Они в основном распространены в двух соседних провинциях и крайне редко в трех провинциях. Не зарегистрировано ни одного вида ржавчинника, распространенного одновременно во всех четырех провинциях.

2.5.3. Пустынная зона

Пустынная ландшафтная зона занимает почти половину (47%) территории республики – всю площадь (за исключением горных провинций), расположенную южнее 49° с. ш. на западе, 48° с. ш. в ее центральной части и 46° с. ш. на востоке. Она так же, как и степная зона, подразделяется на две широтные подзоны. К северной полынной пустыне, примыкающей на севере к злаковым степям, относятся северо-восточная и частично южная части Прикаспийской низменности, северная половина Устюрта и Кызылкумов, Бетпак-Дала и пески Мойынкумов, Таукумов и Сарыесик-Атрау. В южную подзону входят п-в Мангистау, южная часть Устюрта и Кызылкумов, центральная часть Туранской низменности и бассейн р. Сырдарьи.

Для пустынной зоны характерна сложная комплексность растительного покрова. В северной части преобладает полынно-солянковая формация со злаками, на юге – эфемерово-пыльничная растительность.

В зоне обнаружено 25 видов ржавчинников, в том числе в северной подзоне – 21 вид (2, 13, 14, 16, 17, 20–23, 25, 28, 29, 32, 35, 39, 41, 46, 47, 50, 53, 56) и в южной – 15 (2, 20, 21, 29, 35, 38–41, 46, 48, 50, 53, 54, 56). Общими для обеих подзон являются 11 видов (2, 20, 21, 29, 35, 39, 41, 46, 50, 53, 56). Только в северной подзоне найдено 10 видов (13, 14, 16, 17, 22, 23, 25, 28, 32, 47), в южной – 4 вида (38, 40, 48, 54).

Как видно, северная подзона по видовому составу ржавчинных грибов оказалась несколько богаче южной. В степной же зоне, наоборот, южная подзона (34 вида) по разнообразию ржавчинников значительно превосходила северную (21 вид).

Таким образом, на равнинной территории Казахстана наибольшее видовое разнообразие ржавчинных грибов на злаках сосредоточено в полосе, охватывающей южную подзону степей (34) и полупустынную зону (26). Севернее и южнее этой полосы количество зарегистрированных видов ржавчинников несколько меньше. Так, в северных подзонах степной и пустынной зон, располагающихся с обеих сторон указанной полосы, обнаружено равное число видов – 21. В южной подзоне пустынной зоны выявлено всего 15 видов грибов. К горам их число вновь возрастает.

2.5.4. Горные провинции

Территория Казахстана с юга и востока окаймлена высокими горными цепями Тянь-Шаня и Алтая. На северо-западе на территорию республики в меридиональном направлении заходят южные оконечности Уральских гор – Мугоджары. Горы Казахстана расположены в трех широтных зонах. В южной степной ландшафтной подзоне типчково-ковыльных степей находится Казахстанский Алтай с Ульбинским, Курчумским, Нарымским и Калбинским хребтами. Здесь выявлено 25 видов ржавчинных грибов (2, 6, 8, 13–15, 20, 23–26, 28, 32, 35, 37, 41, 43, 46–51, 53, 54). Следует подчеркнуть, что видовой состав этих грибов очень близок к составу ржавчинников равнинной южной степной подзоны.

Южно-Уральско-Мугоджарская и Саур-Тарбагатайская горные провинции размещаются в полупустынной зоне. Хотя эти районы и находятся в одной зоне, они удалены друг от друга на 26 долготных градусов, т. е. на 1500–1800 км. Хр. Тарбагатай по растительному покрову относится к алтаидам и является миграционным путем для проникновения многих алтайских элементов в Тянь-Шань через хр. Джунгарский Алатау [104]. Растительность Мугоджар, видимо, имеет некоторую общую флорогенетическую историю с Южным Уралом, но со значительной трансформацией, особенно на его южных оконечностях, что связано со своеобразным климатом сухих степей и полупустынь казахстанских равнин.

В условиях Южно-Уральско-Мугоджарской горной провинции зарегистрировано всего 6 видов злаковых ржавчинных грибов (14, 23, 25, 29, 38, 44). Если судить по местным параметрам природных условий, то их здесь должно быть значительно больше. Причину можно объяснить в основном слабой изученностью микофлоры региона.

В Саур-Тарбагатайской горной провинции обнаружено 16 видов ржавчинников (6, 14, 24, 28–30, 32, 35, 37–39, 47–50, 54). Здесь природные условия значительно разнообразнее, а также богаче флористический состав растений, чем на Мугоджарах. При сравнении видового состава грибов этих двух горных провинций, расположенных на разных долготных поясах, разделенных, как было упомянуто, большим пространством, обнаруживается, что все виды, выявленные в Мугоджарах, за исключением *P. coronata*, зарегистрированы в Саур-Тарбагатае, где развитие *P. phragmitis* и *P. lasiagrostis* часто достигает уровня эпифитотий. Обильное развитие телиостадии здесь замечено у *P. agropyrina* на *Elytrigia repens*. В нижнем горном поясе и предгорных полустепях – на балках и холмистых равнинах – часто наблюдаются *P. elymicola*, *P. coronifera*, *P. pygmaea*, *P. fectucaea*. Здесь, в поймах рек, в тугайных зарослях и на опушках обычно развиты *P. epigeios*, *P. poarum*, *P. hordei*.

Джунгарская высотная ландшафтная зона находится южнее Балхаш-Алакольской впадины, в зоне северных пустынь. Хр. Джунгарский Алатау относится к Тянь-Шаньской горной системе и является ее крайней северо-восточной цепью. Растительность Джунгарии сформировалась под заметным влиянием мигрантов из Алтая и Тарбагатая с севера и Заилийского Алатау и Кетменя с юга. Такое же предположение можно высказать и в отношении истории формирования местной, относительно богатой урединиофлоры, содержащей 31 вид ржавчинных грибов, поражающих злаки: 1, 2, 6, 11, 12, 14, 15, 17, 20, 22, 23, 25, 26, 28–30, 32, 35–39, 41, 43, 44, 46, 48–50, 53, 54.

В поймах рек Тентек, Большой Баскан, Аксу, Каратал и Лепсы широко распространены *P. agropyri*, *P. poarum* и *P. agrostidis*. На холмах и горных склонах очагами развиваются *P. dactylidina*, *P. bromina*, *P. graminis* и *P. striiformis*. В предгорной равнине часто встречаются *P. elymi*, *P. persistens*, *P. lasiagrostis* и *P. aegilopis*.

К Северо-Тянь-Шаньской горной провинции относятся северные цепи Центрального Тянь-Шаня. Она расположена в пустынной ландшафтной

дшафтной зоне (северной подзоне) умеренного пояса и объединяет Киргизско-Кеминский, Шу-Илийско-Заилийский и Кунгей-Кетменский округа. Это наиболее изученная в микофлористическом отношении горная провинция Казахстана. Природно-климатические условия данного региона исключительно разнообразны. Здесь обнаружено 49 видов ржавчинных грибов, зарегистрированных на злаках в Казахстане.

В Киргизско-Кеминском округе выявлено 11 видов ржавчинников (1, 6, 11, 13, 14, 22, 23, 47–50), Шу-Илийско-Заилийском – 40 (2–6, 8–14, 16–20, 23–27, 29, 30, 32, 35, 39–43, 45–51, 53, 54) и Кунгей-Кетменском – 28 видов (4, 7, 12–15, 20–23, 25, 26, 29, 32, 34, 35, 37, 39, 41, 45–48, 51, 53–56). Наибольшее разнообразие урединиофлоры на злаках зарегистрировано в Шу-Илийско-Заилийском округе. По составу ржавчинников к нему ближе Киргизско-Кеминский округ – 80% грибов, выявленных в данном округе (8 видов) найдено в Шу-Илийско-Заилийском регионе. Сходство составов грибов Кунгей-Кетменского округа и Шу-Илийско-Заилийского региона выражается следующими цифрами: 21 вид, или 75%.

Западно-Тянь-Шаньская горная провинция находится в южной подзоне эфемерово-полынных пустынь. К ней относятся два горных округа: Каратау-Таласский (25 видов: 8, 13–15, 17, 24, 27, 31–33, 35, 37–39, 41, 44, 46–49, 51–54, 56) и Северо-Каржантауско-Угамский (12 видов: 1, 11, 12, 14, 20, 22, 25, 32, 37, 46, 48, 54). Среди выявленных здесь грибов 20 видов (65%) являются типичными для Шу-Илийско-Заилийской провинции.

2.5.6. Поясное распространение ржавчинных грибов

Распространение ржавчинных грибов в природе определяется климатическими условиями внутри ареалов их растений-хозяев. В горах в отличие от равнин разные природные комплексы располагаются на небольших друг от друга расстояниях. Закономерное понижение температуры на каждые 100 м подъема называется вертикальным температурным градиентом. Последний в различных географических районах имеет свою специфику. Так, в Средней Азии в зависимости от сезона года он колеблется от 0,5 до 1°С. В Заилийском Алатау температурный градиент летом равняется 0,5–0,7°, зимой – 0,1–0,3° [104]. Снижение зна-

чения температурного градиента зимой объясняется температурной инверсией воздуха: холодный воздух тяжелее, чем теплый, и при вторжении северных холодных воздушных масс последние не поднимаются высоко в горы, а выталкивают теплый воздух вверх. Кроме того, холодный воздух постоянно скатывается вниз, в долины. В результате средняя многолетняя температура высокогорных пунктов оказывается не ниже, а выше температуры пунктов, расположенных на предгорных равнинах и низкогорьях.

Выше снеговой линии отсутствует вегетационный период. По мере снижения высоты летняя температура постепенно повышается. В верхней части альпийского пояса вегетационный период равняется 1–3 мес., нижней – 3–4 мес., в субальпийском поясе Джунгарского Алатау у верхней границы леса он возрастает до 5 мес., а у подножья гор – до 6–7 мес. Летом вблизи снеговой линии воздух на 15–20° ниже, чем у подножий гор [105].

Количество атмосферных осадков в горах возрастает по мере увеличения высоты, но лишь до определенной границы. В Заилийском Алатау его максимум (880–890 мм) приходится на лесолуговой пояс (1500–2500 м над ур. м.). Ниже и выше количество осадков уменьшается.

Характер распределения осадков и их количество зависят не только от высоты пояса, но и от расположения хребтов по отношению к ветрам, приносящим влагу. Широко ориентированные хребты на северных склонах больше собирают влаги, чем на южных. В горах, где имеются мощные ледники, больше выпадает осадков – сильнее идет процесс конденсации парообразной влаги из проходящего воздушного течения. В условиях Заилийского Алатау такими районами являются Талгарский и Чилик-Кеминский горные массивы, в Джунгарском Алатау – верховья рек Коксу и Аксу.

Отмеченные выше особенности погодно-климатических условий гор определяют характеры растительного покрова высотных поясов и их консортов, в том числе ржавчинных грибов. Данные, приведенные в табл. 3, относятся к предгорьям и различным высотным поясам Заилийского Алатау – одного из хребтов Северного Тянь-Шаня. Как видно из этой таблицы, среднегодовая температура и количество атмосферных осадков на разных поясах также меняются согласно общей закономерности, характерной для большинства горных терри-

торий. Что касается ржавчинных грибов злаков, то наибольшее число их – 35 видов (4, 5, 8, 14–16, 18, 19, 21–24, 26, 28–33, 35–38, 41, 44–46, 48–55) зарегистрировано в предгорной разнотравно-злаковой степной зоне.

Таблица 3. Зональное и поясное распространение ржавчинных грибов злаков в Заилийском Алатау

Зона (пояс), метеостанция	Высота метеостанции, м над ур. м.	Годовая температура воздуха, °С	Годовое кол-во осадков, мм	Количество видов ржавчинных грибов
Пустынная (Чилик)	605	8,9	198	20
Пустынно-степная (Алма-Ата, ГМО)	848	8,7	557	26
Подгорная степная (Каскелен)	900	7,3	600	35
Нижнегорный пояс (Каменское плато)	1350	8,1	779	23
Среднегорный пояс (Верхний Горельник)	2254	2,6	881	8
Верхний горный пояс (Мынжилки)	3036	2,7	734	2

Наиболее характерными для зоны являются ржавчины пырея (*P. agropyri*, *P. agropyrina*), вейника (*P. pygmaea*), полевицы (*P. agrostidis*), мятлика (*P. poarum*). Здесь также распространены корончатая ржавчина (*P. coronifera*) на вейнике и костре безостом, бурая ржавчина (*P. persistens*) на зерновых злаках.

По количеству отмеченных ржавчинников на втором месте находится пустынно-степная зона, где выявлено 26 видов грибов (4, 8, 10, 11, 13, 14, 16, 18, 20, 21, 23, 24, 27, 28, 30, 33, 35, 39–42, 40, 48, 50, 51, 53). Наиболее типичны для зоны ржавчины костров (*P. coronata*, *P. coronifera*, *P. bromina*), эгилопса (*P. aegilopsis*) и пыреев (*P. agropyrina*, *P. agropyri*).

Всего на три вида грибов уступает пустынно-степной зоне нижнегорный пояс Заилийского Алатау, где обнаружены 23 вида ржавчинников (2, 5, 13–16, 19, 20, 23, 24, 26, 29–32, 34, 35, 45, 46, 48, 49, 54, 55).

Доминантами среди них являются различные специализированные формы *P. graminis*, что обусловлено наличием здесь помимо прочих подходящих условий зарослей *Berberis heteropoda* Schrenk., и *B. oblonga* C. K. Schneid. – промежуточных хозяев стеблевой ржавчины. С этими кустарниками также связано широкое распространение в данном растительном поясе *P. pygmaea*. Обычны также корончатые ржавчины видов костра (*P. coronata*, *P. coronifera*), вейника (*P. epigeios*) и пырея (*P. coronata*, *P. coronifera*), ржавчины мятликов (*P. poarum*, *P. poae-sudeticae*) и овсяницы гигантской (*P. festucae*, *P. gibberosa*), ржавчина ежи сборной (*P. dactylidina*).

В предгорной пустынной зоне обнаружено 20 видов ржавчинных грибов (11, 12, 14, 17, 20, 21, 23–25, 28, 29, 31, 35, 38, 39, 41, 43, 46, 47, 50). На равнине распространены *P. aegilopsis* и *P. bromina*, а остальные – *P. agropyrina*, *P. elymi*, *P. coronifera*, *P. hordei-murini*, *P. isiacae* и др. – сосредоточены в основном в поймах рек, озер, в западинах и по берегам оросительных систем. В среднегорном поясе зарегистрировано 8 видов ржавчинных грибов (7, 15, 20, 26, 29, 32, 35, 48). Среди них наиболее развиты ржавчины волоснеца Аболины (*P. elymicola*), ежи сборной (*P. dactylidina*), овсяницы гигантской (*P. festucae*) и мятлика альпийского (*P. poae-sudeticae*). Они поражают злаки в основном на северных склонах и опушках.

Всего два вида ржавчинных грибов выявлены в высокогорном альпийском и субальпийском поясах: ржавчины лисохвоста лугового (*U. alopecuri*) и мятлика альпийского (*P. poarum*). Последние развиваются в этих местах слабо, и далеко не каждый год удается их обнаружить.

Рассмотренная выше закономерность поясного распределения ржавчинных грибов в Заилийском Алатау в значительной степени распространяется и на другие горные провинции Северного Тянь-Шаня и Южного Алтая.

2.6. Сезонная динамика

В состав любой консорции помимо ее детерминанта – автотрофного растения входят различные виды консортов. Одним из таких паразитических комплексов являются ржавчинные грибы. В связи с тем что они трофически связаны со своими питающими растениями, сроки их развития определяются главным образом сроками и продолжительностью вегетации и состоянием растений-хозяев.

Ржавчинники, паразитирующие на эфемерных злаках (эгилопс, некоторые виды коостра, мятлика, мортука), весной возобновляются рано, но также очень скоро завершают свое развитие. Такие грибы (*P. bromina*, *P. aegilopsis*, *P. poarum*) интенсивно спороносят и до конца вегетации хозяев успевают образовывать телии. Так, в предгорной пустынно-степной зоне юго-востока республики уже во второй декаде апреля можно наблюдать обильное спороношение *P. bromina* на *Bromus japonicus* и *B. oxyodon*. В середине мая гриб завершает развитие еще до того, как в конце мая его хозяин заканчивает вегетацию. Интересно и то, что телии начинают формироваться по краям урединиев уже в конце первой генерации гриба. С каждой последующей генерацией число и размеры телиев увеличиваются, и в конце вегетации хозяина они преобладают над урединиями. Эти грибы распространены на равнине республики в пустынной и пустынно-степной зонах. Обильные весенние осадки позволяют растениям-хозяевам успешно завершить вегетацию, а ржавчинным грибам произвести 2–4 генерации урединиоспор, быстро распространиться и закончить цикл развития с формированием телиев.

Следующая группа – весенне-летние ржавчинники – составляют подавляющее большинство ржавчинных грибов. Наиболее типичными среди них являются *P. agropyrina*, *P. coronata*, *P. coronifera*, *P. elymi*, *P. festucae*, *P. graminis*, *P. hordei*, *P. isiacae*, *P. lasiagrostis*, *P. persistens*, *P. recondita*, *U. dactylidis*, *U. graminis*, *U. poae*, *U. stipinus* и др. Они паразитируют на злаках *Elytrigia repens*, *Calamagrostis epigeios*, *Leymus arenarius*, *L. racemosus*, *Achnatherum splendens*, *Poa pratensis*, *Phragmites australis*, *Dactylis glomerata*, *Stipa capillata* и др. с продолжительным вегетационным периодом. Возобновление и развитие этих грибов начинается в основном на равнинах и открытых местностях, в оврагах, обращенных к южной стороне, где больше теп-

ла и растения-хозяева развиваются быстрыми темпами. Затем, по мере наступления высоких температур, они постепенно перемещаются к более затененным местам, к северной стороне холмов, оврагов и балок, в лощины с высоким травостоем. Летом и особенно в его конце их можно обнаружить главным образом только в лесополосах, поймах рек, на лиманах, в предгорных кустарниково-травянистых зарослях, нижнем и среднем горных поясах. В зависимости от экологических условий, состояния растения-хозяина и видовых особенностей самих ржавчинников они могут образовывать 3–6 генераций уединиев.

К летне-осенней группе грибов относится небольшое число ржавчинников (*P. striiformis*, *P. coronifera*, *P. poae-sudeticae*, *P. festucina*). Они связаны со злаками с продолжительным и более поздним вегетационным периодом, а также со злаками, у которых при наступлении позднелетних и осенних дождливых дней с длинным росяным периодом происходит частичное осеннее возобновление вегетации. На таких растениях, как и на озимых хлебах, проходит перезимовка ржавчинников в основном с сокращенным циклом развития.

Приведенное деление грибов на группы в некоторой степени условное, так как у многих из них периоды развития, в зависимости от метеорологических условий вегетационного сезона могут быть несколько смещены как в сторону более ранних, так и поздних сроков. Кроме того, сроки развития одних и тех же ржавчинников на севере республики в лесостепной зоне и северной подзоне степей отстают от таковых на юге на 1–1,5 месяца.

Подобная разница в сроках возобновления ржавчинных грибов наблюдается в предгорной пустыне и высокогорной долине, расположенных на разных высотных поясах. Так, в предгорной степи в Каскеленском районе Алматинской области желтая ржавчина на посевах пшеницы проявляется во II–III декадах апреля, а в Туркестанском районе Южно-Казахстанской области – еще раньше, во II декаде апреля. В высокогорной долине Нарынкольского района Алматинской области развитие данного ржавчинника начинается обычно в конце июня и начале июля, т. е. когда вегетация пшеницы в предгорьях уже завершается.

В горной долине в отдельные годы на яровой пшенице данный гриб продолжает спороносить до глубокой осени. Почти такая же разница в сроках развития наблюдается и у ряда других грибов (*P. agropyri*, *P. bromina*, *P. poarum*, *P. epigeios*), встречающихся в этих двух поясах.

Флористический и ценогический составы травянистых фитоценозов в течение вегетационного сезона существенно изменяются. Это обусловлено неодинаковым жизненным циклом составляющих фитоценозы элементов, разновременным переходом видов из одного возрастного состояния в другое, изменениями метеорологических условий и гидрологического режима, а также антропогенными факторами. Флуктуации фитоценозов в течение вегетационного сезона отражаются непосредственно на флористическом и ценопопуляционном составе их паразитических консортов, в том числе ржавчинных грибов. Последние, в свою очередь, оказывают определенное влияние на состояние и качественный состав фитоценозов. Так, массовое поражение отдельных видов, несомненно, снижает их конкурентоспособность, что ведет к изменению состава фитоценозов в пользу устойчивых.

Эпифитотии ржавчины на дикорастущих и зерновых злаках в Казахстане – явление довольно обычное. Они возникают в периоды наибольшего развития растений в сочетании с благоприятными метеорологическими условиями. В северных районах Казахстана на зерновых культурах (стеблевая и бурая ржавчина) эти сроки наступают в конце лета и в начале осени, в предгорьях Таласского и Кыргызского Алатау на *Elytrigia repens* (*P. agropyrina*) во II – III декадах июня, на пустынной равнине Илийского района Алматинской области на *Bromus japonicus* (*P. bromina*) в III декаде апреля и I декаде мая, лесном поясе Заилийского Алатау на *Dactylis glomerata* и *Festuca gigantea* соответственно (*P. striiformis* и *P. festucae*) в III декаде августа и I декаде сентября, на холмах предгорий Джунгарского Алатау на *Dactylis glomerata* (*P. dactylidina*) в III декаде июля и I декаде августа, на лиманах Мангистауского района Атырауской области на *Aeluropus littoralis* (*P. aeluropidis*) в III декаде июня, в поймах р. Убы в Шемонаихинском районе Восточно-Казахстанской области на *Elytrigia repens* (*P. agropyrina*), *Festuca sulcata* (*P. festucae*), *Leymus arvensis* (*P. elymi*), *Puccinellia gigantea* (*P. persistens*) – в III декаде июня и в I декаде июля. Эти сроки – пики в развитии ржавчинников – от года к году могут изменяться в зависимости от метеорологических условий вегетационного сезона.

2.7. Географические связи видов

Распространение ржавчинных грибов зависит от многих факторов. Среди них наиболее значимыми являются география растений-хозяев и соответствующие погодно-климатические условия внутри их границ. Если первый фактор относительно постоянен, то второй подвержен значительным колебаниям и является причиной ежегодного изменения размеров и конфигурации ареалов ржавчинников. Тем не менее многолетние наблюдения позволяют довольно достоверно разграничить районы распространения видов ржавчинных грибов на исследуемой территории.

Количественное распределение видов ржавчинных грибов на злаках, обнаруженных в различных природно-климатических условиях Казахстана, следующее:

Зоны, подзоны и горные провинции	Количество видов
Степная зона	36
Северная подзона	21
Южная подзона	34
Полупустынная зона	26
Пустынная зона	25
Северная подзона	21
Южная подзона	15
Горные провинции:	56
Алтайская	25
Южно-Уральско-Мугоджарская	6
Саур-Тарбагатайская	16
Джунгарская	31
Северо-Тянь-Шаньская	49
Кунгей-Кетменский округ	28
Шу-Илийско-Зайлийский округ	40
Киргизско-Кеминский округ	11
Западно-Тянь-Шаньская	31
Каратау-Таласский округ	25
Северо-Каржантауско-Угамский округ	12

Географические связи сравниваемых территорий определяются количеством общих видов, характерных для обоих районов. Такие связи у соседних районов, как правило, более тесные, чем у отдаленных, что обусловлено их сходными природно-климатическими условиями. Однако нередко встречаются районы, удаленные друг от друга на большие расстояния, но с близкими климатическими условиями. Такие районы располагаются обычно в одной широтной зоне, но на разных долготных или высотных (горных) поясах.

Многие виды ржавчинных грибов со свойственной им экологической пластичностью (широкая экологическая и трофическая специализация, аэрогенное распространение) встречаются в различных природно-климатических условиях. На рис. 1, а показано сходство урединиофлор злаков двух широтных зон и трех горных провинций Казахстана. Они определены по формуле Экмана в модификации Стугрена и Радулеску [106]:

$$P = \frac{x+y-z}{x+y+z}$$

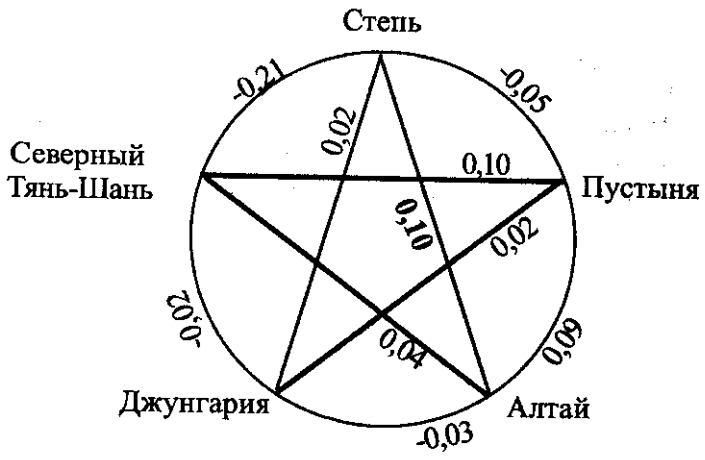
где P — коэффициент флористической дискриминации; x — число видов, найденных в районе А, но отсутствующих в районе В; y — число видов, найденных в районе В, но отсутствующих в районе А; z — число видов, найденных в обоих районах.

Значение коэффициента P может изменяться от +1 (при полном отсутствии общих видов во флоре сравниваемых районов) до -1 (при 100%-ном их совпадении). Чем ближе значение P к единице с отрицательным знаком, тем больше сходство флор сравниваемых районов. Данные рис. 1, а показывают, что качественный состав ржавчинных грибов злаков наиболее сходен ($P = -0,21$) в степной зоне и Северо-Тянь-Шаньской горной провинции, где обнаружено всего 53 вида ржавчинников. Из них 32 вида (60%) оказались общими для обеих зон.

На втором месте ($P = -0,05$) находятся степная и пустынная зоны. Здесь обнаружено всего 40 видов грибов, из которых общим для сравниваемых территорий оказался 21 вид (53%).

Относительно близки между собой составы урединиофлоры пустынной и степной зон ($P = -0,05$), Алтая и Джунгарии (-0,03), а также Джунгарии и Северного Тянь-Шаня (-0,02).

а



б

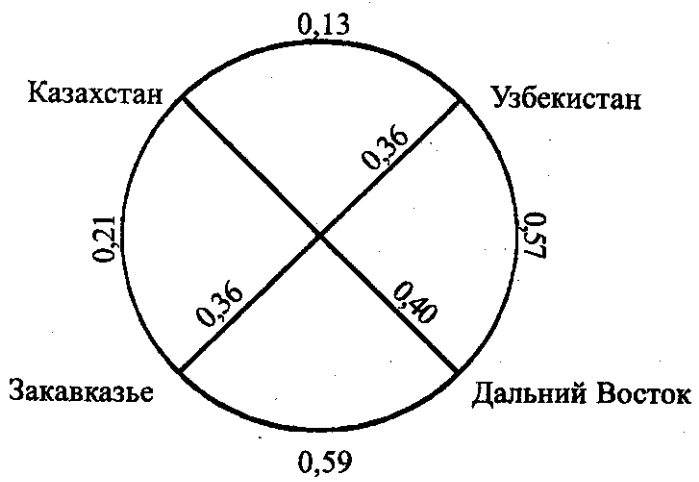


Рис. 1. Географические связи урединофлор: а) различных территорий Казахстана; б) Казахстана и некоторых регионов СНГ

Наименьшее сходство качественного состава урединиофлор ($P=0,10$) зарегистрировано для Алтайской горной провинции и степной равнинной зоны, Северо-Тянь-Шаньской горной провинции и пустынной зоны. Сравнительно далеки по видовому составу ржавчинных грибов пустынная зона и Алтай (0,09). По качественному составу к урединиофлоре степей ближе остальных ($-0,21$) ржавчинники Северного Тянь-Шаня, а наименьшее сходство с ней (0,10) обнаруживается у урединиофлоры Алтайской горной провинции.

Если рассматривать с точки зрения сходства каждую из горных территорий Казахстана, то нетрудно заметить, что Джунгария несколько ближе к Алтаю ($-0,03$), чем к Северо-Тянь-Шаньской горной провинции (0,02), несмотря на то, что они обе относятся к одной горной системе – Тянь-Шаню.

На рис. 1, б и в табл. 4 показаны географические связи урединиофлор злаков Казахстана и некоторых стран СНГ. Данные по урединиофлоре Узбекистана, Закавказья и Дальнего Востока взяты из соответствующих литературных источников [7, 9, 12, 13]. Среди сравниваемых регионов самые тесные связи с казахстанской урединиофлорой наблюдаются у ржавчинных грибов Узбекистана ($P=0,13$). Это объясняется соседством этих двух азиатских республик и сходством природно-климатических условий на большей части их территорий. Здесь найдены 64 вида ржавчинников, из которых 28 видов (43,75%) оказались общими для территории обеих республик.

Географические связи урединиофлор злаков Казахстана и Закавказья характеризуются $P=0,21$. Из 78 видов грибов, зарегистрированных на сравниваемых территориях, общим является 31 вид (39,74%). Как известно, эти регионы не имеют общей континентальной границы. На севере они разделены юго-западной окраиной России, а в остальной части – Каспийским морем. Кроме того, налицо большое различие природно-климатических условий континентального Казахстана и субтропиков Закавказья, расположенных между двумя морями.

Наконец, наименьшее сходство урединиофлоры Казахстана отмечается с таковой Дальнего Востока ($P=0,40$). На сравниваемых территориях зарегистрировано всего 80 видов ржавчинников. Из них только 24 вида (30%) оказались общими для обоих регионов.

Таблица 4. Географические связи урединофлор Казахстана и некоторых стран СНГ

Страна	x/y	z	$x+y-z$	$x+y+z$	P
Казахстан	28	28	8	64	0,13
Узбекистан	8				
Казахстан	27	31	16	78	0,21
Закавказье	20				
Казахстан	32	24	32	80	0,40
Дальний Восток	24				
Узбекистан	15	21	24	66	0,36
Закавказье	30				
Узбекистан	21	15	39	69	0,57
Дальний Восток	33				
Закавказье	34	17	48	82	0,59
Дальний Восток	31				

Это связано прежде всего с большой удаленностью друг от друга сравниваемых территорий. Между ними расположены большие массивы гор (Алтай, Саяны) и нагорий с огромными лесными массивами, препятствующими перелету диаспор ржавчин с одной территории на другую. Природные условия Казахстана также значительно отличаются от таковых Дальнего Востока, испытывающего влияние океанического климата.

3. БИОЛОГИЯ РЖАВЧИННЫХ ГРИБОВ

3. 1. Особенности перезимовки

Одним из критических периодов в онтогенезе у ржавчинных грибов является время перезимовки. В данное время максимально сокращается число видов вегетирующих растений-хозяев. Однолетники полностью отмирают, то же происходит и с надземной массой многолетних злаков, на которых в течение вегетативного сезона развивается ржавчина. Кроме того, на значительной части ареала многих ржавчинников зима очень суровая. Возникает вопрос: каким образом ржавчинные грибы сохраняются в этих условиях?

Если рассмотреть онтогенез полноциклового ржавчинного гриба, то для каждого сезона года у них имеются соответствующие, эволюционно пригнанные стадии развития: весной – базидиальная, спермогонияльная и эциостадии, летом – урединиостадия, осенью и зимой – телиостадия. Следовательно, полноциклового ржавчинного гриба зимуют в телиостадии в виде покоящихся телиоспор. Но в этом случае они, приобретая стойкость к неблагоприятным условиям зимы, проигрывают в другом – оказываются последовательно привязанными к двум группам растений (основным и промежуточным) и при отсутствии в регионе одного из них не могут завершить цикл развития. Развитие полноциклового ржавчинника в таких местах возможно только при постоянной интродукции диаспор соответствующих стадий гриба из других районов.

Среди ржавчинных грибов злаков встречается очень много видов с неполным циклом развития, в частности, таких, у которых в онтогенезе функция телиоспор рудиментарна. Онтогенез таких неполноциклового видов состоит только из одной урединиостадии на злаках, в которой грибок зимует, размножается и распространяется.

В свою очередь, перезимовка возбудителя в стадии урединии возможна двумя путями: 1) урединиоспорами, что реально в условиях,

где зимы мягкие и непродолжительные; 2) урединомицелием в тканях растений-хозяев, не вымерзающих за зиму (многолетники, озимые хлеба, падалицы), что имеет место в странах с более суровой и продолжительной зимой.

Таким образом, высокая пластичность ржавчинных грибов позволяет им приспособиться к перезимовке в зависимости от конкретных условий. Развитие ржавчинников в местах, где нет условий для перезимовки, следует объяснить, как уже отмечено, залетом спор грибов из-за пределов региона. Далее рассмотрим возможные пути перезимовки возбудителей злаковых ржавчин.

3.1.1. Роль промежуточных хозяев

Для полноциклового ржавчинного гриба, паразитирующего на злаках, характерно явление разнохозяйности (гетерёция). Классическим примером этого может служить цикл развития *Puccinia graminis* Pers. Еще задолго до того, как А. де Бари [107] в 1865 г. научно обосновал понятие разнодомности у ржавчинных грибов, земледельцам была известна причастность барбариса к ржавчине хлебов. В 1660 г. Руанский парламент во Франции высказался против посадки кустов барбариса вблизи пшеничных полей. Законы об истреблении барбариса были изданы в первой половине XVIII столетия в Англии и Северной Америке, в начале XX – в Германии, в конце XIX – во Франции, в начале XIX – в Дании, Норвегии, Швеции и Канаде [108]. С 1918 г. в США началась кампания по истреблению различных видов барбариса в 30 штатах долины Верхней Миссисипи [109].

Сведения о вреде барбариса были известны в XVIII столетии и в России. Его тогда употребляли как слабительное и средство от воспаления желудка и печени. Из листьев барбариса готовили салат, из ягод – мармелад, а также напитки, утоляющие жажду.

Первые удачные опыты по переносу ржавчины с барбариса на злаки были проделаны в начале XIX в. в Дании [110], Германии [111] и некоторых других европейских странах. В России такая работа была выполнена в 1864 г. [112]. Но авторам этих работ не удалось проследить полный цикл развития гриба, хотя переход его с барбариса на хлебные злаки доказали экспериментально. Были и

противоположные мнения. Так, доктор философии и медицины Берлинского университета F. J. Meyen [113] писал, что ржавчина на барбарисе из рода “эцид”, а ржавчинник на пшенице из рода “уредо”, поэтому о какой-либо связи между этими грибами не может быть и речи.

В опытах де Бари [107] из эциоспор развился межклетный мицелий с гаусториями, дающий сначала уредино-, а затем телиоспоры. Урединоспоры, в свою очередь, прорастали в такой же новый мицелий с такими же спороношениями. Телиоспоры же вели себя иначе: прорастали в промицелий и образовывали споридий, а от последних – мицелий, дающий начало развитию спермогоний, а затем эций. Таким образом, цикл развития гриба был замкнут и проходил он на двух разных растениях – барбарисе и пшенице. Явление разнохозяйности в царстве грибов было открыто Антоном де Бари в 1865 г. Это открытие стало новым толчком в организации массовой кампании по уничтожению зарослей барбариса во многих странах Европы во второй половине XIX и начале XX столетия.

Однако дальнейшие исследования показали, что распространение стеблевой ржавчины не везде связано с барбарисом. Есть местности, где не произрастает этот кустарник, но развитие болезни отмечается почти ежегодно. В связи с этим мнения исследователей о роли барбариса в онтогенезе стеблевой ржавчины неоднозначны. Одни решающую роль в весеннем возобновлении патогена приписывают перезимовавшим телиоспорам, следовательно барбарису, другие считают эциальную стадию в цикле развития гриба факультативной, т. е. указывают на возможность развития патогена по сокращенному циклу – *Hemi-Uredinales*.

Способы перезимовки патогена определяются, как правило, комплексом местных условий. Это длительный приспособительный процесс, определяемый ходом коэволюции с биотическими и абиотическими компонентами среды обитания. Отсюда вполне объяснимы различные пути перезимовки ржавчинника в разных уголках земного шара. Далее приведем краткий обзор литературных источников, посвященных изучению способов перезимовки возбудителя стеблевой ржавчины на территории СНГ и некоторых других странах мира.

Так, развитие стеблевой ржавчины проходит при обязательном

участии барбариса в Ленинградской области, республиках Прибалтики [114–116], Ставропольском (Северный Кавказ) и Азово-Черноморском краях [116–122], Грузии [123], Западной Сибири [124], Северном Казахстане [125–127] и Приморском крае [118, 128, 129]. Кроме того, основными районами, в которых установлена тесная связь между стеблевой ржавчиной пшеницы и барбарисом, являются следующие страны: Болгария [130], Франция – Пиренеи, Маконе, Альпы [131, 132], ФРГ – Бавария и весь юг федерации [133], Греция – Македония [101]; Ирландия [134], Румыния [98, 135], Югославия [136], ряд зернопроизводящих штатов США – Миннесота, Северная и Южная Дакота и др. [14].

Стеблевая ржавчина развивается по сокращенному циклу, т. е. без участия барбариса, в следующих районах СНГ: в России – Томская [137, 138], Омская [128], Свердловская [139], Ленинградская и Московская [140, 141] области; Северный Кавказ [142], Восточная Сибирь [14, 143–145] и Дальний Восток: Приханкайская низменность, Амурская и Сахалинская области [124, 146–151], Приморский [152, 153] и Хабаровский [154] края; в Казахстане – северные области [126, 127, 128].

Установлена независимость развития стеблевой ржавчины от барбариса в следующих странах: южные районы Италии [155], Бельгия [156], Дания, Нидерланды и Норвегия [101], южные провинции Португалии [157], Австралия [14], северные штаты США [158], а также Калифорния и Южный Техас [118], Западная Канада, Мексика (бассейн р. Миссисипи), Эквадор, значительная часть южноамериканских стран (Бразилия, Уругвай, Парагвай, Боливия, Перу), Англия, юг ЮАР (Трансвааль) и некоторые области Индии [14, 159, 160], на востоке – Япония [161].

Барбарис произрастает довольно широко, но на нем паразитируют другие виды ржавчинных грибов. К таким местностям относятся северо-западная зона бывшего СССР, Центральная черноземная полоса, Приморский край и Иссык-Кульская котловина [88, 114, 151, 162, 163]. Развитие стеблевой ржавчины на местах объясняется заносом спор гриба из других районов. Так, в Амурскую область и в Приморский край споры патогена (I и II) заносятся из Северной Маньчжурии ветрами южных румбов [146, 128, 164], в Ставропо-

лье – со Среднего Кавказа (из районов Терека и Куры) [122], на Средний Урал (Ростовская и Свердловская обл.) [14, 139, 165] и в Восточную Сибирь – из более южных соседних районов [144].

В литературе также встречаются сведения о заражении посевов пшеницы стеблевой ржавчиной в ряде стран дальнего зарубежья спорами гриба, заносимыми воздушными потоками с других территорий. Так, в Великобританию урединиоспоры заносятся из южных районов Испании, Португалии и Франции [166], а также, возможно, из ФРГ и Швейцарии [167]. В свою очередь, в Испанию инфекционное начало залетает из Северной Африки [101], в Германию – с Балкан, через Болгарию, Румынию и Польшу [168], в штаты США, расположенные в средней и северной полосах (Миннесота, Северная Дакота и др.), урединиоспоры залетают из Техаса, Колорадо, а также из Мексики [169]. Посевам пшеницы Бельгии [156], Португалии [157] и Румынии [98, 135] постоянно угрожает опасность заноса урединиоспор стеблевой ржавчины с юга и юго-востока этих стран.

Представленный краткий обзор показывает, какой огромной экологической пластичностью обладает рассматриваемый гриб. Он встречается почти во всех уголках земного шара. Однако цикл развития гриба на местах зависит от конкретных условий. Так, в европейской части России патоген проходит полный цикл развития, а в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке он развивается в основном по укороченному циклу. В первом случае барбарис играет основную роль в весеннем возобновлении патогена, а во втором – существенного значения не имеет. Более того, в Приморском крае и Амурской области на барбарисе паразитирует другой гриб – *P. rugtaea*, не представляющий опасности для хлебных злаков [7, 88]. Немаловажная деталь – в Восточной Сибири стеблевая ржавчина пшеницы почти никогда не образует телиостадии [144].

Из приведенного обзора также следует, что возбудитель в одних и тех же районах может развиваться и с полным, и с укороченным циклом. В таких случаях выбор путей перезимовки патогена будет зависеть от метеорологических условий отдельных лет. В годы с суровой зимой перезимовка гриба происходит главным образом телиоспорами. Следовательно, его возобновление на злаках осуществляется через барбарис, а в другие годы он может пе-

резимовать в урединиостадии. В последнем случае эциоспоры барбариса играют роль дополнительного источника инфекции основных хозяев.

Появление стеблевой ржавчины на злаках в местах, где не произрастает барбарис и к тому же отсутствуют условия для перезимовки возбудителя в урединиостадии, можно объяснить только интродукцией диаспор гриба из других районов.

В казахстанской флоре встречается 8 видов барбариса [170]: *Berberis Bykovianus* N. Pavl. — эндем (Саур-Тарбагатай), *B. heteropoda* Schrenk (Алтай, Тянь-Шань), *B. iliensis* M. Pop. — эндем (долина р. Или, Балхаш-Алаколь, Тянь-Шань), *B. integerrima* Vge. (Западный Тянь-Шань), *B. karkaralensis* Korn. et Potar. — эндем (Каркаралы, горы Кентау), *B. nummularia* Vge. (Западный Тянь-Шань), *B. oblonga* (Rgl.) C. K. Schneid. (Тянь-Шань, Каратау), *B. sibirica* Pall. (Восточный мелкосопочник, Каркаралы, Алтай, Джунгарский Алатау). Помимо некоторых из них в Главном ботаническом саду РК интродуцированы из других республик еще два вида — *B. vulgaris* L. и *B. aquifolium* Pursh. Из этих 10 видов барбариса на 5 зарегистрировано развитие ржавчины.

Ржавчину барбариса В. Г. Траншель [171] разделяет на три вида: *Puccinia arrhenatheri*, *P. graminis*, *P. rugmaea*. Все они выявлены в Казахстане. Среди них наиболее распространенным является *Puccinia rugmaea*, несколько реже встречается *P. graminis* и очень редко — *P. arrhenatheri*. *P. rugmaea* отмечена на четырех видах барбариса, но сильнее поражает *B. heteropoda*.

В наиболее благоприятные для развития патогена годы эции *P. rugmaea* покрывают всю листовую поверхность растений — на одном листе число их может достигать до 25–50 шт. Урединиостадия ржавчинника развивается на видах *Calamagrostis*. Тем не менее наши многолетние наблюдения и экспериментальные работы показали, что не исключается возможность перезимовки гриба в тканях и спящих почках барбариса в виде диффузного гаплоидно-диплоидного (0–1) мицелия. Так, изоляция отдельных побегов растений рано весной до распускания почек надеванием на них целлофановых рукавов не предотвратила появления на листочках эциев ржавчинника. Кроме того, на злаках, растущих вблизи и на достаточном удалении от барбариса, не отмечалось развития *Puccinia rugmaea*.

Для окончательного утверждения этого необходимо использовать и другие методы исследования, в частности гистологическое изучение тканей хозяина в целях обнаружения межклеточных мицелий и иных структур гриба.

Остальные виды барбариса поражаются *P. rugtaea* менее интенсивно. Степень развития гриба на них зависит от метеорологических особенностей года, запасов перезимовавших телиоспор и других факторов.

Puccinia graminis зарегистрирован только на *Berberis heteropoda*. Изучение специализации патогена показало, что на нем, по крайней мере среди популяций, собранных нами в предгорьях и горах различных хребтов Тянь-Шаня, не встречалась пшеничная форма гриба. Многократные опыты по инокуляции различных сортов озимой и яровой пшеницы эциоспорами данного гриба неизменно дали отрицательные результаты.

В условиях высокогорной долины Кунгей-Алатау и Кетменя выявлена волоснецовая форма *Puccinia graminis*. В предгорьях и среднем горном поясе Заилийского Алатау чаще встречаются мятликовая и пырейная формы, а в Кыргызском и Таласском Алатау преобладают пырейная и волоснецовая формы. Их связь с видами барбариса, произрастающими на местах, установлена экспериментально.

Нами в 1970–1988 гг. заражались пять видов барбариса (*B. vulgaris*, *B. heteropoda*, *B. sibirica*, *B. oblonga* и *B. aquifolium*) перезимовавшими телиоспорами стеблевой ржавчины пшеницы. Были применены различные способы инокуляции: развешивание среди веточек барбариса стеблей пшеницы с обильными телиопустулами, нанесение суспензии телиоспор на обе поверхности молодых листочков кустарника с последующим надеванием на зараженные веточки целлофановых рукавов в целях создания влажной камеры и изоляции их от посторонней инфекции. Но при этом во все годы и во всех вариантах опыта положительных результатов не было получено. Видимо, в условиях республики у пшеничной формы гриба утрачены промежуточные стадии. Формирующиеся очень редко телиоспоры патогена не играют роли в перезимовке возбудителя. Ржаная форма гриба также не связана с промежуточным хозяином.

Третий вид ржавчины на барбарисе *Puccinia arrhenatheri* нами не выявлен. Имеются лишь данные Г. С. Неводовского [6], где указывается на то, что гриб зарегистрирован на *Berberis heteropoda* в Заилийском и Таласском Алатау, на *B. sibirica* в Семипалатинской области. Вид описан по сборам гербарных образцов 1916, 1935 и 1946 гг.

В эциальной стадии *Puccinia persistens* поражает представителей шести родов сем. *Ranunculaceae* (*Thalictrum*, *Aconitum*, *Clematis*, *Leptopyrum*, *Actaea*, *Aquilegia*). Среди последних наиболее распространены и известны как промежуточные хозяева бурой ржавчины злаков различные виды *Thalictrum L.*

Роль василистников в цикле развития *Puccinia persistens* более значительна в европейских странах [172, 173], чем в американских [174–176] и азиатских [144, 177–179]. В последних двух континентах на видах *Thalictrum* паразитируют в основном не пшеничная, а пырейная и другие формы и виды бурых листовых ржавчин. В условиях Восточной Сибири и Дальнего Востока в онтогенезе *P. persistens* большое значение имеют виды *Clematis* и *Leptopyrum (Isopyrum)*. Так, в степях Приишимья и Восточной Сибири *Leptopyrum fumarioides* часто поражается пшеничной формой *P. persistens* и может служить источником весенней инфекции болезни на посевы данной культуры [16, 144]. На Дальнем Востоке существенную роль в цикле развития гриба могут играть *Clematis manschurica* и *C. fusca*. На первом из них часто обнаруживается пшеничная форма *P. persistens*, а на втором – *P. agropyri* [5, 144].

Казахстанские виды *Thalictrum* (в республике произрастает 8 видов) поражаются также преимущественно *Puccinia agropyrina* (*T. flavum*, *T. strictum*, *T. minus*, *T. simplex*). В опытах Г. Н. Кенесариной (1979 г.) только в единичных случаях удавалось заразить пшеницу эциоспорами с *T. simplex*. При этом урединии были очень мелкими и нехарактерными для *Puccinia persistens*. При инокуляции различных сортов пшеницы эциоспорами с *Thalictrum flavum*, *T. minus* и *T. collinum* положительных результатов не было получено. Неизменно отрицательными были и результаты инокуляции указанных видов василистника перезимовавшими телиоспорами с пшеницы.

Здесь необходимо учитывать еще одно немаловажное обстоятельство, связанное с прорастаемостью телиоспор *P. persistens*. Последние после перезимовки прорастают в незначительном количестве (3–5%), а проросшие споры в большинстве случаев образуют проростки без формирования базидии с базидиоспорами. К тому же, если учесть удаленность основных производственных посевов пшеницы от мест произрастания василистника (нижний и средний горные пояса, ущелья гор и поймы горных рек) на несколько десятков километров, то можно заключить, что в условиях Казахстана роль василистника в цикле развития *P. persistens* незначительна.

Результаты перекрестной инокуляции, а также наблюдений за поражаемостью василистников и пыреев в естественных условиях показывают, что на видах *Thalictrum* (*T. minus*, *T. collinum*, *T. simplex*, *T. strictum*) паразитирует *Puccinia agropyri*. Эти растения растут часто в близком соседстве, и нередко оба бывают пораженными *P. agropyri*. Что касается указания Г. С. Неводовского [6] на *Clematis orientalis* и *C. songarica* как промежуточных хозяев данного гриба, то оно не подтверждается результатами наших перекрестных инокуляций.

На видах *Clematis* (*C. orientalis*, *C. songarica*, *C. integrifolia*, *C. glauca*) в условиях Казахстана (всего 6 видов), как и во многих других местах евроазиатского континента, паразитирует другой, но очень близкий к предыдущему виду гриб *Puccinia agropyri*. Эциальная стадия данного гриба в республике отмечена также на *Atragene alpina* и *A. sibirica* [6].

В Казахстане произрастают промежуточные хозяева обоих видов корончатой ржавчины злаков: *Puccinia coronata* (*Frangula alnus*, sin: *Rhamnus frangula*) и *P. coronifera* (*Rhamnus cathartica*). Однако они поражаются ржавчиной редко, хотя на дикорастущих злаках эти грибы встречаются довольно часто. На овсе посевном, возделываемом в республике, как и на *Avena fatua* L., за все годы наших исследований корончатую ржавчину обнаружить не удалось. Виды и формы этих грибов, паразитирующие на дикорастущих злаках (*Calamagrostis*, *Agrostis*, *Bromopsis*, *Festuca*, *Alopecurus* и др.), не переходят на *Avena sativa*. На остальных видах жостера (*Rhamnus songarica*, *R. sintenisii*, *R. coriacea*), произрастающих в Казахстане, *Puccinia coronifera* не обнаружена.

Среди ржавчинных грибов, поражающих злаки, наибольшее число промежуточных хозяев зарегистрировано у *Puccinia isiacae*. Так, В. И. Ульянищев [5] в качестве промежуточных хозяев этого гриба приводит 43 вида растений из 35 родов, относящихся к 11 семействам. В Казахстане к числу таких растений отнесены представители из 6 семейств: *Scrophulariaceae* (*Dodartia orientalis*), *Cruciferae* (*Lepidium latifolium*, *L. songaricum*, *Cardaria draba*, *Isatis tinctoria*, *Tauscheria lasiocarpa*, *Thlaspi ceratocarpum*), *Zygophyllaceae* (*Zygophyllum fabago*), *Labiatae* (*Lamium album*), *Umbelliferae* (*Eringium macrocalyx*, *E. planum*, *Ferula alata*) и *Compositae* (*Taraxacum sp.*) [6, 24–27]. В уредиальной стадии он строго узко специализирован – поражает только *Phragmites australis*, но распространен в республике так же широко, как в эциальной стадии.

Другой ржавчинник тростника, *Puccinia phragmitis*, в эциальной стадии паразитирует на различных видах *Rumex*. В Казахстане он обнаружен на *R. acetosa*, *R. acetosella*, *R. confertus*, *R. crispus*, *R. paulsenianus*, *R. rechingerianus*, *R. tianschanicus*, *R. stenophyllus*. Указанные виды щавеля широко распространены в республике и в сообществах с зарослями тростника часто поражаются *P. phragmitis*.

Эциальная стадия у третьего ржавчинника тростника, *Puccinia magnusiana*, связана с видами *Ranunculus*. В Казахстане он зарегистрирован только на одном виде – *R. regilianus* [6]; но может быть найден и на других видах лютика, в частности на *R. repens*. Кстати, на лютиках формирует свои эции и ряд других видов злаковых ржавчинных грибов: *Uromyces alopecuri*, *U. dactylidis*, *U. fectusae*, *U. poae*, *Puccinia perplexans*, *P. stipina*. Следует отметить, что этот космополитный род содержит более 600 видов, из которых в Казахстане произрастает 57 [170]. Почти все виды лютика ядовиты – вредные сорняки сенокосов и пастбищ.

В ряду ржавчинников, многоядных в эциальной стадии, особо следует отметить *Puccinia stipina*. В Казахстане в спермогонической и эциальной стадиях он зарегистрирован на представителях 4 семейств: *Labiatae* (*Dracocephalum integrifolium*, *D. bippenatum*, *Leonurus glaucescens*, *L. tataricus*, *Origanum vulgare*, *Salvia deserta*, *Thymus serpyllum*, *Ziziphora bungeana*), *Geraniaceae* (*Geranium collinum*, *G. pratense*), *Ranunculaceae* (*Clematis songarica*,

C. integrifolia, *C. orientalis*, *Pulsatilla patens*), *Scrophulariaceae* (*Dodartia orientalis*). В урединиостадии гриб обнаружен на видах *Stipa* (*S. capillata*, *S. caucasica*, *S. hohenakerana*, *S. kirghisorum*, *S. lessingiana*, *S. pulscherrima*, *S. arabica*, *S. sp.*). Это крупный род злаков, содержащий около 300 видов, из которых в Казахстане произрастают 32 [103]. Как основные, так и промежуточные растения-хозяева у *P. stipina* широко распространены в республике. Среди промежуточников он сильнее поражает *Salvia deserta* и *Clematis orientalis*, а из основных хозяев — *S. capillata*.

Отметим, что принадлежность форм грибов на указанных растениях к *Puccinia stipina* установлена, как и в случае *P. isiacae*, на основании близости их морфологических признаков. Для точного определения сущности этих грибов необходимо использовать метод перекрестных инокуляций.

Среди злаков, характерных для сухих степей и пустынь от равнин до среднегорий Казахстана и образующих нередко обширные заросли, особое место занимают виды чия. Их в нашей флоре всего три [103]. На них широко распространен ржавчинный гриб *Puccinia lasiagrostis*. Промежуточные стадии гриба в республике зарегистрированы на трех видах *Artemisia* (*A. dracuncululus*, *A. lerchiana*, *A. schrenkiana*). Данный род весьма обширный и полиморфный — насчитывает в своем составе более 500 видов. Из них в Казахстане произрастает 81 вид [102]. При дальнейшем исследовании возможно нахождение этого патогена и на некоторых других видах полыни и родов сем. *Compositae* (*Taraxacum*, *Dendranthema*, *Lactuca*). Последние в ряде стран Средней Азии и Европы являются промежуточными хозяевами *P. lasiagrostis*.

Спермогонийные и эциальные стадии *Puccinia recondita* формируют на различных видах сем. *Boraginaceae*, основными из которых являются представители родов *Anchusa* и *Lycopsis*. В Казахстане гриб отмечен на видах *Arnebia*, *Cinoglossum*, *Heterocaryum*, *Lappula*, *Litospermum*, *Onosma*, *Pulmonaria*, *Rindera* и *Rhytispermium* [6, 24–26]. Он, хотя многояден и широко распространен в Казахстане в эциальной стадии, в урединиостадии поражает только *Secale cereale* и *S. sylvestre*. Патоген в южных областях отмечается редко, более часто и сильнее он поражает культуру в условиях северо-западной зоны республики.

При анализе растений-хозяев такую же картину – широкую специализацию в эциальной стадии и узкую в уредииальной – можно заметить у *Puccinia cynodontis*. Последний может формировать свои эции на видах родов сем. *Plantaginaceae* (*Plantago*), *Scrophulariaceae* (*Veronica*), *Ranunculaceae* (*Adonis*, *Delphinium*), *Moraceae* (*Cannabis*), *Valerianaceae* (*Valerianella*), *Violaceae* (*Viola*) [6, 7, 24]. В Казахстане он зарегистрирован на *Plantago lanceolata*, *P. salsa*, *P. stepposa*, *Cannabis ruderalis*, *C. sativa* и *Veronica campylopoda*. В уредииостадии гриб поражает только *Cynodon dactylon*. Патоген как в эциальной, так и в уредииальной стадиях распространен в основном в южных районах республики, но иногда встречается и в других регионах. Гриб ежегодно формирует телии, причем довольно обильно, а телиоспоры после перезимовки прорастают дружно. Большое разнообразие промежуточных хозяев повышает вероятность заражения их базидиоспорами с перезимовавших телиоспор, а от них патоген переходит на основной хозяин.

Среди ржавчинных грибов злаковых растений, зарегистрированных в Казахстане, у 19 видов (*Uromyces ferganensis*, *U. fragilipes*, *U. sclerochloae*, *U. stipinus*, *Puccinia cesatii*, *P. dactylidina*, *P. elymi*, *P. elymicola*, *P. epigeios*, *P. agrostidis*, *P. gibberosa*, *P. hierochloina*, *P. hordei-murini*, *P. koeleriicola*, *P. mediterranea*, *P. poa-sudeticae*, *P. setariae-viridis*, *P. striiformis*, *P. triseti*) до настоящего времени в науке не известны промежуточные хозяева. Возможно, что дальнейшие исследования выявят эти растения. Но высока вероятность и того, что многие из этих ржавчинников утратили свои эциальные стадии, как, например, *Puccinia striiformis* – возбудитель желтой ржавчины злаков. Однако для окончательного утверждения этого все еще недостаточно данных, полученных путем экспериментальных проверок. В подавляющем большинстве случаев промежуточные хозяева тех или иных ржавчинных грибов были установлены на основании материалов полевых наблюдений и близости их морфопризнаков к тем видам ржавчинников, переходы которых с промежуточных хозяев на основные и обратно не доказаны путем искусственных инокуляций. В каждом конкретном случае экспериментальная проверка специализации ржавчинников является важным критерием для определения их таксономической принадлежности, установления объема, места и роли видов в фитоценозах.

Формирование телиоспор и их прорастание весной с образованием базидиоспор являются одним из характерных признаков перезимовки грибов в телиостадии. Отметим, что в Казахстане не все виды ржавчинников завершают цикл развития формированием телии. У многих полноцикловых видов замещение урединий с телиями и прорастаемость последних после перезимовки зависят от вида растений-хозяев, природных условий региона и метеоусловий года. Так, *Puccinia graminis* на *Secale cereale* на юге республики очень редко формирует телии, тогда как этот же гриб на *Elytrigia repens* в тех же условиях ежегодно образует телии довольно обильно. Большинство полноцикловых видов (*Puccinia agropyri*, *P. coronifera*, *P. dactylidina*, *P. festucae*, *P. graminis*, *P. poarum*, *P. pigmaea*, *Uromyces festucae*, *U. graminis*, *U. poae* и др.) формирует телии в нижнем и среднем горном поясах и предгорьях ежегодно, причем достаточно интенсивно. Между тем на равнине телии этих грибов удается обнаружить крайне редко, хотя в урединиостадии они здесь довольно обычны. Однако в условиях степей и пустынь немалое число ржавчинников (*Puccinia bromina*, *P. elymi*, *P. aegilopis*, *P. isiacae*, *P. cynodontis*, *P. lasiagrostis*, *Uromyces stipinus*) ежегодно и обильно формирует телии. У ряда видов ржавчинных грибов (*Puccinia graminis* f. sp. *tritici*, *P. aegilopis*, *P. persistens* и др.) замещение урединий с телиями зависит в основном и от метеорологических условий года.

В табл. 5 приведена динамика прорастаемости телиоспор у более распространенных и экономически значимых ржавчинников. Как видно, у подавляющего большинства грибов телиоспоры способны к прорастанию в количестве от единичных до 3% уже в декабре. В январе и феврале этот показатель у многих видов (*Puccinia aeluropodis*, *P. elymi*, *P. graminis*, *P. isiacae*, *P. phragmitis*, *P. stipina*, *Uromyces graminis*) повышается до 20–40%, а у некоторых видов (*P. hordei*, *P. lasiagrostis*, *P. agropyrina*, *P. pigmaea*) – остается на уровне 1–5%. Самый высокий показатель прорастаемости телиоспор у всех изученных ржавчинников наблюдается в мае. В этом месяце и в начале июня все эциальные хозяева ржавчинных грибов во всех природных зонах и высотных поясах республики вегетируют интенсивно. При наличии соответствующих инфекционных начал и благоприятных условий среды они заражаются и становятся источниками возобновления ржавчины на злаках.

Отметим, что степень прорастаемости телиоспор зависит от видовых особенностей ржавчинников и их хозяев, а также метеорологических условий перезимовки. Значение последнего фактора более ощутимо для дозревания телиоспор. Частое увлажнение субстрата с телиями и периодическая смена теплых и холодных (морозных) дней ускоряют этот процесс. Напротив, равномерно морозная, со значительным снежным покровом зима замедляет дозревание телиоспор. В последнем случае они весной дружно прорастают, и резко повышаются запасы инфекционных начал для заражения эциальных хозяев.

В условиях континентального климата Казахстана, где, за исключением крайне южных районов, зимы довольно суровые, перезимовка ржавчинных грибов в телиостадии – один из возможных путей весеннего возобновления ржавчины на злаках. Но часто бывает так, что телиоспоры хорошо перезимовывают, а промежуточный хозяин ржавчинника в тех местах не произрастает. В таких случаях роль телиостадии в онтогенезе грибов сводится к нулю. Однако необходимо учитывать, что на огромной территории Казахстана немало регионов, где основные и промежуточные хозяева многих ржавчинников растут в близком соседстве. Так, в предгорьях Таласского Алатау в низинах, между балками произрастают *Phalaroides arundinaceae* и *Allium longicauspis*, часто пораженные соответствующими стадиями *P. digraphidis*.

В поймах рек и озер Южного и Юго-Восточного Казахстана среди зарослей тростника почти всегда можно встретить виды щавеля (*Rumex acetosa*, *R. acetosella*, *R. confertus*) с эциями *P. phragmitis*, расположенными на нижней стороне листьев концентрическими кругами на оранжево-красных пятнах. В нижнем горном поясе Кыргызского Алатау и подгорной степи вокруг зарослей *Berberis heteropoda* можно обнаружить 5–8 видов злаков (*Elymus*, *Agropyron*, *Elytrigia*, *Poa*, *Phleum*), пораженных *P. graminis*. Таких примеров можно привести много.

Изложенное, а также факт аэрогенного распространения ржавчинных грибов позволяют утверждать, что отсутствие одного из хозяев не исключает возможность заражения другого диаспорой соответствующих стадий гриба, заносимой воздушным потоком из соседних районов, где произрастает отсутствующий хозяин.

Таблица 5. Прорастаемость телиоспор, взятых

Гриб	Хозяин	Место и год сбора	Декабрь	Январь	
<i>P. aeluropodis</i>	<i>Aeluropus littoralis</i>	Алм., 1984	7	21	
		Сем., 1991	ед.	6	
<i>P. agropyrina</i>	<i>Elytrigia repens</i>	Акт., 1985	0	1	
		Сем., 1991	0	ед.	
<i>P. coronata</i>	<i>Bromopsis inermis</i>	Сем., 1991	ед.	1	
		<i>Bromus japonicus</i>	Пав., 1990	«	-
		<i>Phleum pratense</i>	Пав., 1990	«	-
<i>P. dactylidina</i>	<i>Dactylis glomerata</i>	Пав., 1990	1	-	
<i>P. elymi</i>	<i>Leymus multicaulis</i>	К-Ор. 1983	0	22	
		<i>Leymus racemosus</i>	Акт., 1985	0	10
<i>P. graminis</i>	<i>Leymus angustus</i>	Т-К., 1980	ед.	6	
		<i>Leymus giganteus</i>	Сем., 1991	«.	1
		<i>Triticum aestivum</i>	Акт., 1985	0	15
<i>P. hordei</i>	<i>Hordeum bogdanii</i>	Т-К, 1980	ед.	ед.	
<i>P. isiacae</i>	<i>Phragmites australis</i>	К-Ор. 1983	0	12	
<i>P. lasiagrostis</i>	<i>Achnatherum splendens</i>	Пав., 1990	ед.	-	
<i>P. phragmitis</i>	<i>Phragmites australis</i>	ВКО, 1988	3	16	
<i>P. poarum</i>	<i>Poa pratensis</i>	Алм, 1984	2	0	
		Ур., 1986	0	ед.	
<i>P. pygmaea</i>	<i>Calamagrostis epigeios</i>	Пав., 1990	0	-	
		Сем., 1991	ед.	1	
<i>P. stipina</i>	<i>Stipa capillata</i>	ВКО, 1988	3	15	
<i>U. graminis</i>	<i>Melica nutans</i>	ВКО, 1988	ед.	8.	

Примечание. В таблице приняты следующие сокращения: Алм. - Алма-Атинская обл., Акт. - Актюбинская обл., ВКО - Восточно-Казахстанская обл., К-Ор. - Кызыл-Ординская обл.

со стерни и растительных остатков, %

Февраль	Март (декады)			Апрель (декады)			Май (декады)		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III
21	21	28	35	41	45	46	20	18	19
-	6	10	14	20	24	31	42	43	40
1	3	3	4	5	5	5	6	-	-
-	1	4	6	5	18	29	34	43	-
-	5	6	7	9	14	21	33	44	53
6	8	8	10	14	16	18	21	25	28
3	6	6	7	11	15	20	24	27	30
4	5	6	6	9	14	18	21	25	29
48	42	40	47	49	50	51	54	58	60
11	12	13	13	15	16	18	21	-	-
6	2	10	8	15	18	17	20	18	19
-	5	6	7	9	14	21	33	44	53
20	24	26	27	27	28	28	28	-	-
1	1	1	2	3	2	2	3	3	5
21	25	28	30	38	42	44	51	53	54
3	6	7	8	10	14	18	23	26	34
24	29	30	32	33	35	36	-	-	-
14	10	13	12	10	8	9	8	7	8
5	8	9	9	11	14	23	28	27	29
2	4	5	6	9	12	16	20	24	28
-	4	4	12	20	26	37	45	48	48
25	28	29	28	34	34	37	-	-	-
20	22	24	25	28	30	34	-	-	-

Пав. - Павлодарская обл., Сем. - Семипалатинская обл., Т.К. - Талды-Курганская обл.,
Ур. - Уральская обл.; ед. - единичные споры.

3.1.2. Перезимовка в урединиостадии

Перезимовка ржавчинников в урединиостадии, как уже упоминалось, возможна двумя путями: урединиоспорами и урединиомицелием. Сообщалось о реальности перезимовки урединиоспорами в условиях Дальнего Востока [153, 154], Восточной Сибири [144], Среднего Урала [143], северо-западной зоны России [139], северных областей Казахстана [180], Канады и северных штатов США [181, 182].

Возможность перезимовки возбудителя на послеуборочных остатках (соломах и стернях) привлекает внимание в связи с тем, что после уборки хлебов на растительных остатках и поверхности почвы остается большое количество урединиоспор ржавчины. Однако известно, что зрелые урединиоспоры способны к прорастанию без периода покоя. Большая часть их, оседая на поверхности почвы, где влажность достаточно высокая, прорастает и погибает, а непроросшие споры подвергаются лизису почвенными микроорганизмами. Некоторое количество урединиоспор сохраняется на стерне и в копнах соломы, в основном во влагалищах листьев и внутри колосковых чешуй, до следующей весны.

Для выяснения роли таких спор в перезимовке грибов нами были поставлены следующие опыты [183]. Яровая пшеница «Казахстанская 126», выращенная на опытном участке (в ГБС НАН РК), в фазе кущения искусственно была заражена желтой ржавчиной. На стадии молочно-восковой спелости зерна интенсивность развития болезни на пшенице составляла 80–85%. В фазе полной спелости часть посевов была скошена и связана в снопики по 25–30 растений в каждом, а остальная часть оставлена на корню. Такие же снопики делали и из житняка гребенчатого, выращенного и зараженного на опытном участке. Снопики оставляли в поле на поверхности почвы, на высоте 10, 20, 30 см над ней, привязывая к колышкам, а также отдельно под навесом. Начиная с августа, подекадно определяли жизнеспособность урединиоспор, взятых со стерни и с каждого снопика по отдельности (табл. 6). Критерием жизнеспособности урединиоспор служила прорастаемость их в дистиллированной воде, а также в слабых водных растворах (0,01–0,05%) биостимуляторов – бензамидазола и биотина. Зимой перед проращиванием урединиоспоры активизировали прогреванием в сушильном шкафу при 40°C в течение 0,5–1 ч. Вирулентность перезимовавших спор проверяли путем многократной инокуляции ими восприимчивых сортов пшеницы.

Таблица 6. Прорастаемость урединиоспор *Russinia striiformis*, взятых с растительных остатков, %

Условия перезимовки	Август			Сентябрь			Октябрь			Ноябрь			Декабрь		
	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
На поверхности почвы	36	27	15	6	1	ед.	0	0	0	0	0	0	0	0	0
Над поверхностью почвы, (см):	22	16	14	3	1	ед.									
10	37 22	30 18	21 16	7 3	2 1	1 ед.	1 ед.	ед.	ед.	ед.	ед.	ед.	ед.	ед.	ед.
20	36 23	37 17	30 16	14 4	2 1	1 ед.	1 ед.	ед.	ед.	ед.	ед.	ед.	ед.	ед.	ед.
30	38 21	36 18	30 17	13 5	3 1	2 ед.	1 ед.	ед.	ед.	ед.	ед.	ед.	ед.	ед.	ед.
Под навесом	37 22	35 21	31 15	15 4	10 3	2 2	3 2	2 2	2 2	ед.	ед.	ед.	ед.	ед.	ед.
На стерне	38 23	38 20	34 19	17 6	7 3	5 1	1 ед.	ед.	ед.	ед.	ед.	ед.	ед.	ед.	ед.

Примечание: В числителе - данные по пшенице, в знаменателе - по житняку, римскими цифрами обозначены декады месяцев; ед. - единичные споры

Как видно из данных табл. 6, урединиоспоры хорошо прорастали только до первой декады сентября. Затем их прорастаемость резко снижалась, и уже в третьей декаде сентября на растениях, оставленных на поверхности почвы, наблюдались лишь единичные урединиоспоры, способные к прорастанию. На растениях, оставленных на корню и в снопиках на различной высоте от поверхности почвы под открытым небом, единичные урединиоспоры сохраняют способность к прорастанию до III декады октября, а на растениях под навесом – до III декады ноября. По истечении этих сроков урединиоспоры независимо от условий хранения не прорастали. К весне они полностью теряли обычный яркий оранжево-желтый цвет, частично (под навесом) или полностью (на поверхности почвы) разрушались, места их скопления покрывались плесенью. Инокуляция такими спорами не вызывала инфекции у растений.

Нами также ежегодно проверялась жизнеспособность урединиоспор природных популяций ряда других видов ржавчинных грибов. Пораженные растения и споры были собраны во время маршрутных обследований территории Казахстана. Условия постановки опытов и проверка жизнеспособности спор оставались такими же, как в предыдущем опыте. Результаты приведены в табл. 7. Как видно, что у большинства видов ржавчинных грибов урединиоспоры сохраняли способность к прорастанию до середины и конца октября, а у некоторых (*P. agrostidis*, *P. graminis*, *P. hordei*, *P. lasiagrostis*, *P. persistens*) – до середины декабря. Урединиоспоры у остальных видов погибали еще до середины сентября.

После отмирания растения-хозяина прекращается продукция новых спор, а сформировавшиеся споры постепенно теряют жизнеспособность. Скорость этого процесса зависит от видовых особенностей ржавчинников и их хозяев, а также от метеоусловий региона. Так, урединиоспоры *P. lasiagrostis* на растительных остатках *Achnatherum splendens* сохраняли способность к прорастанию в образцах Актюбинской области (1985 г.) до середины декабря, Восточно-Казахстанской (1988 г.) и Семипалатинской (1989 г.) областей – до I декады октября, а Гурьевской и Мангышлакской областей (1987 г.) – до середины сентября. Урединиоспоры *P. coronifera* на разных злаках, но с одного района (Семипалатинская обл., 1989 г.) также показали различную продолжительность

Таблица 7. Прорастаемость урединоспор, взятых со стерни и растительных остатков (в %)

Вид грибов	Растение-хозяин	Место и год сбора	Сентябрь			Октябрь			Ноябрь			Декабрь		
			I	II	III	I	II	III	I	II	III	I	II	III
			ед.	ед.	ед.	ед.	ед.	ед.	ед.	ед.	ед.	ед.	ед.	ед.
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>Puccinia aeluropodis</i>	<i>Aeluropus linoralis</i>	Гур., 1987 Пав., 1990	ед.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>P. agropyri</i>	<i>Elytrigia repens</i>	Сем., 1989	1	ед.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>P. agrostidis</i>	<i>Agrostis tenuis</i>	Алм., 1984 Сем., 1989	-	-	12	10	11	6	3	4	4	2	ед.	0
<i>P. bromina</i>	<i>Bromus japonicus</i> <i>B. squarrosus</i>	Джам., 1981 Ур., 1986	-	-	5	4	1	ед.	0	0	0	0	0	0
<i>P. coronata</i>	<i>Bromopsis inermis</i>	Т-К., 1980 Пав., 1990	-	-	5	3	2	ед.	0	0	0	0	0	0
<i>P. coronifera</i>	<i>Phleum pratense</i> <i>Bromopsis inermis</i> <i>Bromus japonicus</i>	Сем., 1990 Сем., 1989	1	1	ед.	ед.	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>P. dactyloidina</i>	<i>Dactylis glomerata</i> <i>Leymus paboanus</i>	Сем., 1989 ВКО, 1991 Т-К., 1980	3	1	ед.	ед.	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>P. elymi</i>	<i>Leymus multicaulis</i> <i>Leymus racemosus</i>	Пав., 1990 К-Ор., 1983 ВКО., 1988 Акт., 1985 Сем., 1989	8	6	5	4	4	2	ед.	0	0	0	0	0
<i>P. graminis</i>	<i>Agropyron cristatum</i> <i>Festuca gigantea</i> <i>Leymus angustus</i> <i>Triticum aestivum</i>	Алм., 1984 Джам., 1981 Т-К, 1980 Акт., 1985	-	-	8	8	7	3	3	2	1	1	0	0
			-	-	4	5	5	4	4	ед.	3	1	0	0
			-	-	10	9	12	20	18	14	10	5	ед.	0
			16	14	8	7	6	7	7	6	5	3	0	0

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
<i>P. hordei</i>	<i>Hordeum bogdanii</i>	Т-К, 1980	10	9	10	8	9	7	6	4	ед.	0	0	0
	<i>H. bulbosum</i>	Ур., 1986	17	15	20	14	15	ед.	ед.	0	0	0	0	0
	<i>H. leporinum</i>	ВКО, 1988 Алм., 1984 Джам., 1981	10	8	8	8	1	ед.	ед.	0	0	0	0	0
<i>P. lasiagrostis</i>			-	-	6	5	5	4	2	3	3	ед.	0	0
			-	-	9	6	6	6	7	4	8	1	ед.	0
<i>P. persiciens</i>	<i>Achnatherum splendens</i>	Акт., 1985	23	13	12	9	7	5	4	4	2	1	ед.	0
		Г-М, 1987	ед.	ед.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		ВКО, 1988	3	ед.	ед.	ед.	ед.	0	0	0	0	0	0	0
<i>P. roae-sudeticae</i>	<i>Elytrigia repens</i>	Сем., 1989	6	3	3	ед.	0	0	0	0	0	0	0	0
	<i>Agropyron cristatum</i>	Алм., 1984	-	-	8	7	6	6	4	4	3	1	ед.	0
<i>P. roae</i>		Акт., 1985	10	10	8	6	6	5	5	3	3	1	ед.	0
		Ур., 1986	10	10	10	11	11	ед.	0	0	0	0	0	0
		Акт., 1985	1	1	ед.	ед.	ед.	ед.	ед.	0	0	0	0	0
<i>P. roae</i>		ВКО, 1988	ед.	ед.	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
		Сем., 1991	6	4	4	3	1	ед.	0	0	0	0	0	0
<i>P. roae</i>		Алм., 1984	-	-	2	2	1	ед.	ед.	ед.	0	0	0	0
		Пав., 1990	5	9	2	2	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>P. rugosa</i>	<i>Calamagrostis epigeios</i>	Алм., 1984	-	-	4	3	1	1	ед.	ед.	0	0	0	0
	<i>Secale cereale</i>	Сем., 1989	-	-	3	1	ед.	0	0	0	0	0	0	0
<i>Uromyces graminis</i>	<i>Melica nutans</i>	ВКО, 1988	16	11	10	9	3	2	ед.	ед.	0	0	0	0

Примечание. В таблице помимо сокращений, указанных в примечании к табл. 5, приняты: Джам. – Джамбулская обл, Г-М – Гурьевско-Мангышлакская обл.

жизнеспособности: на *Bromopsis inermis* – до I декады ноября, а на *Bromus japonicus* до начала сентября.

В отличие от урединиоспор на мертвых растительных остатках урединиоспоры в урединиях живых растений значительно дольше сохраняют жизнеспособность (табл. 8).

Таблица 8. Прорастаемость урединиоспор *Puccinia striiformis*, взятых с живых растений, % (ГБС НАН РК 1987–1988 гг.)

Растение-хозяин	Месяц							
	X	XI	XII	I	II	III	IV	V
<i>Aegilops cylindrica</i>	18	7	6	2	ед.	0	7	41
<i>Agropyron cristatum</i>	10	10	2	ед.	0	0	6	38
<i>Elytrigia repens</i>	6	5	2	ед.	0	0	5	19
<i>Triticum aestivum</i>	15	15	3	ед.	0	0	7	3

Осенние споры в живых урединиях остаются жизнеспособными до конца III декады января, а в отдельных случаях – до середины февраля. В дальнейшем и они погибают, но такая споровая масса сказывается благоприятно на перезимовке гриба, предохраняя его спороносный мицелий от вымокания и зимних морозов. Урединиоспоры, формирующиеся весной на этих растениях и отчасти во время зимних оттепелей, выталкивают старую споровую массу, расплываются и заражают отрастающие озимые культуры. Прорастаемость последних в апреле составляет 5–7%, а в мае повышается до 38%. Кроме того, перезимовавший урединиомицелий гриба весной образует новые урединии. Весной перезимовавшие старые листья с урединиями отмирают, появляются новые, внешне совершенно здоровые. Во II–III декадах апреля на кончиках таких листочков можно заметить первые урединии гриба. Последние довольно быстро распространяются к основанию листа и порождают. Осыпавшиеся из таких соросов споры вполне вирулентны для восприимчивых растений. В мае их прорастаемость достигает 20–40%. О возможности перезимовки ржавчинных грибов урединиомицелием сообщают и другие исследователи [16, 144, 145, 184–191].

3.1.3. Возможность семенной инфекции

Ряд исследователей [191–193] допускает возможность передачи инфекции ржавчины семенами растений-хозяев. Основаниями для такого утверждения послужили диффузное распространение мицелия некоторых ржавчинников (*P. striiformis*, *P. pygmaea*) в тканях хозяина, поражение колосковых и цветковых чешуй, а также зерен растений в фазе молочно-восковой спелости. В условиях Казахстана поражение указанных органов у *Triticum aestivum* (*Puccinia graminis*, *P. striiformis*), *Poa pratensis* (*P. graminis*), *Dactylis glomerata* (*P. striiformis*, *P. graminis*), *Bromopsis inermis* (*P. coronifera*), *Bromus japonicus* (*P. graminis*), *Elytrigia repens* (*P. graminis*), *Phragmites australis* (*P. isiacae*) наблюдается довольно часто. В связи с этим для выяснения роли семян в передаче ржавчинной болезни нами были поставлены специальные опыты. Семена, собранные с пораженных колосков упомянутых растений (кроме *Phragmites australis*), были посеяны на опытном участке, в теплице и на фитотроне. Затем, начиная с фазы всходов до полной спелости, за растениями велось тщательное наблюдение. Однако во все годы исследований на опытных растениях ржавчина не проявилась. На микротомных срезах (10–20 мкм) из различных органов и частей растений в разные фазы их развития мицелий гриба не был обнаружен. Аналогичные опыты с желтой ржавчиной пшеницы в полевых условиях, проведенные Н. А. Альмуратовым [194], тоже не дали положительных результатов.

Следовательно, можно считать установленным, что семена злаков не являются источником инфекции ржавчинных грибов. Урединиоспоры грибов, находящиеся на поверхности семян, также не представляют опасности, поскольку, попадая вместе с семенами в почву, погибают полностью.

3.2. Специализация грибов

Приуроченность видов облигатных паразитов к определенным группам растений есть результат их длительной сопряженной эволюции. Относительно ржавчинных грибов такую мысль выдвинул P. Dietel [195] еще в начале XX столетия. По мнению Д. Н. Бабаян

[8], приспособление ржавчинных грибов к определенным видам растений ^{было} еще в самом начальном периоде их совместного развития. То, что каждый вид паразитных грибов поражает только определенный круг (набор) видов растений, натуралисты знали еще до экспериментальных работ с ними. Позднее специальные исследования показали, что виды паразитных организмов состоят из более мелких внутривидовых единиц: специализированных форм, рас и биотипов, каждая из которых поражает соответственно только определенную часть (подвидов, разновидностей, сортов, линий) из общего круга растений-хозяев данного вида гриба.

Во взаимодействующих популяциях хозяина и паразита первый толчок к коэволюции, по мнению С. Person [196], дает хозяин, так как паразит эволюционирует в направлении достижения оптимальной патогенности. Поэтому процесс распада видов ржавчинных грибов на специализированные формы и освоение ими новых растений идут вслед за дивергенцией их прежних хозяев, т. е. паразит всегда находится в роли догоняющего, являясь, таким образом, по выражению А. Е. Чумакова [15], "вечным спутником" питающих растений.

Анализ круга питающих растений ржавчинных грибов может дать очень важные сведения о биологии, экологии, географии, филогении, систематике и таксономии ржавчинников. Количественный и качественный состав питающих растений показывает адаптивную особенность гриба к местным условиям. Чем шире специализация патогена, тем больше у него возможность для захвата разнообразных экологических ниш и расширения своего ареала, он более гетерогенен как вид, имея в своем составе больше внутривидовых биологических категорий (специализированных форм, рас и биотипов). Такие виды больше предрасположены к дивергенции. Специализированные биологические формы гриба, перенесенные воздушным потоком в более отдаленные местности и развивающиеся там изолированно от первичных очагов, могут положить начало появлению новых видов.

По мнению большинства патофизиологов, виды с широкой специализацией считаются филогенетически более древними, а виды с высоким уровнем специализации — эволюционно молодыми. Последние, как отмечает J. E. Parleviet [197], достигают большей степе-

ни эффективной эксплуатации растений-хозяев, но вместе с тем число доступных им видов растений сильно сокращается. Это, в свою очередь, сопряжено с ограничением распространения таких патогенов в фитоценозах. Тем не менее на сортовых посевах узкоспециализированные грибы могут развиваться до уровня сильных эпифитотий.

Выделяют ряд категорий специализации у грибов, ограниченных рамками семейства, рода, вида или сорта растений-хозяев, а также специализацию филогенетическую, онтогенетическую, органо- и гистотропную [198, 199].

В данном разделе описывается в основном трофическая специализация ржавчинных грибов в рамках семейства *Pucciniae*, представители которого являются для грибов основными растениями, т. е. уредино- и телиохозяевами. Органотропная и онтогенетическая специализации ржавчинных грибов приведены в разделе 2. 3, филогенетическая специализация, хотя и в общем плане – в главе 1, гистотропная специализация паразитов будет рассмотрена в главе 5 на примере отдельных экономически важных видов.

При изучении специализации фитопатогенных грибов используются два взаимодополняющих способа: 1) наблюдение за появлением и развитием возбудителя болезни в естественных растительных сообществах; 2) проведение экспериментальных работ по перекрестной инокуляции с различными эко- и биологическими типами возбудителя. Достоверность результатов зависит от ряда факторов: жизнеспособности инокулюма, разнообразия привлекаемых в опыты популяций патогена и предполагаемых растений-хозяев последнего, надежности изоляции опытов от посторонней инфекции и условий внешней среды в инфекционный и инкубационный периоды гриба.

В наших опытах использовалось более 100 видов злаков из 36 родов и 10 триб. Это наиболее распространенные в республике зерновые и ценные кормовые дикорастущие злаки. Зимой растения выращивались в теплице, на фитотроне, в сосудах и на стеллажах, а также на питательных растворах Кнопа, Прянишникова и др. , в различной их модификации в зависимости от вида злаков, фазы его развития и освещенности среды.

Инокуляция злаков на экспериментальном участке осуществлялась опыливанием растений урединиоспорами ржавчины в смеси с тальком (1:50) или опрыскиванием посевов водной суспензией спор. В лабораторных условиях использовался преимущественно метод инокуляции изолированных листьев в люминистатах [200, 201]. Для поддержания жизнедеятельности отрезанных листьев использовались 0,004% -ный водный раствор бензамидазола и камеры с освещением около 1500 лк и температурой 15–22 °С. Одни и те же опыты повторяли многократно, используя различные экотипы гриба в течение ряда лет (1973–1991 гг.). Степень поражения растений оценивалась по комбинированной шкале ВИЗР [202].

3.2.1. *Puccinia graminis* Pers. – Стеблевая ржавчина

P. graminis – возбудитель стеблевой ржавчины злаков, широко-специализированный паразит. Количественная характеристика злаков, поражаемых им, в некоторых странах СНГ выглядит следующим образом. В Армении она обнаружена на 25 видах из 10 родов [8], в Грузии – на 58 видах из 25 родов [203], в Литве – на 47 видах из 27 родов [11], в Таджикистане – на злаках (виды не указаны) из 16 родов [10], на Дальнем Востоке – на 20 видах из 12 родов [7].

Анализ пораженных злаков в этих регионах показывает, что они значительно различаются как по численности видов злаков, так и по их таксономическому составу. По данным Г. С. Неводовского [6], стеблевая ржавчина в Казахстане отмечена на 23 видах злаков из 14 родов. По нашим же данным [204–211], число растений-хозяев – 71 вид из 29 родов злаков. На территории бывшего СССР стеблевая ржавчина обнаружена на 90 видах злаков из 38 родов [5], а в более ранней сводке [3] – на 59 видах из 36 родов.

J. Eriksson и E. Henning [83] зарегистрировали у *P. graminis* 7 специализированных форм: *f. sp. tritici*, *f. sp. avenae*, *f. sp. secalis*, *f. sp. poae*, *f. sp. agrostidis*, *f. sp. hordei*, *f. sp. airae*. Впоследствии были выделены также *f. sp. calamagrostidis*, *f. sp. arrhenatheri*, *f. sp. aperae* [212, 213], *f. sp. phlei-pratensis* [214], *f. sp. dactylidis*, *f. sp. lolii*, *f. sp. festucae*, *f. sp. festucae-granatensis*, *f. sp. agropyri-repentis* [215]. Таким образом, в настоящее время известно около 20 специализированных форм патогена.

Изучению специализации стеблевой ржавчины злаков посвящено немало работ. Подавляющее большинство из них связано с формами, выделенными с зерновых культур (*f. sp. tritici*, *f. sp. avenae* и *f. sp. secalis*), встречающимися почти во всех зерносеющих районах. В естественных растительных сообществах паразитируют различные, преимущественно узкоспециализированные формы стеблевой ржавчины, приуроченные только к определенным видам дикорастущих злаков. Так, наряду со всеми тремя специализированными формами, поражающими зерновые культуры, или некоторыми из них на Северном Кавказе выявлены *f. sp. lolii*, *f. sp. dactylidis*, *f. sp. phlei-pratensis* и *f. sp. poae* [213], на Дальнем Востоке — *f. sp. phlei-pratensis*, *f. sp. poae* и *f. sp. calamagrostidis* [10, 216], в северо-западном регионе бывшего СССР — *f. sp. agropyri (secalis)* [8, 217, 218], в Армении — *f. sp. agrostidis*, *f. sp. poae*, *f. sp. airae*, *f. sp. phlei-pratensis*, *f. sp. lolii* [219].

Поражаемость растений-хозяев стеблевой ржавчиной в природе ежегодно подвержена большим колебаниям. В Казахстане это особенно ярко заметно в пустынной зоне. Среди пораженных злаков здесь доминируют виды родов *Psathyrostachys*, *Elytrigia*, *Bromus*. В нижнем горном поясе ежегодное изменение проявляемости стеблевой ржавчины выражено несколько слабее. Здесь чаще и сильнее поражаются виды родов *Poa*, *Hordeum*, *Elymus*, *Elytrigia*.

В связи с тем что на некоторых дикорастущих злаках стеблевая ржавчина проявляется не каждый год, работа по инокуляции злаков нами проводилась по мере сбора инокулюма. Результаты представлены в табл. 9. Здесь не приводятся злаки, с которых нам не удалось собрать достаточного количества инокулюма, а также виды, которые в опытах не проявили восприимчивость ни к одной из популяций стеблевой ржавчины.

По характеру специализации *P. graminis* на злаках в Казахстане можно разделить на несколько более или менее обособленных специализированных форм. Так, пшеничная форма (*f. sp. tritici*) паразитирует в основном на различных видах, разновидностях и сортах *Triticum aestivum*, а также на *Aegilops cylindrica* и *Agropyron cristatum*. Данная форма свободно переходит на ряд сортов *Hordeum vulgare*, слабо поражает *Elytrigia repens*, *Secale cereale*, *Hordeum leporinum*, *H. brevisubulatum*, *Bromus japonicus* и *Thaeniatherum*

Таблица 9. Специализация *Ruscinia graminis* Pers

Злак, с которого собран инокулюм	Инокулированное растение																		
	<i>Aegilops cylindrica</i>	<i>A. ovata</i>	<i>Agropyron cristatum</i>	<i>Elymus glaucissimus</i>	<i>E. abolinii</i>	<i>Elyturgia repens</i>	<i>Eremopyrum bonaepartis</i>	<i>E. orientalis</i>	<i>Secale cereale</i>	<i>S. sylvestre</i>	<i>Triticum aestivum</i>	<i>Hordeum bogdanii</i>	<i>H. leporinum</i>	<i>H. vulgare</i>	<i>H. brevisculum</i>	<i>Psaehyrostachys juncea</i>	<i>P. fragilis</i>	<i>Thaenatherum asperum</i>	<i>Bromus oxodon</i>
I	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>Aegilops cylindrica</i>	3	2	2	0	1	1			0	0	2		1	1					
<i>Agropyron cristatum</i>			3	0	1	1					2		1						1
<i>Elymus glaucissimus</i>			0	3	1	0	1				0	1*							1
<i>E. sibiricus</i>	1*	0	1*		0	0	1	1	0	0	0			0			1*	1	1*
<i>Elyturgia repens</i>		0	2			3	2		0	1*	1								
<i>Eremopyrum bonaepartis</i>					1	3													
<i>Secale cereale</i>		0	0		0	0		0	3	1*	1*		0	0	0				0
<i>S. sylvestre</i>	1*								3										
<i>Triticum aestivum</i>	3	2	2		1	1		1	0	3	3		1	2	1			1*	1*
<i>Hordeum bogdanii</i>				1*							3								1*
<i>H. leporinum</i>	1	0	0	0				1*	0	0	2	3	0	3	2	2		0	0
<i>H. vulgare</i>	1									2	2	0	3	1	1				
<i>Psaehyrostachys juncea</i>									1*	0			2		3				
<i>Thaenatherum crinitum</i>										1*	2								1
<i>Bromus oxodon</i>				1*	1					1	1*					1	1*	3	
<i>B. japonicus</i>					1														1*
<i>Anisantha tectorum</i>																			1
<i>Bromopsis inermis</i>										0									

<i>I</i>	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20
<i>Poa bulbosa</i>																			
<i>P. pratensis</i>																			1
<i>Puccinellia gigantea</i>				1*															
<i>Festuca sulcata</i>	0			0							0		0						
<i>F. orientalis</i>								1											
<i>F. pratensis</i>																	1*		
<i>Phleum pratense</i>											0							1*	
<i>Melica nutans</i>			0								0				1				
<i>M. altissima</i>			0					0											

Знак, из которого собран инокулюм	Инокулированное растение																		
	<i>Bromus japonicus</i>	<i>B. sgaratosus</i>	<i>Bromopsis inermis</i>	<i>Aizanthia lectum</i>	<i>Poa bulbosa</i>	<i>P. pratensis</i>	<i>Puccinellia gigantea</i>	<i>Festuca sulcata</i>	<i>F. orientalis</i>	<i>F. pratensis</i>	<i>Phleum pratense</i>	<i>Phleum phleoides</i>	<i>Melica nutans</i>	<i>M. altissima</i>	<i>Taraxacum officinale</i>				
<i>I</i>	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35				
<i>Aegilops cylindrica</i>		0			0						0	0	0						
<i>Agropyron cristatum</i>			1*																
<i>Elymus glaucissimus</i>			0																
<i>E. sibiricus</i>				0			1*	0	0	0									
<i>Elytrigia repens</i>	1						0				0								

✓	<i>Eriophorum bonaepartis</i>	0	0	0	0	0	1	1*				
	<i>Secale cereale</i>						1					
	<i>S. sylvestris</i>						0					1
✓	<i>Triticum aestivum</i>	1	0									
	<i>Hordeum bogdanii</i>			0	0	0			0			
	<i>H. leporinum</i>		0									
✓	<i>H. vulgare</i>											
	<i>Psathyrostachys juncea</i>	1	1*			0			0		1	
	<i>Thaenatherum crinitum</i>					1			1*			3
	<i>Bromus oxodan</i>					1			0		1*	
	<i>B. japonicus</i>	3				1						
	<i>Anisantha tectorum</i>			3								
	<i>Bromopsis inermis</i>		3	1*								
	<i>Poa bulbosa</i>	1*	1*		3							1*
	<i>P. pratensis</i>				3						1*	
	<i>Puccinellia gigantea</i>					3	1					
	<i>Festuca sulcata</i>			1		1	3					
	<i>F. orientalis</i>							3				
	<i>F. pratensis</i>									3		
	<i>Phleum pratense</i>										1	3
	<i>Melica nutans</i>										2	1*
	<i>M. altissima</i>		1								3	1*
												3

Примечание. Обозначения: 3 – сильное, 2 – среднее, 1 – слабое, 1* – очень слабое поражение;
0 – заражение не проявилось; в клетках, где отсутствуют знаки, инокуляция не проводилась.

crinitum. Очень слабо и в единичных случаях она инфицирует *Bromus oxyodon* и *Thaenatherum asperum*.

К волоснецовой форме (f. sp. *elymi*) относятся популяции, паразитирующие на *Elymus glaucissimus*, *E. abolinii*, *E. sibiricus*. Они могут в слабой степени заражать *Eremopyrum bonaepartis*, *E. orientale* и *Bromus oxyodon*. В единичных случаях данной формой гриба поражаются *Hordeum bogdanii*, *Puccinellia gigantea*, *Aegilops cylindrica* и *Agropyron cristatum*.

Пырейная форма стеблевой ржавчины (f. sp. *agropyri*), основными хозяевами которой являются *Elytrigia repens* и *Agropyron cristatum*, легко поражает *Eremopyrum bonaepartis*, несколько слабее – *Triticum aestivum*, *Hordeum leporinum*, *Psathyrostachys juncea*, *Bromus japonicus*, очень редко и незначительно – *Secale sylvestre*, *Bromus oxyodon* и *Bromopsis inermis*.

Ржаная форма (f. sp. *secalis*) патогена, паразитирующая главным образом на *Secale cereale*, иногда может вызвать инфекцию на *Festuca orientalis*, очень редко и слабо – на *Aegilops cylindrica*, *Triticum aestivum*, *Secale sylvestre* и *Festuca pratensis*. Вопреки мнениям многих урединологов, пырейная и ржаная формы стеблевой ржавчины по составу поражаемых ими видов растений сильно отличаются друг от друга.

Ячменная форма (f. sp. *hordei*) гриба приурочена преимущественно к *Hordeum vulgare*, *H. leporinum*, *H. brevisubulatum* и *Psathyrostachys juncea*. Она легко переходит на *Triticum aestivum*, но с трудом поражает *Aegilops cylindrica*, *Taenatherum asperum*, *Bromus japonicus* и *Melica nutans*, очень слабо – *Elymus glaucissimus*, *Eremopyrum orientale*, *Secale cereale*, *Bromus oxyodon* и *Bromopsis inermis*. Здесь наблюдается некоторое сходство данной формы гриба с пшеничной.

Основными хозяевами костровой формы (f. sp. *bromi*) являются *Bromus oxyodon*, *B. japonicus*. Она в слабой степени способна поражать *Elytrigia repens*, *Psathyrostachys fragilis*, *Poa pratensis* и *Triticum aestivum*, очень редко переходит на *Hordeum bogdanii*, *Taenatherum asperum*, *Elymus glaucissimus*.

Мятликовой формой стеблевой ржавчины (f. sp. *poae*) поражаются преимущественно *Poa pratensis* и *P. bulbosa*, в слабой степени – *B. oxyodon* и слабее – *Bromus squarrosus*, *Thaenatherum crinitum* и *Phleum pratense*.

Тимофеевковая форма (f. sp. *phlei*) стеблевой ржавчины паразитирует на *Phleum pratense* и *Ph. phleoides*. Она в слабой степени способна поражать *Thaenatherum asperum*, *T. crinitum* и *Festuca pratensis*.

Более обособленными от остальных форм и узкоспециализированными оказались популяции стеблевой ржавчины, выделенные с *Festuca valesiaca* subsp. *sulcata*, *F. pratensis*, *Bromopsis inermis*, *Puccinellia gigantea*, *Melica nutans* и *M. altissima*.

Необходимо отметить, что между некоторыми специализированными формами стеблевой ржавчины трудно уловить четкие границы. Чем больше экотипов патогена вовлекается в опыты, тем больше в этом можно убедиться. Ряд злаков проявляет восприимчивость одновременно к различным специализированным формам стеблевой ржавчины. Так, *Aegilops cylindrica* поражается пшеничной, ячменной и ржаной формами патогена, *Hordeum bogdanii* – волосяной и костровой формами, *Bromus japonicus* – пшеничной, пырейной и костровой формами, *Triticum aestivum* – пшеничной, пырейной, костровой и ячменной формами и т. д. Инокулюм, собранный с каждого злака в отдельности, часто проявляет широкий спектр вирулентности, что иногда затрудняет решить, к какой специализированной форме следует его отнести.

Такая картина более четко наблюдается при работе с популяциями гриба, собранными с упомянутых злаков в низкорослом поясе, в сообществе с другими злаками, также пораженными стеблевой ржавчиной. Другой результат получен в опытах с урединиоспорами, собранными с тех же злаков, но в пустынной и отчасти в пустынно-степной зонах. Последние почти всегда обладали узкой специализацией.

Обращает на себя внимание и такое явление. Ряд популяций стеблевой ржавчины может поражать злаки, неродственные с теми, с которых они выделены, тогда как близкородственные злаки нередко проявляют к ним устойчивость. Например, в опытах возбудитель, выделенный из *Hordeum leporinum*, не поражал *H. vulgare*, но был вирулентным к *Triticum aestivum*, *Aegilops cylindrica* и *Psathyrostachys juncea*. Более того, некоторые популяции стеблевой ржавчины, выделенные с одних сортов пшеницы, не поражали другие ее сорта, но свободно переходили на ячмень, эгилопс, жит-

няк и другие злаки. Эти факты свидетельствуют о том, что за устойчивость (или восприимчивость) растений к паразитным организмам ответственна не только общая структурная и физиологическая конституция растений, но и, скорее всего, отдельные ее компоненты. Следовательно, для оценки степени родства растений по их паразитам недостаточно характеристики их реакции на одну популяцию паразита, а необходимы данные, показывающие реакции растений на различные специализированные формы или даже виды фитопатогенов.

Избирательная восприимчивость злаков к отдельным специализированным формам стеблевой ржавчины влияет на формообразовательные процессы патогена. Если на злаках, восприимчивых одновременно к нескольким специализированным формам *P. graminis*, протекают процессы конвергентного характера, то на злаках, восприимчивых к определенным специализированным формам стеблевой ржавчины, происходит отбор только отдельных генотипов стеблевой ржавчины, что является определенной предпосылкой для дивергенции вида.

При совместном развитии на одном растении представителей различных по вирулентности генотипов патогена возможно слияние их вегетативных гиф с образованием двух- и многоядерных гетерокарионов [220, 221]. Последние отличаются от родительских форм помимо прочих признаков и по вирулентности. При последующем размножении некоторые из гетерокарионов остаются стабильными, а другие расщепляются на исходные расы [222].

Один из путей появления в природе разнообразных рас стеблевой ржавчины связан с парасексуальной рекомбинацией [223–225] и цитоплазматическим детерминированием [226] в гетерокарионах. Эти процессы наряду с половой гибридизацией и спонтанной мутацией являются действенным источником внутривидового разнообразия паразита, особенно в местах, где не произрастает барбарис – промежуточный хозяин возбудителя стеблевой ржавчины. В данном аспекте роль злаков, восприимчивых одновременно к различным специализированным формам гриба, очевидна. На таких злаках протекают процессы, поддерживающие, с одной стороны, целостность вида патогена, а с другой – порождающие появление потомства гриба с новыми свойствами вирулентности и экологической валентности.

Сравнительное изучение специализации фитопатогенных организмов дает и ряд теоретически интересных, а также практически важных сведений. Например, по характеру специализации паразита можно судить о степени родства видов растений [3], сходстве различных популяций по признаку вирулентности, источниках инфекции ржавчиной зерновых культур и кормовых злаков.

Одним из показателей, характеризующих сходство и различия популяций паразита по вирулентности, является видовой состав поражаемых ими растений-хозяев. Чем многочисленнее и разнообразнее состав общих питающих растений у сравниваемых популяций гриба, тем они ближе между собой по признаку вирулентности. Так, например, наиболее близкими между собой являются популяции, паразитирующие на *Aegilops cylindrica* и *Triticum aestivum*. Они кроме своих основных хозяев способны поражать еще 5 видов злаков (*Aegilops ovata*, *Agropyron cristatum*, *Elytrigia repens*, *Hordeum leporinum*, *H. vulgare*). Это говорит не только об однотипности вирулентности у сравниваемых популяций, но и родстве их основных хозяев – эгилопса и пшеницы.

Данные табл. 9 также показывают, что пырейная и костровая специализированные формы стеблевой ржавчины по характеру вирулентности более близки между собой, чем с остальными формами. У них 3 вида общих хозяев, хотя на них упомянутые формы гриба развиваются значительно слабее, чем на своих основных хозяевах. Остальные формы узкоспециализированы и не содержат общих хозяев или их число не превышает 1–2.

Одними из источников инфекции стеблевой ржавчины на зерновые культуры являются различные дикорастущие злаки, поражающиеся теми же специализированными формами патогена, что и хлебные злаки. На юге Казахстана резерваторами и передатчиками стеблевой ржавчины на зерновые культуры являются следующие злаки (табл. 9): на пшеницу – *Aegilops cylindrica*, *Agropyron cristatum*, *Hordeum vulgare*, *H. leporinum*, *Elytrigia repens* и *Bromus oxyodon* (потенциальные резерваторы – *Secale cereale* и *Thaenatherum crinitum*); на ячмень – *Aegilops cylindrica* и *Triticum aestivum*, на рожь – *Triticum aestivum*, *Festuca orientalis* и *Psathyrostachys juncea*.

В Казахстане в последние годы значительно увеличились посевные площади кормовых злаковых, в том числе житняка гребенчатого (*Agropyron cristatum*). Стеблевая ржавчина на это растение может переходить с *Aegilops cylindrica*, *Elytrigia repens*, *Triticum aestivum* и *Elymus sibiricus*.

Необходимо отметить, что возбудитель стеблевой ржавчины злаков в природе состоит из большого числа специализированных форм и рас. Причем для каждого природно-климатического региона характерен свой, исторически сложившийся генотип патогена. Гетерогенность *P. graminis*, поражающего зерновые культуры в районах, где из цикла развития гриба выпадает половой процесс, обуславливается (помимо спонтанной мутации) вегетативной гибридизацией разнообразных генотипов (специализированных форм и рас) патогена на злаках одновременно восприимчивых к ним. Селективный отбор этих вновь появившихся гетерогенных потомств происходит уже на видах злаков, восприимчивых только к отдельным генотипам гриба по характеру их вирулентности.

Следовательно, в Казахстане основными источниками инфекции стеблевой ржавчины на пшенице и других зерновых культурах являются дикорастущие злаки. Роль барбариса в данном аспекте отрицательна [227].

3.2.2. *P. striiformis* West. – Желтая ржавчина

Относительно специализации возбудителя желтой ржавчины злаков мнения у исследователей сильно расходятся. Одни относят его к широкоспециализированным паразитам, а другие, наоборот – к узкоспециализированным. Видимо, такое расхождение мнений связано в основном с изучением специализации гриба в разных природно-климатических условиях, где генофонд популяций патогена и видовой состав злаков значительно отличается, и полностью ее изученности в этих местах. Далее приводим краткий анализ этих данных. Желтая ржавчина на Дальнем Востоке поражает 14 видов злаков, относящихся к 6 родам [7, 228], на Северном Кавказе – 26 видов из 11 родов [230], в Грузии – 48 видов злаков [246], Армении – 12 видов из 5 родов [8, 219], в горных районах Средней Азии – 12 видов из 8 родов [9, 10, 178], в Алтайском крае – 5 видов из 5 родов [231], в Иссык-

Кульском районе Кыргызии – 23 вида из 12 родов [232]. Таксономический состав злаков, поражающихся желтой ржавчиной в этих регионах, значительно отличается друг от друга.

Наглядным примером значимости в таких сведениях полноты исследования грибов в регионах, являются следующие данные. В бывшем СССР, по В. Г. Траншелю [3], желтая ржавчина отмечена на 19 видах злаков из 10 родов, а по В. И. Ульяницеву [5] – на 48 видах из 10 родов злаков. Последняя работа опубликована спустя 40 лет после первой и, как следовало ожидать, была значительно пополнена новыми данными.

В конце прошлого столетия J. Eriksson [233] выявил у *P. striiformis* 5 специализированных форм: f. sp. *tritici* – на *Triticum vulgare*, f. sp. *hordei* – на *Hordeum vulgare*, f. sp. *elymi* – на *Elymus arenarius* (= *Leymus mollis*), f. sp. *agropyri* – на *Elytrigia* (= *Agropyron repens*), f. sp. *secalis* – на *Secale cereale*.

В настоящее время большинство микологов и фитопатологов выражают сомнение или вовсе отрицают существование специализированных форм у желтой ржавчины злаков. Например, Treboux [234], основываясь на результатах своих опытов с *P. striiformis*, выделенным из пырея ползучего и давшим при инокуляции положительные результаты на *Bromus mollis*, *Hordeum jubatum*, *H. vulgare* и *Triticum vulgare*, отметил, что паразит способен переходить с представителей одних родов злаков на виды других родов, что не позволяет ему определить, к какой специализированной форме следует его отнести. Аналогичный результат был получен К. Hassebrauk [235] в Германии. В его опытах при инокуляции различных злаков *P. striiformis* проявил способность поражать злаки, относящиеся к разным родам (*Elymus arenarius*, *Secale cereale*, *Agropyron repens*), что явно противоречит данным J. Eriksson [233]. A. Gassner и W. Straib [236–238] в Германии, M. Newton и L. Jonhson [239] в Канаде и J. Q. Manners [240] в Англии также отрицают наличие у данного гриба четко выраженных специализированных форм.

Другие исследователи [193, 194, 230, 231], касаясь специализации данного гриба, не обсуждают вопрос о специализированных формах патогена, а лишь приводят круг питающих растений гриба или его резерваторы для зерновых культур из числа дикорастущих

злаков. Г. С. Неводовский [6] в качестве питающих растений желтой ржавчины в Казахстане приводит 12 видов злаков, относящихся к 6 родам: *Aegilops cylindrica*, *Elytrigia repens*, *Agropyron intermedium*, *A. cristatum*, *A. pectiniforme*, *Hordeum* sp., *H. bulbosum*, *H. jubatum*, *H. vulgare*, *H. crinitum*, *Roegneria tianschanicum*, *Triticum aestivum*. При этом автор выражает сомнение относительно принадлежности патогена на *Hordeum* sp. и *H. crinitum* к желтой ржавчине. По его мнению, гриб на первом злаке по внешним признакам больше подходит к *Puccinia anomala*, а на втором — к *P. rubigo-vera*. Таким образом, если из данного списка исключить эти два вида, то, по сводке Г. С. Неводовского, круг растений-хозяев желтой ржавчины в Казахстане составит 10 видов злаков из 5 родов.

По данным Ю. Д. Зейналовой [193], на юго-востоке республики желтая ржавчина паразитирует на 8 видах злаков из 6 родов. Среди них новыми хозяевами патогена по сравнению с данными Г. С. Неводовского [6] являются *Anisantha tectorum*, *Poa pratensis* и *Agrostis alba*. Причем на последних двух видах, по мнению автора, паразитируют самостоятельные специализированные формы гриба, отличные от пшеничной.

Н. Н. Альмуратов [194], проводивший исследования, как и Ю. Д. Зейналова, в Нарынкольском районе, считает желтую ржавчину широкоспециализированным паразитом. В его опытах по перекрестному заражению она поражала 10 видов злаков. Среди них *Avena sativa*, *Secale cereale*, *S. sylvestre*, *Arrhenatherum elatius* и *Elymus* sp. (Пернерия омская), не указанные у Г. С. Неводовского и Ю. Д. Зейналовой [193].

В Казахстане желтая ржавчина нами выявлена на 27 видах злаков, из которых на 16 видах (из 7 родов) она наблюдается впервые для республики. На 11 видах злаков, на которых желтая ржавчина ранее отмечалась [6], нами она не была обнаружена. Таким образом, на сегодняшний день число видов растений-хозяев желтой ржавчины, зарегистрированных в республике, равняется 30 (из 16 родов). Подавляющее большинство из них относится к трибе *Triticeae* (22 вида из 9 родов), остальные — к *Avenae* (4 вида из 3 родов), *Poeae* (3 вида из 3 родов) и *Phleae* (1 вид).

Следует отметить, что в природных условиях желтая ржавчина проявляет обычно сравнительно узкую специализацию. Анализ спек-

ра вирулентности популяций желтой ржавчины, собранных с различных злаков, показывает, что возбудитель состоит из разнообразных специализированных форм (табл. 9). Установлено, что на большинстве видов злаков (18 видов), пораженных в природных условиях, паразитируют строго узкоспециализированные патотипы патогена. Эти злаки приведены в списке растений-хозяев желтой ржавчины (раздел 2. 3), но не указаны в табл. 10. Популяции желтой ржавчины, выделенные с этих растений, способны поражать только те виды злаков с которых они были собраны, и не способны переходить на другие виды, хотя последние почти не отличаются от остальных по морфопризнакам.

На четырех видах злаков — *Bromus danthoniae*, *Bromopsis inermis*, *Elymus abolinii* и *Thaenatherum crinitum* — паразитируют узкоспециализированные формы паразита. Они способны поражать кроме своих основных хозяев еще 1–2 вида растений. При этом как в природных условиях, так и в опытах степень развития болезни всегда слабая или очень слабая.

Следует подчеркнуть, что отдельные строго узкоспециализированные формы в природе встречаются довольно редко. Вероятно, они возникают спонтанно, в результате мутаций, соматической гибридизации и парасексуального процесса. Подавляющее большинство таких патовариантов элиминируется, и только небольшая их часть сохраняется и служит источником последующего размножения и распространения гриба.

На остальных 8 видах злаков, поражающихся желтой ржавчиной в природных условиях, паразитируют патоварианты с более широким спектром вирулентности. Так, в опытах 8–9 видов злаков поражали урединиоспоры гриба, собранные с *Aegilops cylindrica* и *Triticum aestivum*, 5–7 — *Agropyron cristatum*, *Hordeum leporinum* и *Elytrigia repens*, 3–4 — с *Aegilops ovata*, *Elymus abolinii*, *Hordeum vulgare* и *Psathyrostachys juncea*, 2 — с *Bromopsis inermis*, *Bromus danthoniae* и *Thaenatherum crinitum*.

Таким образом, результаты многолетних наблюдений и экспериментальных работ показывают, что в республике встречается ряд обособленных патогрупп возбудителя. Некоторые из них вполне могут быть названы специализированными формами. Среди них особо следует выделить пшеничную форму (f. sp. *tritici*) патогена.

Таблица 10. Специализация *Puccinia striiformis* West

Злак, с которого собран инокулюм	Инокулированное растение												
	<i>Aegilops cylindrica</i>	<i>Aegilops ovata</i>	<i>Agropyron cristatum</i>	<i>Bromopsis inermis</i>	<i>Bromus danthoniae</i>	<i>Bromus japonicus</i>	<i>Elytrigia repens</i>	<i>Elymus abolinii</i>	<i>Hordeum leporinum</i>	<i>Hordeum vulgare</i>	<i>Psathyrostachys juncea</i>	<i>Thaenatherum crinitum</i>	<i>Triticum aestivum</i>
<i>Aegilops cylindrica</i>	3	2	2	-	-	-	1	-	1	1*	2	1	2
<i>Aegilops ovata</i>		3									1		1
<i>Agropyron cristatum</i>	2	1	3				1*	-	-	-	-		2
<i>Bromopsis inermis</i>				1									1*
<i>Bromus danthoniae</i>					1								
<i>Elymus abolinii</i>	-	-	-	-	-	-	1*	2	-	-	-	-	1*
<i>Elytrigia repens</i>	1	-	1*	-	-	-	2	1*	1	1*	-	-	1
<i>Hordeum leporinum</i>	1	-	-	-	1*	-	-	-	2	1*	1	-	1
<i>Hordeum vulgare</i>	1	-	-	-	-	-	-	-	1	2	1	-	-
<i>Psathyrostachys juncea</i>	2	-	-	-	-	-	-	-	1	1	2	-	-
<i>Thaenatherum crinitum</i>	1*												
<i>Triticum aestivum</i>	3	2	3	-	-	1*	1	1*	1*	-	-	2	3

Примечание. Обозначения: 1* – очень слабое, 1 – слабое, 2 – среднее, 3 – сильное поражение; (-) – инфекция не проявилась.

Она широко распространена на юго-востоке республики и в отдельные годы причиняет значительный ущерб урожаю пшеницы. Данная форма легко переходит на *Aegilops ovata*, *A. cylindrica* и *Agropyron cristatum*. Сильное поражение названных дикорастущих злаков в природных условиях часто можно увидеть вблизи посевов пшеницы. С этих злаков желтая ржавчина легко переходит на пшеницу.

Среди отдельных популяций *Puccinia striiformis* f. sp. *tritici* встречаются патоварианты, способные поражать, хотя бы в слабой или в очень слабой степени, еще несколько видов злаков, широко распространенных в основных ареалах желтой ржавчины — *Hordeum leporinum*, *Elytrigia repens*, *Bromus japonicus* и *Elymus abolinii*. Несколько необычным выглядит слабое поражение желтой ржавчиной *Elytrigia repens* (табл. 10). Дело в том, что этот космополит — один из злостных сорняков пшеницы — играет важную роль как резерватор многих других болезней данной культуры. Это связано с тем, что он является одним из наиболее близкородственных к пшенице злаков. Кроме *Elytrigia repens* к числу дополнительных передатчиков патогена на пшеницу следует отнести и *Hordeum leporinum*.

Следующая по распространенности в Казахстане форма желтой ржавчины — ячменная (f. sp. *hordei*). Она поражает до средней степени *Hordeum leporinum* и несколько слабее *H. vulgare*. Патоварианты этой формы временами обнаруживаются на *Aegilops cylindrica* и *Psathyrostachys juncea*.

В Казахстане желтая ржавчина не представляет сколько-нибудь серьезной опасности для посевов ячменя. Однако следует иметь в виду, что три вида приведенных выше дикорастущих злаков могут служить резерваторами инфекций для культивируемого ячменя.

Несколько обособленное положение занимает костровая форма (f. sp. *bromi*). Она паразитирует на *Bromus danthoniae* и *Bromopsis inermis*, в очень слабой степени поражает *Hordeum leporinum* и *Triticum aestivum*. Популяции паразита, выделенные с *Elymus abolinii*, по специализации ближе остальных к пырейному варианту f. sp. *tritici*, а популяции с *Thaenatherum crinitum* — к эгилопсовому варианту той же формы.

Остальные узкоспециализированные патоварианты желтой ржавчины проявляются по годам нерегулярно, часто с большими

перерывами, например один раз в 5–10 лет. Среди них немало случайных элементов, исчезающих безвозвратно.

Источниками внутривидового разнообразия у желтой ржавчины, у которой утрачена половая стадия, являются мутационные процессы, а также рекомбинации генетического материала при соматической гибридизации. Как уже отмечалось, эти процессы могут происходить на растениях-хозяевах, восприимчивых одновременно к различным патовариантам гриба. Такими злаками для желтой ржавчины являются *Aegilops cylindrica*, *Hordeum leporinum*, *H. vulgare*, *Triticum aestivum*, *Agropyron cristatum*, *Elytrigia repens* и *Psathyrostachys juncea*.

Напротив, каждый из подавляющего большинства растений-хозяев желтой ржавчины – *Agropyron desertorum*, *Bromopsis inermis*, *Bromus danthoniae*, *Thaeniattherum crinitum*, а также злаков, не приведенных в табл. 10, но указанных как хозяева желтой ржавчины (раздел 2. 3), восприимчивы только к одной из специализированных форм гриба или некоторым ее патовариантам. На этих растениях происходит отбор (расчленение) патовариантов, что в целом увеличивает гетерогенность вида. Яркий пример тому – специализированная форма желтой ржавчины, паразитирующая на *Dactylis glomerata*. Во всех наших опытах по перекрестному заражению злаков она неизменно проявляла строго узкую специализацию.

3.2.3. *P. persistens* Plowr. – Буряя листовая ржавчина

Таксономическая сущность бурой листовой ржавчины злаков⁽¹⁴⁾ еще остается нерешенной проблемой. Большинство микологов, основываясь на морфопризнаках, считает ее сборным видом, объединяющим ржавчинники различных злаков, близкие по габитусу к бурой листовой ржавчине пшеницы (*P. triticina*).

Нами к данному виду (характеристику вида см. в разделе 2. 3) отнесены популяции ржавчины, обнаруженные в Казахстане на 6 видах злаков: *Aegilops cylindrica*, *Agropyron cristatum*, *Elytrigia repens*, *E. geniculata*, *Lolium perenne*, *Triticum aestivum*. В естественных условиях для экспериментальных работ удалось собрать достаточно инокулюма с первых трех видов и пшеницы.

Результаты инокуляции приведены в табл. 11.

Как видно из данных табл. 11, бурая листовая ржавчина поражает небольшое число видов злаков. Все образцы, использованные в опытах, в той или иной степени способны вызвать заражение пшеницы. Обращает на себя внимание и то, что характер специализации у испытанных популяций почти однотипный. Разница заключается лишь в числе видов поражаемых ими злаков.

Очень близкие результаты были получены при работе с популяциями гриба, выделенными с *Agropyron repens* и *Triticum aestivum*. Следовательно, пырей ползучий, так же как эгилопс и житняк, является резерватом и источником инфекции бурой листовой ржавчины на посевах пшеницы.

Таблица 11. Специализация *Puccinia persistens* Plowr.

Злак, с которого собран инокулом	Инокулированное растение								
	<i>Aegilops cylindrica</i>	<i>Agropyron cristatum</i>	<i>Elytrigia repens</i>	<i>Eremopyrum orientale</i>	<i>Hordeum leporinum</i>	<i>Hordeum vulgare</i>	<i>Lolium perenne</i>	<i>Secale cereale</i>	<i>Triticum aestivum</i>
<i>Aegilops cylindrica</i>	3	1	-	1	1	-	-	-	2
<i>Agropyron cristatum</i>	1	2	1	-	-	-	-	-	1
<i>Elytrigia repens</i>	1	1	2	-	-	1	1	1	1
<i>Triticum aestivum</i>	2	1	1	1	-	1	1	1	3

Примечание. Обозначения степени поражения такие же, как и в табл. 9.

Следует отметить, что представленные в табл. 11 материалы не позволяют расчленить *P. persistens* на специализированные формы. Для этого необходимо проведение дальнейшего углубленного исследования природных популяций данного вида. Многие листовые ржавчины злаков, близкие по морфопризнакам к бурой листовой ржавчине пшеницы, нельзя относить к *P. persistens*, так как они характеризуются совершенно иными типами специализации, хотя, возможно, имеют общего предка. Адаптивная радиация у них, вероятно, определялась дивергенцией растений-хозяев в не столь отдаленное геологическое время. В дальнейшем они эволюциониро-

вали в сходных экологических условиях, на близких по генотипу растениях и прошли через чередующиеся этапы кладогенеза и симгенеза. Иррадиация ржавчинников также связана с изоляцией друг от друга дочерних популяций вследствие выпадения половых стадий из цикла развития.

3.2.4. Другие широкоспециализированные виды

В табл. 12 представлены сводные результаты изучения специализации 10 видов ржавчинников. Среди них *Puccinia recondita*, *P. hordei* и *P. coronifera* являются паразитами зерновых культур. Первый из них в отдельные годы причиняет ощутимый ущерб урожаю ржи в северных и северо-западных областях Казахстана. Гриб может поражать в слабой степени *Thaenatherum crinitum*, в очень слабой степени *Aegilops cylindrica*, *Elytrigia repens* и *Secale sylvestre*.

Напротив, *P. hordei* распространена в южных областях, преимущественно на орошаемых землях. Однако и здесь его развитие на ячмене не достигает уровня экономического порога вредоносности. Возбудитель проявляет относительно широкую специализацию: кроме ячменя он поражает в средней степени *Anisantha tectorum*, *Psathyrostachys juncea*, *Thaenatherum asperum* и очень слабо *Elytrigia repens* и *Eremopyrum bonaepartis*.

В отличие от остальных видов ржавчинных грибов, поражающих зерновые культуры, корончатую ржавчину – *P. coronifera* на *Avena sativa* в Казахстане никто, кроме Г. С. Неводовского [6], не зарегистрировал. Встречающиеся на дикорастущих злаках виды корончатых ржавчин не переходят на овес. В число поражаемых *P. coronifera* растений входят *Bromopsis inermis*, *Festuca orientalis*, *F. pratensis* и *Calamagrostis epigeios*, а также иногда *Elytrigia repens* и *Elymus abolinii*.

Остальные виды ржавчинных грибов являются паразитами сугубо дикорастущих злаков и не представляют опасности для зерновых культур. Среди последних лишь три вида – *P. aegilopis*, *P. agropyrina* и *P. hordei* – могут в очень слабой степени и в крайне редких случаях заражать зерновые культуры: первые два – пшеницу, а третий – ячмень.

Таблица 12. Специализация различных видов ржавчинных грибов

Вид ржавчинных грибов	Инокулированное растение																												
	<i>Aegilops cylindrica</i>	<i>Achnatherum splendens</i>	<i>Alopecurus pratensis</i>	<i>Aristida lectum</i>	<i>Bromopsis inermis</i>	<i>Bromus danthoniae</i>	<i>Bromus oxydon</i>	<i>Bromus squarrosus</i>	<i>Calamagrostis epigeios</i>	<i>Elymus abutili</i>	<i>Elymus dahuicus</i>	<i>Elytigia repens</i>	<i>Bremor. bonapartii</i>	<i>Festuca alata</i>	<i>Festuca orientalis</i>	<i>Festuca pratensis</i>	<i>Hordeum vulgare</i>	<i>Hordeum leporinum</i>	<i>Leymus multicaulis</i>	<i>Melica jacequemonii</i>	<i>Melica transilvanica</i>	<i>Phleum pratense</i>	<i>Poa bulbosa</i>	<i>Psaltyrostachys juncea</i>	<i>Secale cereale</i>	<i>Secale sylvestre</i>	<i>Thaen. asperum</i>	<i>Thaen. crinitum</i>	<i>Triticum aestivum</i>
<i>Puccinia aegilopis</i>	3	-	-	-	-	-	1*	-	-	-	1*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Puccinia bromopis</i>	1	1*	-	-	-	-	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1*	-	-	-	-	1*	-	-	-	-	-	-	-
<i>agropyrina</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Puccinia bromina</i>	-	-	2	2	3	3	2	-	-	-	-	1*	1*	-	-	1*	-	-	-	-	-	-	1	-	-	1	-	-	-
<i>Puccinia coronifera</i>	-	-	-	1	-	-	-	1	1	1*	-	-	-	2	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Puccinia elymicola</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	1	-	-	-	-	-	-	-	1*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Puccinia festucae</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	3	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
<i>Puccinia hordei</i>	1*	-	1	1	1	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	-	-	-	-	-	1	1	-	1*	-	1*	-
<i>Puccinia recondita</i>	1*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1*	-	-	1*	-	-	-	-	-	-	-	-	3	1*	-	1	-	-
<i>Uromyces alopecuri</i>	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1*	-	-	-	-	-	-	1*	-	-	-	-	-
<i>Uromyces graminis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	2	-	-	-	-	-	-	-	-

Примечание. 1* — очень слабое, 1 — слабое, 2 — среднее, 3 — сильное поражение; (-) — инфекция не проявилась.

В естественных растительных сообществах *P. aegilops* может переходить в слабой степени на *Psathyrostachys juncea* и *Secale sylvestre* и в очень слабой степени на *Bromus oxyodon*, *Elytrigia repens* и *Thaeniatherum asperum*. Вероятно, за счет этих злаков удлиняется срок развития и сохранения гриба в регионе, так как основной его хозяин – *Aegilops cylindrica* – однолетнее растение с коротким вегетационным периодом.

В круг растений-хозяев *Puccinia agropyrina* входят кроме видов пырея и житняка *Aegilops cylindrica* и в редких случаях – *Hordeum vulgare*, *Psathyrostachys juncea*, *Phleum pratense* и *Achnatherum splendens*. На основном хозяине данного гриба – *Elytrigia repens* – могут паразитировать и другие виды ржавчинных грибов, в том числе виды *P. graminis*, *P. persistens*, *P. striiformis* и др., поражающие зерновые культуры. Поэтому при работе с ржавчинниками, выделенными с *E. repens*, необходимо правильно установить вид у грибов, что очень важно для решения вопросов не только теоретического, но и особенно, прикладного характера. Это возможно только при комплексном морфофизиологическом исследовании патогена.

Puccinia bromina паразитирует в основном на видах трех близких родов злаков – *Bromus*, *Bromopsis* и *Anisantha*. Он способен также заражать в слабой степени *Psathyrostachys juncea* и *Thaeniatherum asperum*, в очень слабой степени *Eremopyrum bonaepartis*, *Elytrigia repens* и *Hordeum leporinum*. *P. bromina*, так же как и *P. agropyrina*, не переходит на культурные злаки, хотя виды костра и пырея относятся к числу основных сорняков зерновых культур.

Puccinia elymicola поражает в Казахстане представителей родов *Elymus* и *Leymus*. В наших опытах он не был способен поражать другие злаки, как из числа культурных, так и дикорастущих. Другой вид – *Puccinia elymi*, тоже паразитирующий на *Elymus* sp., специализирован еще более узко. Он отличается от первого вида наличием в телиях, помимо 2-клеточных спор, также 3-4-клеточных.

В табл. 12 также показана специализация двух видов ржавчинников из рода *Uromyces*. Первый из них – *U. alopecuri* – кроме своего основного хозяина (*Alopecurus pratensis*) способен поражать, хотя

и в очень слабой степени, *Hordeum vulgare* и *Psathyrostachys juncea*. Второй — *U. graminis* — обладает несколько более широкой специализацией. Основными хозяевами его являются виды перловника — *Melica transilvanica* и *M. jacquemontii*, но гриб может переходить в слабой степени и на *Elymus abolinii* и *Calamagrostis epigeios*.

При определении состава растений-хозяев ржавчинников не следует пренебрегать видами злаков, проявляющих в опытах слабую и очень слабую восприимчивость. Дело в том, что спорообразцы, используемые для инокуляционных работ, составляют незначительную часть огромного природного внутривидового разнообразия их и поэтому не могут в полной мере раскрыть возможности вида. В связи с этим оценка широты и характера специализации ржавчинных грибов должна быть основана на результатах многолетних экспериментальных работ, в которых используются различные экотипы как паразита, так и его предполагаемого растения-хозяина.

Изучение специализации ржавчинных грибов в природе показывает, что они представлены часто в виде комплексных систем, содержащих внутривидовые категории. Дифференциация их на отдельные трофические группы происходит на растениях с различными генами устойчивости. Отбор и длительное изолированное развитие отдельных патовариантов на таких растениях могут привести к возникновению новых видов. Половая (на промежуточных хозяевах) и вегетативная (на основных хозяевах) гибридизации различных специализированных форм гриба также может дать потомство с новыми свойствами.

Биогеоценозы — громадная природная лаборатория, в которой протекают процессы, связанные с огромным разнообразием комбинаций растений-хозяев, их паразитов и экологических условий. Экспериментально удастся воспроизвести лишь незначительную их часть. Тем не менее только результаты таких экспериментов и длительных наблюдений в природных условиях позволяют определить особенности и направления микро- и мезоэволюционных процессов у экономически важных видов. На данных таких исследований должно основываться составление длительных и краткосрочных прогнозов развития ржавчины зерновых культур и определение структуры севооборотов в хозяйствах.

4. ЭКОЛОГИЯ РЖАВЧИННЫХ ГРИБОВ

Ржавчинные грибы, как и все живые организмы, постоянно находятся под воздействием разнообразных биотических и абиотических факторов. Среди биотических факторов, влияющих на развитие ржавчинников, наиболее важными являются растения-хозяева. Развитие и распространение в природе ржавчинных грибов, трофически полностью связанных со своими растениями-хозяевами, зависят в первую очередь от ареалов питающих растений. Последние относительно постоянны в течение более или менее длительного времени, определяемого десятками или сотнями лет, но изменчивы на территориях, подверженных в той или иной степени антропогенному воздействию (вспашка, выпас скота, обводнение, сенокосение, коренное улучшение), особенно в агроценозах (севообороты, смена сортов). Распространение патогенов зависит также от наличия и состояния инфекционных начал на местах и возможности заноса их диаспор извне.

На развитие ржавчинных грибов в определенной степени воздействуют и другие микроорганизмы, находящиеся на филлоплане растений. Выделения этих организмов в инфекционную каплю различных биологически активных веществ могут стимулировать или ингибировать прорастаемость спор ржавчинных грибов, влиять на ориентацию и дифференциацию ростковых трубок и внедрение их в ткани растений-хозяев.

Серьезным фактором, ограничивающим развитие ржавчинных грибов, является поражение их микофильными грибами, бактериями и вирусами. Они поселяются как в эциях, так и в урединиях и телиях.

Нередко отмечается существенное угнетение развития одних видов ржавчинных грибов при поражении растения-хозяина други-

ми видами ржавчины. Сходная картина наблюдается и при инокуляции растений авирулентными расами той же ржавчины. В этих случаях развитие возбудителя ограничивается в результате прямой антагонистической активности конкурирующих видов и авирулентных рас патогена и, кроме того, фитоалексины и реакция сверхчувствительности растения-хозяина, активизирующиеся в ответ на воздействие конкурирующих агентов, отрицательно влияют на развитие патогена или даже приостанавливают его.

Общее состояние растений-хозяев, связанное с условиями произрастания (обеспеченность питанием и влагой, экспозиция склонов), фаза развития также существенно влияют на развитие ржавчинных грибов. Как облигатные паразиты они сильнее поражают более мощные растения, причем в восходящей фазе их онтогенеза. Избыточные полив и азотная подкормка зерновых культур, коренное улучшение пастбищ и сенокосов, способствующие формированию пышной и сочной вегетативной массы и удлиняющие продолжительность вегетационного периода растений, тоже благоприятствуют развитию ржавчинных грибов.

Среди абиотических факторов, воздействующих на развитие ржавчины, особо стоит остановиться на климатических факторах. Температура, влажность и солнечный свет относятся к категории лимитирующих факторов и составляют основу микроклимата окружающей среды паразито-хозяинного комплекса. Внешняя среда влияет на злак, изменяя его восприимчивость и болезневыносливость в ту или иную сторону, и на ржавчинные грибы, изменяя их вирулентность и распространение в природе. Изменение одного из этих факторов влечет за собой адекватную реакцию как гриба, так и его растения-хозяина. Для формирования и нормального функционирования каждой из стадий патогена требуются определенные параметры факторов внешней среды.

4.1. Роль влажности

В процессе развития ржавчины одним из наиболее ответственных периодов является начало инфекции – время прорастания урединиоспор и образования инфекционных структур. В данном периоде онтогенеза возбудитель непосредственно зависит от условий

внешней среды. Заражение растений ржавчиной возможно только при наличии капельно-жидкой влаги на их поверхности, хотя урединиоспоры прорастают при относительной влажности 98–100% [241].

В табл. 13 показаны результаты наших опытов по изучению влияния степени увлажненности среды на прорастаемость урединиоспор желтой ржавчины и рост их ростковых трубок. Как видно из данных табл. 13, урединиоспоры хорошо прорастают только в воде, причем в погруженном состоянии; лишь единичные из них способны к прорастанию при 100%-ной относительной влажности воздуха окружающей среды. В последнем случае потребуется не менее 24 ч для того, чтобы ростковые трубки достигли ближайших устьиц и формировали там аспрессории.

Таблица 13. Прорастаемость урединиоспор *Puccinia striiformis* и длина их ростковых трубок в зависимости от степени увлажненности среды

Относительная влажность воздуха, %	Время, ч							
	2	4	6	8	10	12	24	48
95	0	0	0	0	0	0	0	0
97	0	0	0	0	0	0	0	0
100	0	0	0	<u>0,3</u> 18	<u>0,7</u> 23	<u>0,8</u> 30	<u>1,2</u> 43	<u>4,3</u> 61
Вода	<u>15</u> 24	<u>28</u> 41	<u>65</u> 69	<u>71</u> 93	<u>73</u> 116	<u>74</u> 120	<u>78</u> 148	<u>84</u> 209

Примечания: – 1. В числителе – процент проросших спор, в знаменателе – длина ростковых трубок, мкм. – 2. Температура проращивания во всех вариантах 16°C – оптимальная для данного вида, чтобы ростковые трубки достигли ближайших устьиц и формировали там аспрессории за время не менее 24 ч.

Сходная картина наблюдается при проращивании урединиоспор *P. graminis*. Так, при 21°C (оптимум для вида в данной стадии) в каплях дождевой воды прорастало около 80% спор за 4 ч и 87% за 6 ч. Длина ростковых трубок при этом равнялась соответ-

ственно 107 и 135 мкм. Во влажной камере, где выдерживалась 100%-ная влажность воздуха, за 4 ч проросших спор не наблюдалось, а за 6 ч отмечалось 3–5% спор с ростковыми трубками длиной 7–10 мкм.

По-видимому, для возбудителей ржавчины безразличны пути образования капельно-жидкой воды на поверхности растений: из дождя, тумана, конденсационной или гутационной воды, так же как и продолжительность ее сохранения на филлоплане. Интенсивный дождь смывает инфекционное начало с поверхности растений. Более благоприятна конденсационная вода (роса) или слабый моросящий дождь.

Продолжительность увлажнения растений является решающим фактором для заражения ржавчиной. По нашим наблюдениям, при прочих благоприятных условиях начало прорастания свежесобранных урединиоспор у большинства видов ржавчинных грибов отмечается через 30–40 мин с момента помещения их в каплю воды. Однако для формирования ростковой трубки, аппрессория и проникновения инфекционного выроста в ткани растений потребуется еще не менее 4–5 ч.

Продолжительность времени, необходимого для заражения растений, зависит от сложившейся комбинации продолжительности увлажнения и температуры среды. Любые условия, увеличивающие продолжительность сохранения росы на филлоплане, такие, как затенение или облачность, высокая относительная влажность воздуха (близость воды – рек, озер, орошение посевов), отсутствие ветра, большая вегетативная масса, скручивание листьев и т.д., усиливают заражение растений. Скорость прорастания урединиоспор и формирования инфекционных структур зависит также от продолжительности и условий хранения спор [242].

Предварительное обводнение спор (гидратация) в насыщенном влагой воздухе повышает их чувствительность к отрицательным физическим факторам среды, например фиолетовому, красному и длинным красным частям спектра света [243]. Однако подобная процедура сказывается положительно на прорастаемости урединиоспор, хранившихся длительное время в условиях вакуума. Наши многолетние наблюдения показывают, что предварительная 4–6-часовая гидратация ускоряет прорастаемость таких спор в 2–2,5 раза.

4.2. Температурный фактор

Рост и развитие ржавчинных грибов в сильной степени зависят от температуры окружающей среды. Н. А. Наумов [14] подчеркивал, что нет ни одного фактора внешней среды, который по степени своего значения мог бы сравниться с температурой. Данный фактор непосредственно влияет на патоген на протяжении всего онтогенеза, тогда как воздействие влажности и освещенности среды ограничивается лишь периодом инокуляции. После того как возбудитель внедряется в ткани растения-хозяина, его дальнейшее развитие зависит главным образом от паразитохозяинной совместимости и общего состояния растения, а не непосредственно от степени увлажнения и освещения филлоплана растения.

При наличии влаги скорость инфекционного процесса зависит преимущественно от температуры и в несколько в меньшей степени от освещенности среды.

Температуры прорастания урединиоспор и формирование инфекционных структур у различных видов ржавчинных грибов неодинаковы. Так, по данным Н. Tollenaar [244], минимальные и максимальные температуры прорастания урединиоспор у *P. striiformis* равняются 0 и 26 °С, *P. recondita* – 0 и 32 °С, *P. coronata* – 8 и 32 °С, *P. graminis* – 4 и 34 °С.

Видовая специфичность ржавчинных грибов по отношению к температуре более четко проявляется в их оптимальных значениях. Так, для прорастания урединиоспор и развития ростковых трубок оптимальными являются: для *P. graminis* 20–25 °С [245, 246], для *P. striiformis* – 10–15 °С [247] и для *P. persistens* – 18–20 °С [248]. При этом наблюдается довольно высокое сходство кардинальных температур прорастания урединиоспор различных географических изолятов. Для примера можно сравнить кардинальные температуры прорастания урединиоспор желтой ржавчины, зарегистрированные в Чили [244]– 0–1, 8–15 и 25 °С и на территории СНГ [16] (см. выше).

В табл. 14 показаны результаты, полученные нами при изучении влияния температуры на прорастание урединиоспор *P. striiformis* f. sp. *tritici* Нарынькольской популяции. Проросшими споры считались тогда, когда длина ростковых трубок превышала диаметр самой споры.

Таблица 14. Прорастаемость урединоспор *Puccinia striiformis* и длина их ростковых трубок в зависимости от температуры, мкм

Температура, °С	Время, ч							
	1	2	4	6	8	10	12	24
2	0	0	0	0	0	0	0	0
4	0	0	0	0	0	0	0	$\frac{1}{19}$
7	0	0	$\frac{3}{18}$	$\frac{8}{25}$	$\frac{9}{33}$	$\frac{15}{45}$	$\frac{20}{48}$	$\frac{36}{62}$
10	0	0	$\frac{7}{23}$	$\frac{37}{30}$	$\frac{39}{41}$	$\frac{42}{53}$	$\frac{57}{68}$	$\frac{65}{110}$
12	$\frac{1}{3}$	$\frac{8}{19}$	$\frac{20}{28}$	$\frac{46}{37}$	$\frac{61}{58}$	$\frac{67}{67}$	$\frac{68}{73}$	$\frac{73}{125}$
14	$\frac{1}{6}$	$\frac{13}{23}$	$\frac{29}{31}$	$\frac{65}{53}$	$\frac{71}{85}$	$\frac{73}{92}$	$\frac{74}{105}$	$\frac{78}{133}$
16	$\frac{2}{13}$	$\frac{15}{24}$	$\frac{26}{41}$	$\frac{59}{69}$	$\frac{62}{93}$	$\frac{66}{116}$	$\frac{67}{120}$	$\frac{72}{148}$
18	0	$\frac{1}{17}$	$\frac{5}{23}$	$\frac{10}{31}$	$\frac{18}{48}$	$\frac{26}{53}$	$\frac{37}{67}$	$\frac{43}{85}$
25	0	0	0	0	0	$\frac{1}{20}$	$\frac{3}{22}$	$\frac{5}{36}$
27	0	0	0	0	0	0	0	0

Примечание. В числителе — % проросших спор, в знаменателе — длина ростковых трубок.

Из данных табл. 14 следует, что начало прорастания урединоспор желтой ржавчины отмечается при 4 °С. При этом за 24 ч прорастают единичные споры (0,8%) с ростковыми трубками длиной около 20 мкм. При температуре среды, равной 7 °С, за 4 ч прорастало более 3% спор с формированием ростковых трубок длиной 18 мкм. За 6 ч количество проросших спор равнялось 8%, а длина их ростковых трубок — 25 мкм. Дальнейшее выдерживание спор в таких условиях, хотя медленно, но неизменно повышает рассматриваемые показатели.

Оптимальная температура прорастания урединиоспор *P. striiformis* лежит в пределах 14–16 °С. При этом за 2 ч длина проростков достигала такой величины, какая наблюдалась при 7–10 °С за 4 ч. В дальнейшем в течение 8 ч скорость роста ростковых трубок оставалась равномерной – около 10–11 мкм/ч. Максимальное число проросших спор наблюдалось в промежутке между 4 и 6 ч. В конце этого периода большинство проростков на филлоплане растений формировало аппрессории, а *in vitro* происходил дальнейший рост их в длину. По истечении 8–9 ч скорость роста проростков замедлялась, но за сутки средняя длина их достигала около 150 мкм. При этом на агаризованной среде в разных местах у проростков появлялись боковые выросты, что не наблюдалось так часто в дистиллированной воде. Прорастаемость свежесобранных зрелых спор достигала 90–95%. При температуре 18 °С прорастаемость урединиоспор *P. striiformis* заметно снижалась, при 25 °С прорастали только единичные споры, а при 27 °С и выше они не прорастали совсем.

Прорастаемость урединиоспор ржавчинных грибов зависит также от возраста пестулы и срока взятия из нее спор. Частичное подсушивание повышает энергию прорастания последних. Продолжительность сохранения жизнеспособности урединиоспор определяется условием их хранения. Повышенная температура сокращает этот период, а низкая, наоборот, удлиняет этот срок [249]. Так, в опытах Dennis [250] урединиоспоры желтой ржавчины пшеницы сохраняли жизнеспособность в течение 11 дней при 25 °С, 9 дней при 30 °С, 7 дней при 35 °С и 5 дней при 40 °С.

В наших опытах с нарынкольской популяцией *P. striiformis* хорошие результаты были получены при подсушивании свежесобранных спор в сушильном шкафу при 35–37 °С в течение 50–60 мин и хранении в вакууме (в запаянных ампулах) в холодильнике при 5 °С. В таких условиях значительная часть спор сохраняла жизнеспособность 1–1,5 года. При комнатной температуре за неделю они теряли вирулентность на 75–80%. Для активации прорастаемости спор, хранившихся по указанному выше способу, применяли следующие методы: содержимое ампулы высыпали тонким слоем на дно чашки Петри или часового стекла и прогревали в термостате при 35–38 °С в течение 35–40 мин, а затем их помещали во влажную камеру на

4–6 часов. Только после этого их проращивали в капле воды. Кстати, продолжительность сохранения жизнеспособности у урединиоспор *P. striiformis* значительно короче по сравнению с *P. graminis*, и *P. persistens*.

В табл. 15 показана прорастаемость урединиоспор ржавчинных грибов злаков, собранных на территории южных областей при различных температурных градиентах. Низкий процент прорастаемости спор у некоторых видов (*P. aegilopsis*, *P. striiformis*, *P. recondita*) даже при температуре, близкой к оптимальной, объясняется снижением жизнеспособности их в период хранения. Тем не менее даже эти цифры наглядно показывают отношение видов к данному фактору, хотя максимально приближенную к истине характеристику можно получить лишь при жизнеспособности спор, близкой к 100%.

Установлено, что минимальная температура прорастания урединиоспор у большинства изученных нами видов ржавчинников равняется 3–4 °С. При этом энергия прорастания спор у различных видов варьирует в очень широких пределах – от единичных проросших спор (*P. graminis* f. sp. *elymi* на *Leymus angustus*, *P. persistens*) до 90–92% (*P. agrostidis*, *P. phlei-pratensis*) в зависимости от продолжительности содержания во влажной камере. Температурный преферендум прорастания урединиоспор в зависимости от видов ржавчины колебался в опытах в пределах 13–22 °С. Выше и ниже этих значений температур прорастаемость спор замедлялась. Среди испытанных видов относительно эвритермными оказались *P. agrostidis* и *P. phlei-pratensis*, а стенотермными – *P. aegilopsis* и *P. striiformis*.

Для инфекционного процесса важен не только высокий процент прорастаемости, но и скорость роста их ростковых трубок, чтобы за короткий промежуток времени (росяной период) патоген смог внедриться в ткань растения-хозяина. По скорости роста ростковых трубок наибольший показатель имеет *P. graminis*, паразитирующий на *Leymus angustus*. Так, *in vitro* при оптимальной температуре за 4 ч длина его ростковых трубок превышала 200 мкм, за 8 ч она достигала 500 мкм, а за 24 ч – 1000 мкм. Этот показатель характеризует в какой-то степени конкурентную и адаптивную способность гриба в основных ареалах рассматриваемого паразито-

Таблица 15. Влияние различной температуры на прорастаемость урединоспор ржавчинных грибов, % и мкм

Вид ржавчинных грибов	5°C			10°C			15°C			20°C			25°C			30°C			
	8ч.		24ч.	8ч.		24ч.	8ч.		24ч.	8ч.		24ч.	8ч.		24ч.	8ч.		24ч.	
	4ч.	8ч.	24ч.	4ч.	8ч.	24ч.	4ч.	8ч.	24ч.	4ч.	8ч.	24ч.	4ч.	8ч.	24ч.	4ч.	8ч.	24ч.	
<i>P. aegilopsis</i>	0	0	0	ед.	6	20	ед.	23	97	200	3	14	39	2	8	25	0	0	0
	3	12	36	25	18	52	12	38	70	32	32	97	97	20	48	90	15	29	42
	34	128	177	43	185	256	71	214	271	91	91	271	314	77	185	272	46	86	123
<i>P. striformis</i>	0	ед.	2	8	10	10	15	33	37	22	22	26	33	0	0	0	0	0	0
	ед.	6	15	30	50	90	55	65	98	70	43	108	148	26	42	80	5	12	25
	48	83	179	106	189	498	114	425	855	208	208	482	955	272	488	1000	44	90	220
<i>P. graminis</i>	8	20	92	12	95	95	14	97	97	25	25	99	99	23	48	76	4	15	20
	34	74	171	54	178	214	57	197	242	60	60	217	279	30	57	185	14	29	46
<i>P. agrostidis</i>	18	80	90	20	90	97	25	198	198	29	29	99	99	18	75	95	13	42	58
	54	114	151	100	143	191	162	171	225	168	168	199	285	157	182	214	143	165	182
<i>P. phlei-pratensis</i>																			

Примечание. Здесь и в табл. 16 в числителе — процент проросших спор, в знаменателе — длина проростков, мкм.

хозяйинного комплекса – пустынно-степной зоне, где росяной период значительно укорочен по сравнению с предгорьем и нижнегорным поясом.

В различные периоды онтогенеза ржавчинные грибы по-разному реагируют на условия окружающей среды. Каждая из стадий у полноциклических видов приспособлена к погодным условиям определенного сезона года. Для иллюстрации изложенного можно сравнить температурные оптимумы развития различных стадий у возбудителя стеблевой ржавчины злаков в условиях предгорной степной зоны и нижнего горного пояса Заилийского Алатау.

Прорастание перезимовавших на стерне и растительных остатках телиоспор начинается тогда, когда устойчивый переход среднесуточных температур через 10–12 °С наблюдается в II–III декадах апреля, а днем температура воздуха поднимается до 18–20 °С и выше. Это совпадает с распусканием почек и появлением первых листьев на барбарисе. При таких же температурных условиях происходят прорастание базидиоспор и заражение данного кустарника *P. graminis*. Формирование эциев и осыпание зрелых эциоспор отмечается во второй декаде мая, т.е. спустя 15–20 дней с момента массового прорастания телиоспор в природе. Эциоспоры прорастают уже при более высоких температурах окружающей среды – 13–15 °С. Для сравнения отметим, что этот оптимум для прорастания телиоспор равняется 9–12 °С.

Первые урединии стеблевой ржавчины на дикорастущих злаках появляются в I и начале II декады июня, а массовое их развитие в предгорье происходит в конце июня и июле. Смена генерации урединиев протекает при температуре инфекционного периода 16–24 °С. При этом первая половина данного преферендума (16–21 °С) более благоприятна для прорастания урединиоспор и роста в длину их ростковых трубок, а вторая половина (22–25 °С) – для формирования апрессориев и инфекционных выростов, проникающих в ткани растения-хозяина. Необходимо отметить, что при температуре, близкой к нижней границе оптимума, происходит abortивный рост проростков без формирования апрессориев.

Таким образом, возбудители ржавчины четко приспособлены к погодным условиям мест обитания. Температурные преферендумы базидиальной, спермогониальной и эциальной стадий, как правило,

близки к среднемноголетней норме температур весны, урединостиади — лета и телиостади — осени. В условиях Казахстана, где простираются шесть широтных поясов, даты наступления соответствующих стадий развития ржавчин с юга на север затягиваются до 1,5–2 мес., что связано с поздним наступлением весны и лета в северных широтах республики.

Отдельные этапы каждой из стадий развития *P. graminis* приспособлены к изменениям температуры не только по сезонам, но и в течение одних суток. Заражение растений происходит в так называемый инфекционный период. Последний делится на несколько субпериодов. Споры прорастают при относительно более низкой температуре — во время выпадения и сохранения росы. Аппрессории и инфекционные гифы формируются уже в ранние утренние часы, когда температура среды несколько повышена. Это время (восход солнца) совпадает и с массовым открытием устьиц — естественных ворот для инфекции. Латентный период возбудителя и массовая продукция спор отмечаются при еще более высокой температуре, оптимальной для роста и развития растения-хозяина.

В дневное время инфекционный процесс возможен только в пасмурную и дождливую погоду, когда температура воздуха значительно ниже, чем в безоблачные дни, — ближе к оптимуму инфекционного процесса.

4.3. Влияние освещенности

Для живых организмов солнечный свет является одним из главных лимитирующих факторов. Для автотрофов это единственный источник энергии. Гетеротрофные организмы, хотя и не в состоянии улавливать и превращать электромагнитные излучения Солнца в химическую энергию и питаются за счет готовых органических веществ, также чувствительны к интенсивности и качеству света. Это проявляется у них в онтогенезе по-разному.

Ржавчинные грибы сильнее реагируют на действие света в инфекционный период. Однако в литературе нет единого мнения относительно оптимальной интенсивности и продолжительности данного фактора для инфекции растений. Так, в опытах Rowell et al.

[249] оптимум освещенности для заражения пшеницы стеблевой ржавчиной составил 15 000 лк, а по данным Sharp et al. [251], он был равен 5000 лк. Такое сильное расхождение данных в этих двух работах, посвященных одному и тому же вопросу, С. С. Санин и А. С. Кайдаш [252] объясняют различным спектральным составом источников света, использованных для опытов: в первом случае — люминесцентных ламп, а во втором — естественного света.

Изучая в спектральной камере влияние различных лучей света на прорастание урединиоспор *P. persistens* f. sp. *tritici* Chang et al. [243] получили следующие результаты. Прорастание урединиоспор задерживали фиолетовые, красные и длинные красные части спектра, но не зеленые и голубые. Свет задерживал прорастание урединиоспор только в ранних фазах, когда ростковые трубки составляли треть длины спор. При этом задержка прорастания обнаруживалась у предварительно обводненных спор.

В опытах Lucas J. et al. [253] с урединиоспорами *P. graminis* f. sp. *tritici* выявлено, что белый свет задерживает прорастаемость спор, но не угнетает рост ростковых трубок, красный свет с длиной волны 653 нм не влияет на прорастаемость спор, а с длиной волны 720 нм сильно угнетает этот процесс. Комбинированное применение источников красного света с белым частично устраняет ингибирующее активацию прорастания спор действие первого, что согласуется с вовлечением в данный процесс фотообратимого пигмента, подобного фитохрому. При увеличении продолжительности обводнения и интенсивности света процент проросших спор падает. Авторы предположили, что в спорах содержится водорастворимый ингибитор, обладающий фотохимической активностью.

Замечено, что свет стимулирует прорастание урединиоспор, сформировавшихся на свету [254], тогда как он отрицательно влияет на прорастаемость спор, продуцируемых в темноте, причем независимо от возраста пустул [255].

Таким образом, роль освещенности среды для ржавчинных грибов по сравнению с температурой и влажностью выражена намного слабее. Для прорастания спор гриба свет не требуется — свежесобранные урединиоспоры хорошо прорастают и при полном его отсутствии (рис. 2, табл. 16).

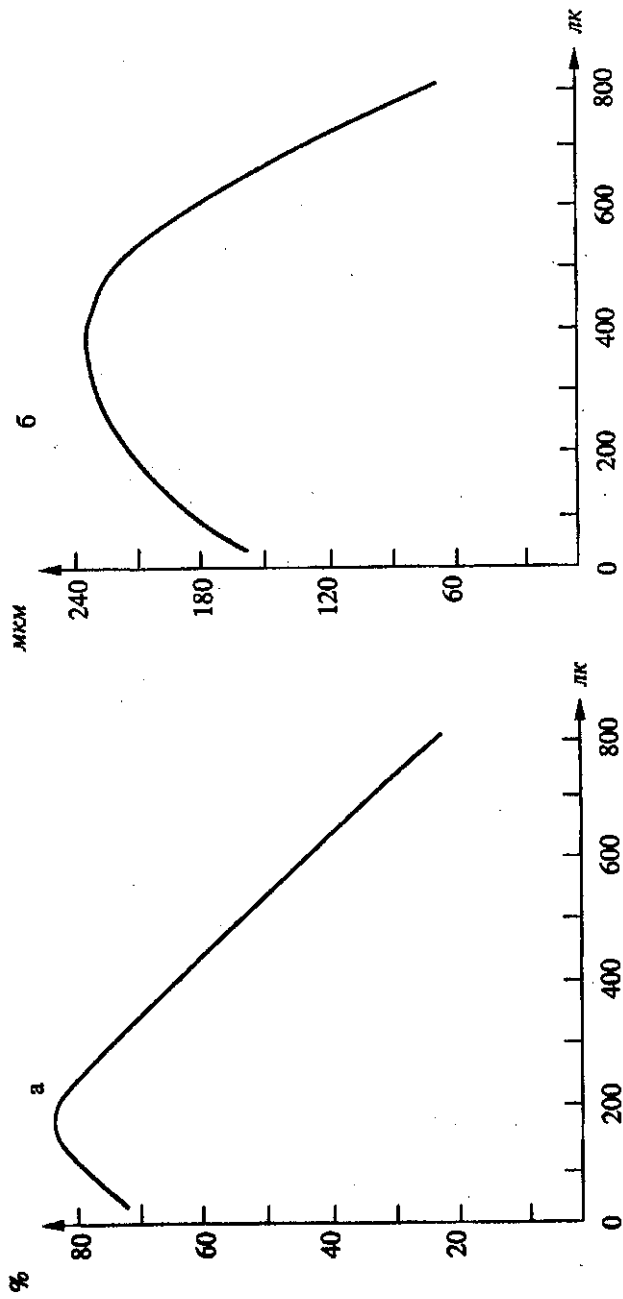


Рис. 2. Влияние освещенности среды на прорастаемость (а) и рост проростков (б) урединиоспор *P. striiformis* West.

Таблица 16. Влияние различной освещенности среды на прорастаемость уредниноспор *P. persistens* и *P. graminis* (при 15 °С)

Вид ржавчинных грибов и растений-хозяев	Освещенность, лк													
	0	25	50	100	150	200	250	300	350	400	450	500	550	600
<i>P. persistens</i> на <i>Triticum aestivum</i> (Уральская популяция)	10 130	12 125	12 137	16 142	19 160	14 174	17 168	16 200	10 217	10 218	7 239	8 251	1 262	0
<i>P. persistens</i> на <i>Elytrigia repens</i> (Уральская популяция)	19 80	18 85	25 128	38 148	38 168	34 162	36 194	30 211	31 222	30 234	30 242	22 266	11 265	10 208
<i>P. persistens</i> на <i>Triticum aestivum</i> (Жамбылская популяция)	17 114	22 148	28 160	35 157	36 188	31 205	28 217	28 234	19 239	16 245	12 260	3 257	3 268	3 274
<i>P. graminis</i> на <i>Triticum aestivum</i> (Жамбылская популяция)	21 142	30 157	37 171	45 182	65 194	52 247	56 237	59 251	50 262	35 274	35 285	10 281	8 296	10 302

Из рис. 2 видно, что в условиях отсутствия света за 24 ч прорастает более 60% спор с образованием ростковых трубок длиной около 160 мкм. Слабый рассеянный свет заметно стимулирует прорастаемость спор. Самый высокий процент проросших спор наблюдается при рассеянном свете около 70–250 лк. Наибольшая скорость роста ростковых трубок отмечается при более широких пределах освещенности – 80–620 лк. Эти данные были получены в светокамере, где в качестве источника света была использована лампа Polam MIX F 450 W. Урединиоспоры *P. striiformis* прорастивались в воде и на 1%-ном агаре.

Такая же закономерность наблюдалась в отношении прорастаемости урединиоспор в зависимости от степени освещенности среды в опытах с другими видами ржавчинных грибов, собранными из различных регионов республики (табл. 16). Однако в пределах этой общей закономерности у грибов прослеживается заметная видовая специфичность. Так, оптимум освещенности для прорастания урединиоспор у *P. persistens* независимо от растения-хозяина лежит, как и у *P. striiformis*, в пределах 100–150 лк, тогда как у *P. graminis* этот оптимум несколько выше – 150–300 лк. Кроме того замечено, что свет при его более повышенных значениях, хотя и задерживает прорастание спор, но благоприятно влияет на рост ростковых трубок.

Прямой солнечный свет, как свидетельствуют наши опыты, отрицательно воздействует на характер прорастания урединиоспор. Урединиоспоры *P. graminis* вносились в капли воды на предметном стекле, которое помещалось во влажную камеру, обернутую снаружи темной фотобумагой; лишь с одного края чашки через небольшое открытое место поступал солнечный свет. Просмотр прорастаемости урединиоспор через 12 ч показал, что все ростковые трубки были направлены в противоположную от света сторону. О появлении ростковых трубок только с затененной стороны спор и негативной фототрофической реакции проростков урединиоспор у ржавчинных грибов сообщают и другие исследователи [256].

Солнечное излучение представляет собой электромагнитные волны различной длины. Из них поверхности Земли достигают волны длиной 390–760 нм (видимый свет) и соседних с ними участков

спектра (УФ, ИК), а также радиоволны длиной более 1 см. Из ультрафиолетовых лучей поверхности Земли достигает только их длинноволновая часть (>290 нм), а коротковолновая поглощается озоновым экраном Земли и кислородом атмосферы.

УФ-излучение обладает большой фотохимической и фотобиологической активностью – несет большую энергию кванта, чем видимые части света. Высокие дозы его убивают клетку; общее проявление летального действия заключается в коагуляции, цитоллизе и дезинтеграции органелл протопласта. Помимо гибели клеток возможны торможение и стимуляция клеточного деления, а также образование мутаций.

Для УФ-лучей характерен длительный эффект последствия при использовании их невысоких доз. Наступающая после нескольких делений гибель клеток, подвергнутых облучению, свойственна многим объектам [257]. Механизм такого действия УФ-радиации связан с повреждениями, происходящими в нуклеиновых кислотах клеток.

Действие УФ-излучения на грибы необходимо рассматривать в комплексе с действием видимого света, так как в естественной среде эти организмы подвергаются воздействию радиации всех участков спектра одновременно. Замечено, что урединиоспоры *P. graminis* не проявляют существенной чувствительности к лучам оранжевого, желтого и зеленого участков спектра, тогда как синезеленый, красный и инфракрасные лучи оказывают на прорастаемость спор ингибирующий эффект [258]. Напротив, длинноволновые (ИК и красно-оранжевое) излучения стимулируют процесс образования инфекционных структур грибов, что имеет место при интенсивности освещения, равной как минимум 3000 лк [252].

Заражение растений могут вызвать только те споры, которые во время переноса воздушными течениями не теряют своей жизнеспособности. Основным фактором, снижающим жизнеспособность спор в естественных условиях, является солнечная радиация. Установлено, что снижение жизнеспособности спор прямо пропорционально интенсивности и продолжительности воздействия на них солнечной радиации [259, 260]. Максимальная потеря инфекционной способности у урединиоспор *P. striiformis* отмечается после облучения их дозой 18 МДж/м^2 , что соответствует 8–9-часовому

нахождению спор в воздухе в ясные солнечные дни [261]. Особенно губительно УФ-облучение [262]. Обводнение спор в период хранения повышает светочувствительность их во время прорастания [254]. Повышенная влажность спор в период облучения значительно снижает отрицательное воздействие этого фактора и повышает инфекционную способность урединиоспор *P. striiformis* [261].

Для вегетативных спор ржавчинных грибов характерна способность репарировать повреждения, вызванные солнечным облучением. Она достигается длинноволновыми лучами в период вечерних и утренних сумерек и репарацией ночью — между вечерними и утренними сумерками. Частично восстанавливается прорастаемость ингибированных светом спор также после смачивания их водой [262]. Однако возможность восстановления у спор жизнеспособности сохраняется до определенного предела. Так, большинство урединиологов [263], изучавших этот вопрос, считают, что 4–5-дневного облучения спор вполне достаточно для того, чтобы они полностью потеряли жизнеспособность.

Электромагнитное излучение Солнца влияет не только на прорастаемость спор, но и на развитие ржавчинных грибов. Высокая интенсивность света и длинный день благоприятны для быстрого развития мицелия и обильного образования урединиев [264]. Согласно данным ряда исследователей [251, 261], заражение растений патогеном проходит успешнее при освещенности 3000–5000 лк. В данном случае спектральный состав света имеет существенное значение. Так, в опытах с *P. graminis* f. sp. *tritici* при использовании в качестве света люминесцентных ламп оптимум для заражения пшеницы составил 15 000 лк [277], а при использовании солнечного света — 5000–10 000 лк [239, 240]. Следует отметить, что в спектральном составе лампы ДРЛ-500 доля ультрафиолетовых лучей значительно больше (около 30%), чем в составе естественного света (0,5–5%, в зависимости от высоты Солнца).

Приведенные данные свидетельствуют об особенностях адаптации возбудителей ржавчинных грибов к условиям окружающей среды. Так, в утренние часы доля коротковолновых частей света не превышает 1%, а длинноволновых значительно больше. Как уже отмечалось, длинноволновые красные лучи ограничивают рост в длину ростковых трубок и стимулируют формирование

инфекционных структур – аппрессориев и инфекционных гиф. Красные лучи около 680 нм способствуют также открытию устьиц растений, через которые патоген проникает в ткани растения-хозяина. Кроме того, в утреннее время на поверхности растений все еще сохраняется роса, а температура воздуха (13–18 °С) благоприятна для инфекционного процесса.

Повышение интенсивности освещения в последние часы влажного периода способствует более сильному заражению растений. При освещенности 35 000 лк и более степень первичного проявления болезни возрастает в 1,7–4,6 раз по сравнению с контролем (без освещения) [252].

4.4. Комплексное воздействие климатических факторов

Факторы окружающей среды воздействуют на живые организмы не обособленно, а в комплексе. При этом влияние одних факторов на развитие организмов в зависимости от интенсивности других может быть нейтральным, усиливающим или ослабляющим. Так, в опытах Г. В. Пыжиковой [254] свет при температуре 5 и 10 °С стимулировал прорастание урединиоспор, сформировавшихся на свету, при 15 °С стимулирующего влияния света не было отмечено. При указанных температурах свет тормозил прорастание урединиоспор, образовавшихся в темноте. I. K. Knights et J. A. Lucas [265] отмечают, что процент проросших урединиоспор увеличивается пропорционально времени гидратации спор. Z. Egyal, J. Peterson [266] установили, что затемнение при высоких температурах незначительно влияет на общее количество образующихся в сорусах спор, а затемнение при низких температурах уменьшает спорообразование.

В табл. 17 приведены результаты наших опытов по изучению влияния различных комбинаций температуры и освещенности среды на прорастаемость урединиоспор ржавчинных грибов. Исследовано 14 видов грибов на 17 видах зерновых и дикорастущих злаков. Значительное расхождение в прорастаемости урединиоспор у различных видов, как уже отмечалось, связано со сроками хранения спорообразцов. Анализ результатов одновременного влияния температуры и освещенности в различных комбинациях позволяет сделать следующие выводы. Свет оказывает стимулирующее воз-

действие на прорастаемость урениоспор при пониженных температурах среды, особенно при 5–10 °С. При температуре, близкой к максимуму, повышенная интенсивность света, наоборот, подавляет прорастание урениоспор.

Таким образом, четко прослеживается закономерность: оптимальное значение света несколько перемещается в ту или иную сторону в зависимости от температуры среды. Так, при температуре, близкой к минимальной, более благоприятны повышенные освещенности (300–500 лк) и, наоборот, при температуре около верхнего преферендума на прорастаемости урениоспор положительно сказываются минимальные значения освещенности (10–100 лк). Во всех температурных градиентах высокая освещенность (выше 500 лк) отрицательно сказывается на энергии прорастания спор, но существенно не влияет на скорость роста ростковых трубок.

Интенсивность света около 700 лк и выше заметно ограничивает рост ростковых трубок даже при пониженных значениях температуры, а при 25–30 °С полностью подавляет прорастаемость спор у большинства изученных видов ржавчинных грибов.

Исследованные виды грибов при различных комбинациях температуры и освещенности среды в отношении энергии и общей прорастаемости урениоспор, скорости роста проростков, а также по диапазонам пределов толерантности к рассматриваемым факторам проявляют видовую специфичность. Так, при любых параметрах освещенности верхние границы температуры прорастания урениоспор *Puccinia pygmaea*, *P. striiformis*, *P. bromina* и *P. aegilopsis* ниже 25 °С. Это вполне объяснимо, поскольку эти виды в значительной степени являются монтанными элементами. Температурный режим в основных ареалах развития этих грибов значительно ниже по сравнению с районами распространения остальных ржавчинников. *P. aegilopsis* распространен также в предгорной зоне и его развитие завершается в основном до наступления летних жарких дней, одновременно с завершением вегетационного периода растения-хозяина – эфемера *Aegilops cylindrica*.

Напротив, минимальная температура прорастания урениоспор *P. isiacae* (при всех испытанных градиентах освещенности) находится выше 8 °С, а максимальная – около 32 °С. Начало возобновления гриба в естественных условиях отмечается только с наступлением жарких летних дней, в середине и конце июня.

Таблица 17. Влияние температуры и освещенности среды на прорастаемость уединиц спор ржавчинных грибов

Вид ржавчинных грибов и растений-хозяев	5 °С						10 °С						15 °С											
	100		300		500		700		100		300		500		700		100		300		500		700	
	0 лк	лк	0	лк	0	лк	0	лк	0	лк	0	лк	0	лк	0	лк	0	лк	0	лк	0	лк	0	лк
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25
<i>Puccinia rugosa</i> (<i>Calamagrostis epigeios</i>)	5	9	17	8	2	27	49	28	2	27	49	28	21	9	78	90	65	15	13	362				
<i>Puccinia hordei</i> (<i>Hordeum vulgare</i>)	7	10	12	17	5	56	71	35	5	56	71	35	67	12	85	98	97	54	10	284				
<i>Puccinia hordei</i> (<i>Hordeum leporinum</i>)	0	3	8	12	12	5	11	13	5	10	16	16	9	5	10	16	16	6	2					
<i>Puccinia hordei</i> (<i>Poastragalochus juncea</i>)	0	11	13	10	1	18	15	15	8	22	20	17	10	8	22	20	17	13	11	182				
<i>Puccinia agropyria</i> (<i>Elytaria repens</i>)	0	1	6	5	2	24	33	39	2	24	33	39	38	17	50	58	57	48	29	145				
<i>Puccinia persistens</i> (<i>Triticum aestivum</i>)	5	12	17	17	17	9	48	55	26	48	55	26	35	15	42	95	72	32	11	230				
<i>Puccinia persistens</i> (<i>Lolium perenne</i>)	35	60	72	85	97	3	70	240	160	70	62	16	2	208	188	362	391	382	230	16				
<i>Puccinia hordei-murini</i> (<i>Thaenatherum crinitum</i>)	10	15	19	19	3	35	70	246	121	174	246	217	203	2	70	99	90	41	16	266				
<i>Puccinia hordei-murini</i>	46	60	72	80	90	3	49	45	30	49	45	36	12	70	97	98	36	36	8	260				
<i>Puccinia sinerea</i> (<i>Puccinellia hockeliana</i>)	0	7	15	8	45	56	162	203	104	162	203	246	237	133	319	348	304	304	260	64				
	2	6	10	8	8	5	80	90	65	80	90	85	15	88	99	99	64	64	22	307				
	34	52	75	87	81	109	116	128	147	156	174	232	290	336	307									

Вид равнинных грибов в растений-хозяев	20 °С						25 °С						30 °С																
	100		300		500		700		0		100		300		500		700		0		100		300		500		700		
	0 лк	лк	лк	лк	лк	лк	лк	лк	лк	лк	лк	лк	лк	лк	лк	лк	лк	лк	лк	лк	лк	лк	лк	лк	лк	лк	лк	лк	лк
<i>Puccinia rugosa</i>	40	50	38	20	2	15	10	4	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
(<i>Calamagrostis epigeios</i>)	188	250	259	270	290	165	188	130	150	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Puccinia hordei</i> (<i>Hordeum</i> <i>vulgare</i>)	88	93	79	47	10	32	30	21	7	2	10	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	255	279	275	210	120	139	156	127	120	120	135	140	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Puccinia hordei</i> (<i>Hordeum</i> <i>leporinum</i>)	20	25	20	7	4	13	12	7	1	1	3	1	1	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	120	140	190	217	160	159	162	160	192	150	95	121	100	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Puccinia hordei</i>	33	25	18	13	10	25	17	9	4	1	15	15	5	2	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
(<i>Polydrosstachys juncea</i>)	174	217	216	234	214	159	188	228	191	150	116	156	150	150	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Puccinia agropyria</i>	28	44	50	41	20	20	35	38	27	5	14	14	11	8	4	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
(<i>Elytigia repens</i>)	121	145	162	185	203	156	168	179	190	170	191	208	226	243	261	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Puccinia persistens</i>	75	95	72	26	15	55	48	35	20	9	24	20	20	11	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
(<i>Triticum aestivum</i>)	302	362	391	304	257	243	261	232	208	162	188	180	195	107	94	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Puccinia persistens</i> (<i>Lolium</i> <i>perenne</i>)	73	98	90	35	23	77	80	50	27	12	15	12	7	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	240	286	394	305	270	230	275	266	217	226	203	145	160	161	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Puccinia hordei-murini</i>	97	97	70	44	25	53	50	27	5	0	8	8	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
(<i>Thesletharum crinitum</i>)	140	274	270	282	150	150	242	244	165	8	18	20	11	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
<i>Puccinia cinerea</i>	89	92	92	55	18	60	54	50	23	8	18	20	11	12	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
(<i>Puccinellia hockeliana</i>)	278	290	319	348	336	261	301	290	214	217	203	214	208	185	200	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0

Вид ржавчинных грибов и растений-хозяев	5 °C						10 °C						15 °C											
	100		300		500		700		100		300		500		700		100		300		500		700	
	0	лк	лк	лк	лк	лк	лк	лк	лк	лк	лк	лк	лк	лк	лк	лк	лк	лк	лк	лк	лк	лк	лк	лк
<i>Puccinia graminis</i> (<i>Triticum aestivum</i>)	0	2	20	26	1	0	0	0	22	30	25	10	8	75	90	80	28	50	116	133	156	174	28	174
<i>Puccinia graminis</i> (<i>Agropyron cristatum</i>)	0	3	84	92	1	1	0	4	7	11	9	3	8	20	25	24	10	130	159	232	249	179	179	179
<i>Puccinia graminis</i> (<i>Leymus</i> <i>angustus</i>)	0	4	37	52	3	2	1	6	5	3	2	1	9	7	6	4	3	124	133	163	162	150	150	150
<i>Puccinia elymi</i> (<i>Leymus</i> <i>arenarius</i>)	1	6	34	43	8	5	2	6	16	25	20	15	22	36	30	32	22	81	92	110	127	139	139	139
<i>Puccinia digraphidis</i> (<i>Phalaroides arundinaceae</i>)	0	1	40	43	2	1	0	1	5	7	4	2	7	10	8	6	4	121	133	145	150	162	162	162
<i>Puccinia striiformis</i> (<i>Triticum aestivum</i>)	2	4	45	60	4	2	1	8	10	10	5	1	10	15	14	12	2	87	116	145	168	185	185	185
<i>Puccinia poarum</i> (<i>Poa</i> <i>pratensis</i>)	1	5	40	52	7	4	1	19	25	28	15	10	32	38	40	34	26	92	110	133	156	174	174	174
<i>Puccinia isiticae</i> (<i>Phragmites australis</i>)	0	0	0	0	0	0	0	19	28	24	16	9	64	75	71	57	38	98	116	127	145	156	156	156
<i>Puccinia oegilopsis</i> (<i>Aegilops cylindrica</i>)	14	18	46	70	20	15	8	40	65	59	38	15	68	92	99	94	18	110	174	232	290	270	270	270
<i>Puccinia bromina</i> (<i>Bromus</i> <i>japonicus</i>)	11	19	54	65	17	17	6	25	43	45	45	11	58	73	70	65	14	120	134	179	199	199	199	199

В сравнительно широком диапазоне температуры и освещенности среды прорастают урединиоспоры *Puccinia persistens*, *P. graminis* и *P. elymi*. Первые два вида широко распространены в Казахстане, где встречаются в различных природно-климатических условиях. Третий вид – типичный пустынно-степной элемент, в ареале которого наблюдаются значительные суточные перепады температуры воздуха.

После заражения растений дальнейшее развитие патогена в тканях растений-хозяев зависит главным образом от температуры среды и обеспеченности растений водой и питательными веществами. Н. А. Наумова [267] разработала номограмму, позволяющую по минимальной, среднесуточной и максимальной температуре воздуха определить дату проявления желтой ржавчины на посевах пшеницы. Она может быть использована, если известна дата инфекции растений, которая устанавливается расчетным путем через определения продолжительности увлажнения листовой поверхности (роса, дождь), необходимой для заражения в зависимости от температуры воздуха:

$$t = \frac{C}{T - k},$$

где t – период увлажнения листьев, в час; T – средняя температура за этот период; C и k – константы, определяемые для каждого сорта пшеницы и расы ржавчины эмпирическим путем [268].

Расчитав необходимый для инфекции период увлажнения листьев и сравнив его с данными о продолжительности росяного периода и со средней температурой воздуха среди посевов, устанавливают дату инфекции.

Аналогичная номограмма для определения продолжительности инкубационного периода корончатой ржавчины овса разработана А. Г. Марланд [269]. Однако более удобным для установления сроков окончания инкубационного периода представляется способ суммирования эффективных температур, предложенный А. Л. Шатским [267] и К. М. Степановым [271].

На рис. 3 показана зависимость продолжительности инкубационного периода стеблевой ржавчины пшеницы южноказахстанской популяции от среднесуточной температуры воздуха. Минимальный латентный период гриба отмечается при среднесуточной темпера-

туре 19–21 °С. Отклонение в обе стороны от этих температур затягивает начало проявления болезни. Это особенно заметно при повышенных значениях данного фактора.

Важнейшим регулятором развития ржавчинных грибов в природе является соотношение температуры и влажности среды. В опытах, проведенных с *P. graminis* f. sp. *tritici*, дни с росяным периодом 8 ч при температуре $\geq 10^\circ\text{C}$ и с последующей температурой $>10^\circ\text{C}$ в течение 24 ч были благоприятными для заражения пшеницы [272].

А. Е. Чумаков [273] эмпирическим путем установил значение гидротермического коэффициента (ГТК), которое сопровождалось эпифитотиями ржавчины. Величина ГТК, равная 1,7 с момента возобновления вегетации озимой пшеницы до колошения, характеризует развитие эпифитотии желтой ржавчины в основных районах ее развития в Кыргызии. Высокая достоверность указанного коэффициента отмечается в работе С. М. Гарадаги [274] для условий Азербайджана.

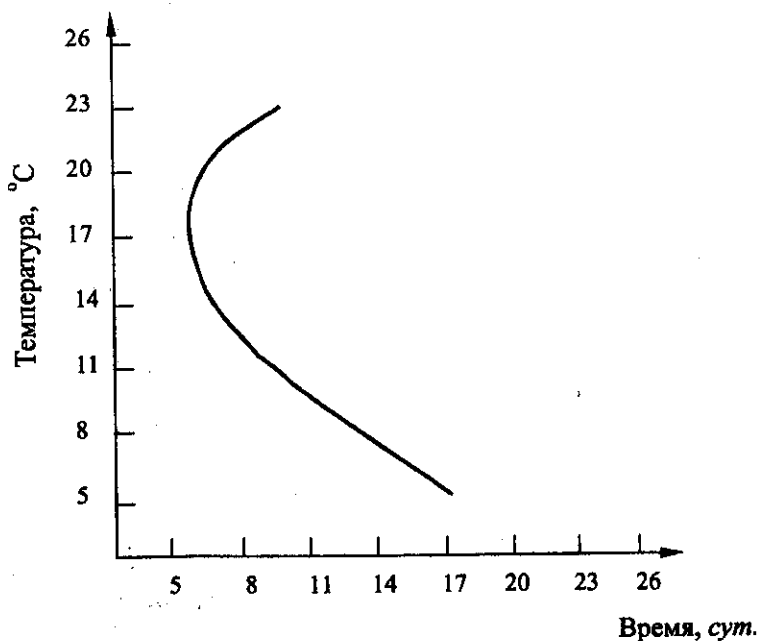


Рис. 3. Продолжительность инкубационного периода *P. graminis* Pers. в зависимости от среднесуточной температуры.

В наших наблюдениях, проведенных в Нарынкольском районе, достоверность прогноза желтой ржавчины по данному коэффициенту равнялась 75–80%.

В условиях Северного Казахстана эпифитотию бурой листовой и стеблевой ржавчин пшеницы следует ожидать, когда сумма осадков за вегетационный период превышает многолетнюю норму на 20% и сохраняется отрицательная аномалия температуры воздуха в мае и июне. Депрессии ржавчины наблюдаются в годы, когда осадков выпадает меньше нормы, а температура воздуха превышает среднемноголетнюю норму [275].

Орошение изменяет микроклимат и существенно влияет на развитие ржавчинных грибов. Оно воздействует на микроклимат как непосредственно (на температуру, относительную влажность воздуха, влажность почвы), так и косвенно (увеличивает вегетативную массу растений, что, в свою очередь, приводит к изменению скорости ветра, интенсивности радиации, транспирации, величины относительной влажности воздуха). Эти изменения сказываются на степени раскрытия устьиц, тургорном состоянии клеток ткани, и в целом, на восприимчивости растений к паразиту.

Для развития желтой ржавчины в естественных условиях оптимальным является 5000–6000 лк в течение 12 ч в сутки. Более низкая интенсивность света замедляет темп развития болезни [254]. И. И. Минкевич и др. [276] проведен анализ связи развития некоторых массовых болезней с.-х. культур, в том числе ржавчины, с 11-летним циклом активности солнца. Установлено, что спад или нарастание вредоносности болезней зависит от величины максимальной активности дневного светила (в относительных числах Вольфа) и характера изменения солнечного цикла.

5. ВЗАИМООТНОШЕНИЯ РЖАВЧИННЫХ ГРИБОВ И ПИТАЮЩИХ ИХ РАСТЕНИЙ НА КЛЕТОЧНОМ И СУБКЛЕТОЧНОМ УРОВНЯХ

Взаимоотношения облигатного паразита и его растения-хозяина – чрезвычайно сложный биологический процесс, зародившийся еще на заре формирования этих двух авто- и гетеротрофных организмов. Современное состояние и характер каждого паразитохозяинного комплекса – результат их сопряженной эволюции. Поэтому изучение сущности и особенностей таких комплексов представляет не только теоретический интерес, их результаты могут быть использованы при решении важных практических задач. Так, данные морфолого-анатомических и ультраструктурных исследований растений-хозяев и возбудителей заболеваний являются ценным материалом для селекционной работы при выведении ржавчинноустойчивых сортов.

Появление гриба на растении, как отмечал академик Н. И. Вавилов [277], не есть просто начало патологического процесса, а скорее начало сложных взаимных реакций двух организмов. Облигатные паразиты, к которым относятся и ржавчинные грибы, в отличие от многих фитопатогенных организмов, несмотря на видимое сильное поражение, не вызывают сильного угнетения и быстрой гибели хозяина, хотя в конечном счете значительно снижают репродуктивный урожай. Ржавчина обильно развивается на более мощных и хорошо развитых растениях, а не на угнетенных и недоразвитых. Ржавчинный гриб, подобно некротрофам, не убивает сразу клетки хозяина, а поглощает из них нужные ему органические соединения и даже побуждает их к усиленному синтезу этих соединений. У них выработались специальные органы – гаустории, позволяющие извлекать из ткани хозяина нужные им питательные вещества. Приспособление патогенов к питающим растениям идет настолько глубоко, что они дифференцированы на отдельные специа-

лизируемые группы и без соответствующих растений-хозяев эти специализированные формы существовать не могут.

Попытки проникнуть в тайны механизмов отношений грибов и их растений-хозяев были предприняты еще в конце XIX столетия [278]. В настоящее время накоплен огромный фактический материал, освещающий различные аспекты этого сложного комплекса. Среди них видное место занимают работы, посвященные цитофизиологическим исследованиям больного растения. Так, в монографии Л. Н. Андреева и Ю. М. Плотниковой [19] показаны цитологические и физиологические основы взаимоотношений в системе растение-хозяин-патоген при ржавчине пшеницы и обобщены современные научные представления по иммунитету культуры к возбудителям ржавчины.

Ответные реакции пораженных растений на инфекцию, а также особенности морфофизиологических изменений патогена в онтогенезе изучены в основном на примере пшеницы и ее ржавчинных грибов. Работ же, где объектами являлись бы дикорастущие злаки и ржавчинники, не было. В связи с этим нами исследовались особенности развития возбудителя стеблевой и желтой ржавчины на различных дикорастущих злаках (*Elytrigia repens*, *E. intermedia*, *E. elongata*, *Agropyron cristatum*, *Aegilops cylindrica*, *Dactylis glomerata*) на организменном, тканевом, клеточном и субклеточном уровнях.

5.1. Эктофитная стадия

Взаимоотношение патогена и хозяина начинается с прорастания урединиоспор на поверхности растения. Рассмотрим этот процесс на примере *P. striiformis*, вызывающего желтую, или полосатую, ржавчину пшеницы и ежи сборной.

Листовая пластинка пшеницы в зависимости от вида и сорта разделена крупными жилками на 15–20 полос. На каждой полосе имеется по 3–4 мелких жилки, разделяющих ее на узкие ленточки. Вдоль последних и располагаются урединии (рис. 4, а). Вначале они появляются на 1–2 ленточках, нарастание болезни происходит за счет удлинения строчек урединий на этих ленточках, соседние остаются непораженными. В дальнейшем урединии гриба

появляются и на других ленточках, но при этом необязательно на соседних. По мере распространения очага инфекции урединии обнаруживаются и на других полосах, а на первоначально пораженных все еще свободные ленточки будут интенсивно осваиваться новыми урединиями гриба.

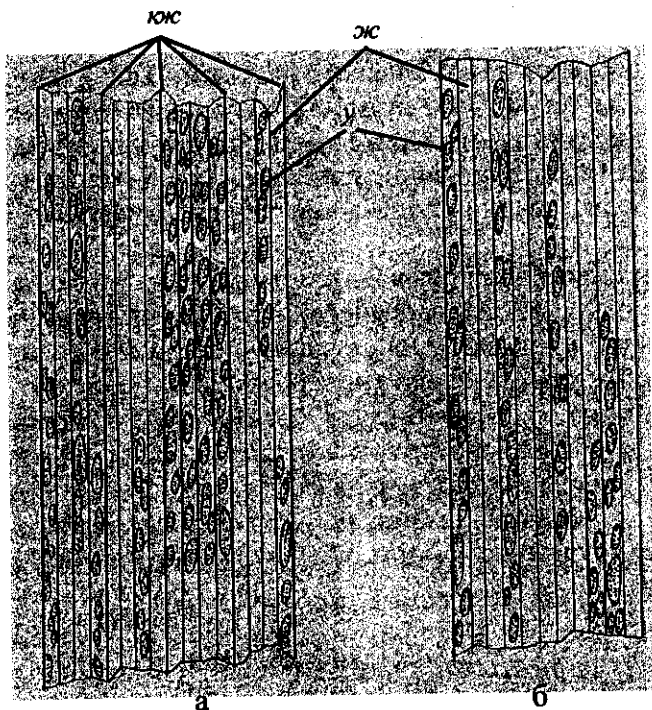


Рис. 4. Урединии *P. striiformis* на поверхности листьев:
 а – пшеницы, б – ежи сборной. Обозначения:
 ж – жилки; кж – крупные жилки; у – урединии

Возникает примерно такая картина: одна полоса полностью покрыта урединиями, следующая все еще свободна от них, третья частично занята, четвертая наполовину под урединиями и т. д. Видимо, с таким характером поражения листовой поверхности связано второе, редко применяемое в настоящее время название – “полосатая” ржавчина. При сильном развитии болезни все полосы, т. е. вся поверхность листовой пластинки, будут покрыты урединиями.

На еже сборной листовая пластинка разделена одинаковыми параллельными жилками на 16–19 ленточек. Появление и дальнейшее развитие на них урединиев гриба происходит по аналогичной с пшеницей схеме (рис. 4, б).

Урединии *P. striiformis* – золотисто-желтые, светло-оранжевые, мелкие (0,2) 0,3–0,5 x 0,5–1,1 (2,5) мм, в начале развития покрыты эпидермисом, который по мере созревания разрывается вдоль соросов. Они появляются на филлоплане злаков обычно вразброс, но строго по ленточкам, не выходя за их границы. Ближе расположенные соросы нередко сливаются по длине. По ширине ленточки могут буквально вклиниваться до 3–4 пустул, соприкасаясь боками, но не сливаясь. При осмотре невооруженным глазом заметны как бы строгие пунктирные линии из урединий патогена, расположенные вдоль жилок листа. При исследовании под стереоскопическим микроскопом отчетливо видно, что как таковых строгих пунктирных линий нет. Урединии располагаются без особого порядка, но обязательно на ленточках или полосах, разделенных жилками листа. Последнее обстоятельство и послужило основанием для утверждения о том, что возбудитель распространяется в тканях растений-хозяев диффузно. Именно такой характер распространения болезни на пораженных органах растений отличает *P. striiformis* от многих других представителей рода *Puccinia*, также паразитирующих на злаках. В урединиях *P. striiformis* отсутствуют парафизы, характерные для многих других видов ржавчинных грибов.

Оболочка урединоспор темно-серая, 1,2–1,9 мкм толщины. Электронно-микроскопические исследования с применением методов замораживания-травления позволили Л. Н. Андрееву и Ю. М. Плотниковой [19] выявить, что она состоит из пяти слоев: наружной пленки пелликулы, защищающей споры от высыхания, трех различной толщины средних слоев и внутреннего, граничащего с плазматической мембраной споры. На оболочке спор имеется 8–16 ростковых пор, рассеянных более или менее равномерно по всей ее поверхности. Ростковые поры не имеют двориков, через них поступает влага и выходят ростковые трубки при прорастании спор.

Оболочка спор снабжена шипиками. В зависимости от специализированных форм гриба расстояние между шипами колеблется от 2 до 3,5 мкм, а высота – от 0,4 до 1 мкм. Шипики повышают парусность

спор при переносе их воздушными потоками, а также служат для прикрепления спор к поверхности растений.

При наличии соответствующих условий на поверхности растений урединиоспоры прорастают и образуют одну или две ростковые трубки. Последние удлиняются за счет апикального роста. При этом все основные показатели, связанные с прорастанием спор (прорастаемость спор, скорость роста ростковых трубок, проникновение последних в ткани растения-хозяина), выше на поверхности восприимчивых сортов пшеницы, чем устойчивых, а также на адаксиальной поверхности листьев по сравнению с абаксиальной (табл. 18).

Таблица 18. Прорастаемость урединиоспор *Puccinia striiformis* на поверхности листьев и проникновение ростковых трубок в ткани растений

Сорт пшеницы	Прорастаемость спор, %	Длина ростковых трубок через 24 ч.	Проникновение ростковых трубок, % от проросших спор
Восприимчивые сорта			
Днепроvская 521	$\frac{71}{10}$	$\frac{98}{65}$	$\frac{39}{5}$
(озимая)			
Казахстанская 126	$\frac{76}{12}$	$\frac{85}{69}$	$\frac{25}{5}$
(яровая)			
Устойчивые сорта			
Вердл Сидз 1812	$\frac{61}{7}$	$\frac{78}{68}$	$\frac{2}{1}$
(яровая)			
Ред Ривер 68	$\frac{49}{9}$	$\frac{75}{68}$	$\frac{2}{1}$
(яровая)			

Примечание. В числителе – показатель адаксиальной поверхности; в знаменателе – абаксиальной.

Ростковые трубки урединиоспор растут обычно поперек листа хозяина. На восприимчивом сорте они направлены в сторону устьиц, а на устойчивом такая направленность почти не обнаруживается. Толщина ростковой трубки по всей длине остается более или менее одинаковой – около 4–5 мкм и только на апикальном конце трубка несколько сужается.

Нередко наблюдается ветвление ростковых трубок – раздвоение

или появление боковых выростов. Достигнув устьичной щели, а иногда антиклинальных стенок эпидермальных клеток хозяина, ростковая трубка проникает в его ткань.

Возбудитель *P. graminis* f. sp. *tritici* проникает в ткань растения-хозяина несколько иначе. Ростковые трубки, достигнув антиклинальных стенок клеток эпидермы или замыкающих клеток устьиц, формируют над ними аппрессории (рис. 5, а, б). Отходящий от аппрессории инфекционный вырост проникает в дыхательную полость устьица или через антиклинальные стенки в подэпидермальное пространство. Выбор патогеном путей проникновения зависит от вида злака и сорта культурных растений. Один и тот же гриб (*P. graminis* f. sp. *tritici*) на филлоплане одних сортов пшеницы образует аппрессории преимущественно над антиклинальными стенками эпидермальных клеток, а на других – над устьицами [279, 280].

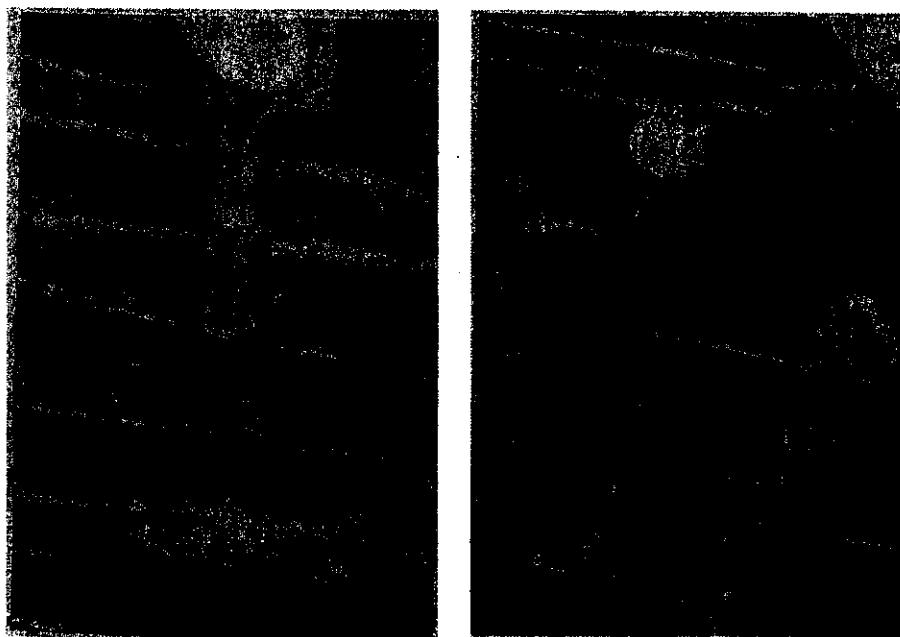


Рис. 5. Образование аппрессория *P. graminis*: а – над замыкающими клетками устьиц СЭМ X 3400; б – над антиклинальными стенками эпидермальных клеток. СЭМ X 1700. Здесь и на рис. 7–20 обозначены:

А - аппрессорий	СП- сосудистые пучки
В - вакуоль	ТГ - тело гаустории
Вр - воротничок	У- урединиоспора
Г - гаустории	Ущ - устьичная щель
ЛГ - липидные глобулы	Хл - хлоропласты
МГ - межклеточная гифа	ШГ - шейка гаустории
МКГ - материнская клетка гаустории	ЭГМа - экстрагаусториальный матрикс
М- митохондрия	ЭГМе - экстрагаусториальная мембрана
ММ- межклеточный мицелий	ЭР - эндоплазматический ретикулум
НК - некротизированная клетка	Я - ядро
НГ -некротизированная гаустория	Ядр - ядрышко
Пр - периферический ретикулум	
Рт - ростковая трубка	

В наших исследованиях возбудитель стеблевой ржавчины проникал в ткань восприимчивых видов злаков (*Aegilops cylindrica*, *Triticum aestivum*), в основном, через устьица над замыкающими клетками которых формировались аппрессории (рис. 5, а). У устойчивых видов злаков (*Elytrigia intermedia*) аппрессории формировались чаще над антиклинальными стенками эпидермальных клеток (рис. 5, б). Ростковые трубки при этом проходили рядом с устьицами, не реагируя на них, разветвлялись, не образуя аппрессориев.

5.2. Эндофитная стадия

Проникнув через эпидерму хозяина, патоген формирует подэпидермальное (=подустьичное) вздутие. Содержимое споры (ядро и другие органеллы) перетекает в него. Одновременно происходит качественная перестройка компонентов споры. Таким образом, она как бы оказывается под покровной тканью растения-хозяина, но уже в новом качестве.

От подэпидермальных вздутий в межклеточные пространства отходят инфекционные гифы, а от последних – проникающие в клетки хозяина отростки, которые заканчиваются внутриклеточными утолщениями – гаусториями. Питательные вещества, необходимые для разрастания межклеточного мицелия, формирования сорусов и спор, поступают из растения-хозяина через гаустории, специализированные для переработки и перекачки содержимого клетки хозяина в тело гриба.

Инфекционные гифы вначале распространяются под эпидермисом, а затем вторгаются в область мезофильных клеток. В межклеточном пространстве паренхимы местами появляются толстые мицелиальные тяжи. Гифы растут линейно в межклетниках вдоль жилок листа. Их поперечному распространению препятствуют сосудистопроводящие пучки, которые всегда остаются свободными от поражения. Проходя по межклетникам, гифы формируют боковые отростки, которые обволакивают каждую встречную мезофильную клетку, запуская в них одну или несколько гаусторий. Зона развития мицелия достигает в диаметре 770 мкм и более. В ее центре гифы сплетаются в псевдопаренхиму, на их вершине образуется ряд перегородок – происходит деление верхушечных гиф на ножку и молодые урединиоспоры. Под нарастающим напором последних разрывается эпидермис и раскрываются урединии с урединиоспорами. Структура клеток в местах образования соросов полностью разрушается.

Первые признаки поражения растений ржавчиной обнаруживаются невооруженным глазом через 5–7 сут после инокуляции. Болезнь вначале проявляется в виде мелких светло-зеленых пятнышек, через два-три дня на их месте формируются урединии.

Межклеточные гифы у возбудителя *P. striiformis* отходят от первичных соросов во все стороны, но в пределах границ между жилками листа, и образуют новые урединии, тянущиеся параллельными рядами. Нарастание количества урединиев на листьях пшеницы с момента проявления болезни показано на рис. 6.

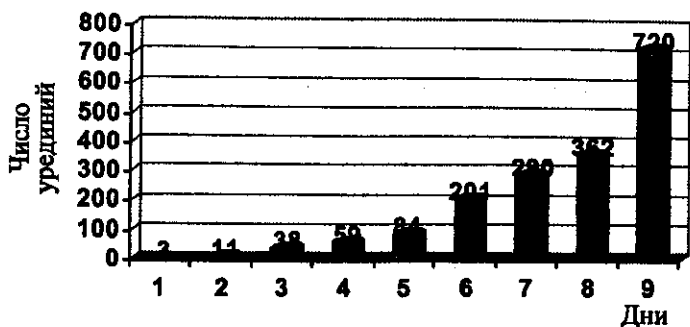


Рис. 6. Динамика нарастания урединиев *P. striiformis* на листьях пшеницы (Казахстанская 126)



Рис. 7. Продольный срез через гифу *P. graminis*. ТЭМ X 11 000 (клетка с двумя ядрами средней электронной плотности и развитой вакуолярной системой).

мы. Ядрышки электронно-плотные, окруженные двойной мембраной с порами. Наблюдается тесная адгезия оболочек клеток мицелия и растения-хозяина (рис. 8). Апикальные клетки мицелия содержат большое количество рибосом и мелкие цитоплазматические везикулы. В старых клетках, наоборот, увеличиваются число и объемы вакуолей и липидных глобул (рис. 9).

В тканях восприимчивого растения мицелии гриба быстро распространяются на значительное расстояние от места внедрения и занимает межклеточное пространство (рис. 7, 10). При этом клетки хозяина долго остаются живыми и какие-либо изменения в них вначале мало заметны.

У подавляющего большинства ржавчинников злаков в отличие от возбудителя желтой ржавчины межклеточный мицелий распространяется локально. Каждый урединий – результат отдельного заражения, будь то от спор, привнесенных со стороны, или от урединия, расположенного на филлоплане того же растения.

Электронно-микроскопические исследования показали, что оболочка клеток мицелия гриба состоит из двух плазматических мембран: наружной электронно-прозрачной и внутренней – более электронно-плотной. Протопласт каждой клетки содержит плазму, имеющую среднюю электронную плотность, два ядра, митохондрии, рибосомы, цистерны эндоплазматического ретикулума и вакуоли (рис. 7). Ядра крупные, обычно вытянутой фор-

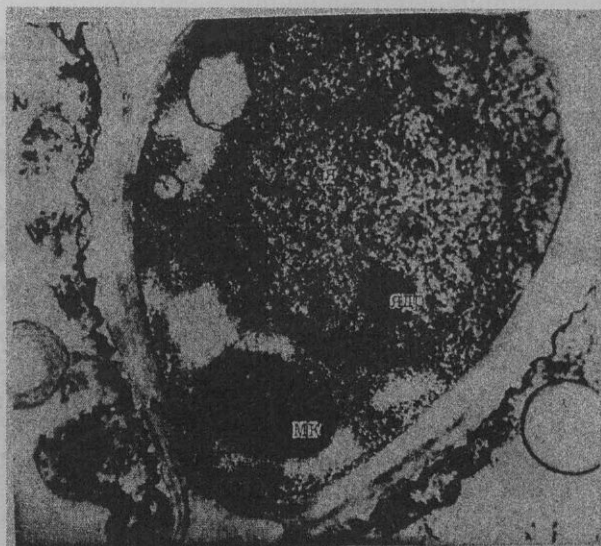


Рис. 8. Контакт межклеточного мицелия с клеткой растения-хозяина. В зоне контакта плазмалемма клеток растения формирует многочисленные изгибы. ТЭМ X 15400.

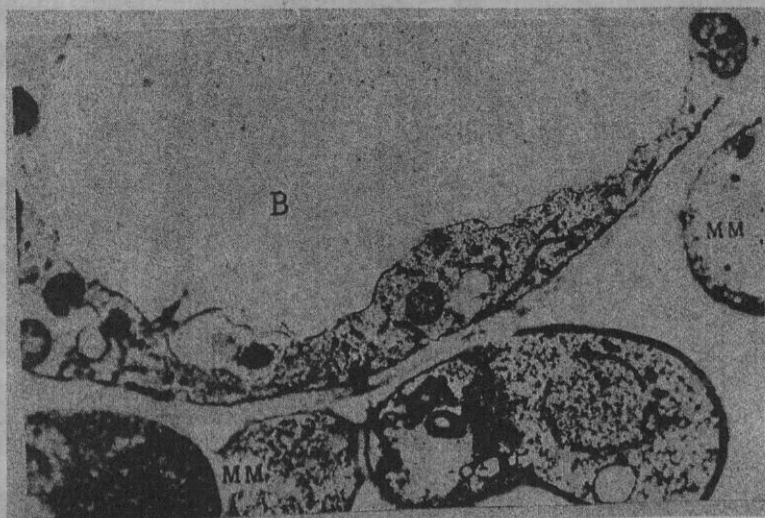


Рис. 9. Межклеточные гифы разного возраста. ТЭМ X 4800.

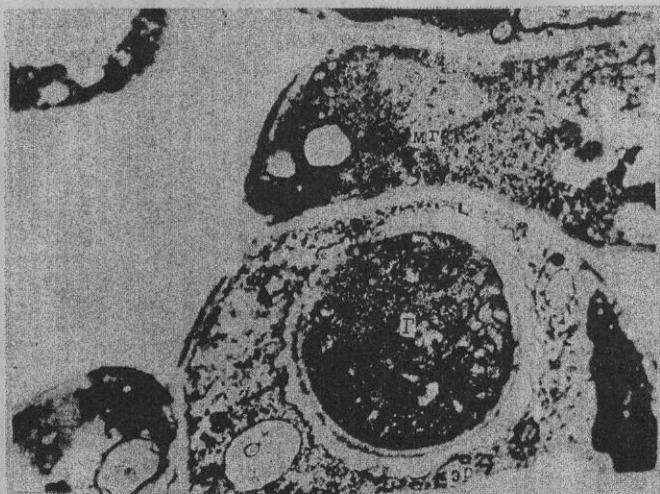


Рис.10. Продольный срез через межклеточную гифу и гаусторию гриба.
ТЭМ X 28000.

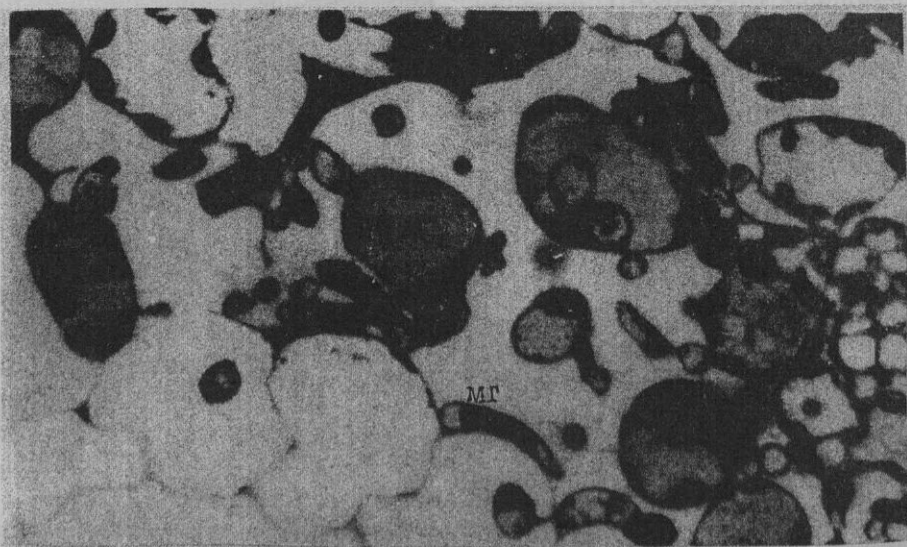


Рис. 11. Развитие *P. graminis* в тканях устойчивого растения – *Elymus glaucissimus* на 10-й день после инокуляции. СЭМ X 800.

Устойчивое растение реагирует на внедрение быстрым некрозом клеток мезофилла в зоне инфекции. Гифы локализуются в небольшом участке ткани хозяина (рис. 11) и в лучшем случае могут формировать недоразвитые урединии, а в остальных некротизируются и погибают. На растениях это проявляется в виде некротических пятен.

Достигнув стенки клетки растения-хозяина, инфекционная гифа начинает расширяться. Апикальная часть гифы отделяется поперечной перегородкой, формируя материнскую клетку гаустории (МКГ). Последняя имеет трехслойную оболочку (рис. 12). Цитоплазма МКГ содержит крупное центральное ядро, развитый



Рис. 12. Поперечный срез через формирующуюся материнскую клетку гаустории. ТЭМ X 68 000.

митохондриальный аппарат, многочисленные рибосомы, цистерны эндоплазматического ретикулума. Вырост МКГ путем гидролитического распада и механического давления пробивает отверстие в стенке клетки хозяина и внедряется в нее, но не проникает в цитоплазму, а вдавливая плазмалемму внутрь. В дальнейшем он удлиняется и, расширяясь, дифференцируется на тело и шейку гаустории (рис. 13).



Рис. 13. Продольный срез через МКГ, тела и шейки гаустории.
ТЭМ X 18000.

В молодом формирующемся гаусториальном выросте ядра отсутствуют. Они перемещаются в гаусторию из МКГ через узкую шейку. Кроме двух ядер (рис. 14) в гаустории имеются все органеллы и мембранные образования, характерные для клеток других частей гриба (большое количество рибосом, развитый эндоплазматический ретикулум и разнообразной формы митохондрии, аппарат Гольджи, ломасомы, мультивезикулярные тела, глобулы насыщенных липидов и мелкие вакуоли) (рис. 14, 15).

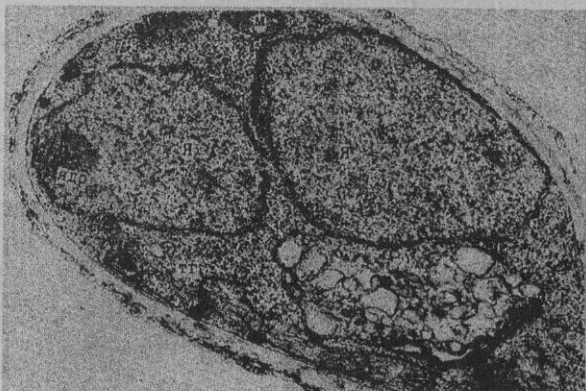


Рис. 14. Продольный срез через тело гаустории гриба. ТЭМ X 48000 (Видны два крупных ядра гомогенной структуры).

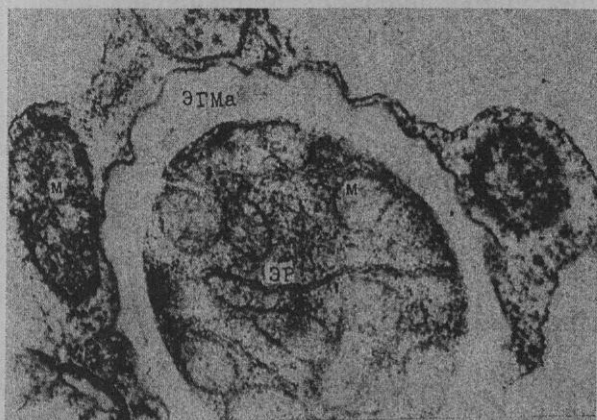


Рис. 15. Поперечный срез через тело гаустории. ТЭМ X 38 000.

Оболочка гаустории и плазмалемма клетки хозяина между собой срачиваются, образуя единую экстрагаусториальную мембрану. На ней имеются многочисленные выступы различной высоты и ширины, направленные в сторону цитоплазмы клетки растения, что увеличивает площадь соприкосновения патогена с хозяином (см. рис. 9, 15)

Клетки хозяина реагируют на внедрение гаустории незамедлительно. В них вначале происходит перераспределение органелл, а затем их структурное изменение.

Органеллы инфицированной клетки концентрируются вокруг гаустории. В первую очередь устанавливается тесный контакт гаустории с ядрами растения-хозяина, куда также перемещаются и другие органеллы: митохондрии, многочисленные полирибосомы, микротельца, хлоропласты, тяжи эндоплазматического ретикулаума (рис. 15, 16). Наблюдается частичное разрушение оболочки ядра и увеличение электронной плотности эухроматина. В клетках восприимчивого *Elytrigia repens* по периферии у хлоропластов появляются многочисленные пузырьки – периферического ретикулаума (17), а у устойчивого *E. intermedia* разбухают наружная мем-

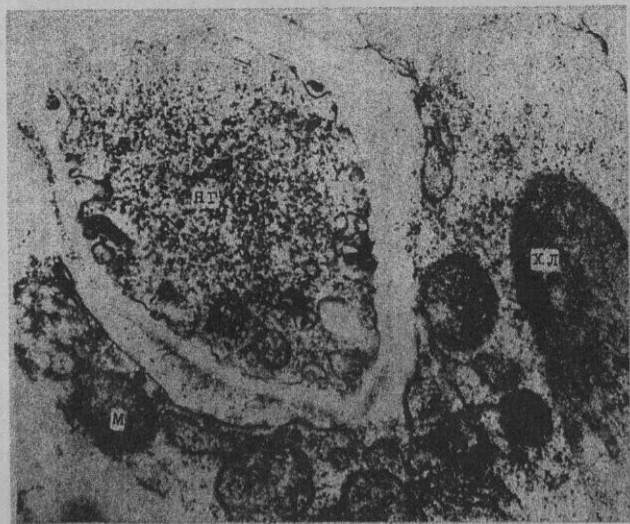


Рис. 16. Скопление органелл клеток хозяина вокруг гаустории. ТЭМ X 15000. (В центре среза – некротизированная гаустория).

брана хлоропласт и тилакоиды, увеличивается количество пластоглобул. На хлоропластах появляются крупные выросты, направленные в сторону гаустории, мембраны хлоропласта разрываются и тилакоиды распадаются, крахмальные зерна выпадают в цитоплазму (17, 18).



Рис. 17. Изменение структуры хлоропластов. ТЭМ X 25300.

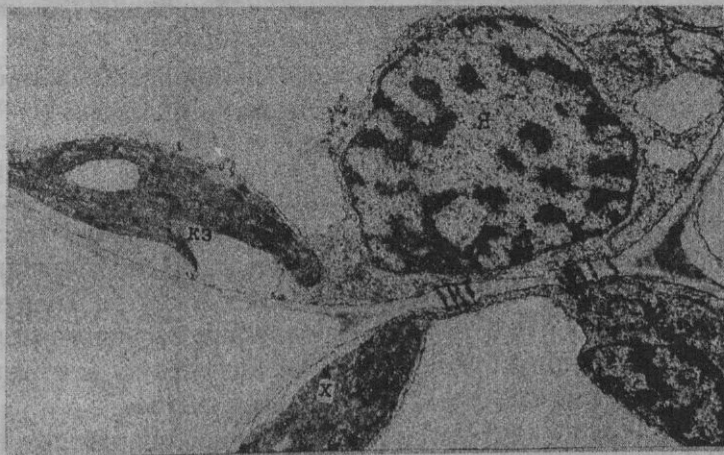


Рис. 18. Разрушение хлоропластов и выпадение крахмальных зерен в цитоплазму. ТЭМ X 13000.

Известно, что в здоровых клетках митохондрии находятся в ассоциации с хлоропластами и занимают пристенное положение, а в инфицированных они концентрируются вокруг гаустории гриба (см. рис. 16, 19). Впоследствии митохондрии набухают, число крист уменьшается и они, расширяясь, занимают периферическое положение.



Рис. 19. Поперечный срез через гаустории. В центре среза воротничок гаустории, (виден развитый митохондриальный аппарат).

ТЭМ X 12000.

Усиленно развивается эндоплазматический ретикулум, цистерны которого собираются вокруг гаустории. В дальнейшем цистерны приобретают агранулярную форму. Аппарат Гольджи располагается возле экстрагаусториальной мембраны, а центральная вакуоль перемещается к стенке клетки, появляется несколько мелких новых вакуолей. Начинается плазмолиз клетки хозяина, местами наблюдается отход плазмалеммы от клеточной стенки.

Отмеченные выше глубокие изменения в инфицированных клетках происходят значительно быстрее в устойчивых растениях. Они приводят к их быстрой гибели, что ограничивает или предотвра-

щает дальнейшее развитие межклеточного мицелия. У восприимчивых растений перераспределение органелл и их разрушение происходят медленно, и гриб успевает формировать урединии и телии. Разрушается ткань хозяина только непосредственно в местах образования сорусов патогена. Соседние с урединиями клетки хозяина функционируют еще долго, обеспечивая тело гриба питательными веществами, необходимыми для производства спор.

Таким образом, сравнительный анализ результатов исследований, проведенных с использованием световой и электронной микроскопии инфекционных структур грибов и инфицированных клеток растений-хозяев, показали, что патогенохозяинное взаимоотношение в каждом конкретном случае имеет специфические структурные и физиологические особенности, проявляющиеся на каждом этапе патогенеза растений и зависящие от вида ржавчинника и его питающего растения-хозяина. Эти особенности можно разделить на две группы закономерностей. Для первой из них – совместимой комбинации патогена и растения-хозяина – характерна правильная ориентация ростковых трубок урединиоспор на филлоплане растений, образование апрессориев над устьичной щелью и антиклинальными стенками эпидермальных клеток (*P. graminis*) или внедрение ростковых трубок через устьичную щель без формирования апрессориев (*P. striiformis*), высокий темп роста межклеточного мицелия, продолжительный период функционирования соседних с сорусами растительных клеток, высокое содержание рибосом и митохондрий в гаусториях по сравнению с межклеточным мицелием.

В случае второй группы – несовместимой комбинации патогена и растения-хозяина – развитие гриба может прекратиться на любом из этапов онтогенеза. В эктофитной стадии ростковые трубки урединиоспор теряют правильную ориентацию, возможны их “израстания”, у апрессориев появляются боковые пальцевидные выросты. В эндофитной стадии развития межклеточного мицелия сопровождается его частичным разрушением. Ослабленный мицелий формирует недоразвитую гаусторию со слабо развитой мембранной системой и низким содержанием митохондрий и рибосом. В отличие от клеток восприимчивых хозяев инфицированные клетки устойчивых растений быстро некротизируются (рис. 20).



Рис.20. Некротизированная клетка мезофилла *Elymus glaucissimus*.
ТЭМ X 17 000.

Разрушение оболочки и деструктивные изменения в органеллах клеток приводят их к гибели. Недоразвитая экстрагаусториальная мембрана плохо справляется с функцией переработки и перекачки содержимого клетки в вегетативное тело гриба. В результате патоген погибает от недостатка питания и, возможно, других факторов, пока еще не вполне выясненных. К последним можно отнести генетически обусловленные структурные и физиолого-биохимические механизмы устойчивости растений, выработанные у них в течение длительной, сопряженной с патогенами эволюции.

6. НАУЧНЫЕ ОСНОВЫ БОРЬБЫ СО РЖАВЧИНОЙ ЗЕРНОВЫХ КУЛЬТУР

Вредоносные организмы являются одним из основных факторов, ограничивающих производство продукции растениеводства. Известный американский фитопатолог D. A. Roberts [281] отмечает, что “эти организмы досаждали и, очевидно, будут досаждают людям, препятствуя их усилиям, и для того, чтобы иметь пищу, одежду и кров, необходимо вести с ними постоянную борьбу”. Под борьбой следует понимать всякую деятельность человека, направленную на сдерживание численности популяций патогенов ниже уровня порога экономической вредоносности.

Методы борьбы с вредоносными организмами разнообразны. В районах, подверженных частым эпифитотиям ржавчины, нельзя рассчитывать на успех, используя лишь один из существующих способов. Современная практика показывает, что эффект борьбы будет зависеть от того, насколько интегрированно будут использованы разнообразные способы.

6.1. Агротехнический метод

В борьбе со ржавчиной зерновых культур определенные положительные результаты дают целевые агротехнические приемы. С их помощью можно добиться уменьшения количества инфекционных начал и повышения устойчивости возделываемых растений к патогену.

Борьбу с накоплением инфекционных начал следует организовывать с момента уборки урожая, когда на стерне и соломе остается огромная масса урединиоспор ржавчины, которые могут заразить падалицу и растущие поблизости восприимчивые дикорастущие злаки. От последних болезнь может перейти к озимой пшенице.

Поэтому сразу же вслед за уборкой урожая необходимо убрать с полей и скирдовать солому.

Ликвидация стерни и падалицы достигается послеуборочным лущением и запашкой почвы. Лучшей борьбой с падалицей является предупреждение ее появления путем предотвращения потери зерна во время уборки урожая.

Вредоносность ржавчины можно снизить изменением сроков посева яровых и озимых зерновых. Для этого посев яровой пшеницы следует провести по возможности в ранние сроки, а озимой – в более поздние. Это удлиняет разрыв между вегетациями этих двух культур, что приводит к гибели основной массы инфекционного начала. Кроме того, ранние посевы так же, как и раннеспелые сорта, созревают раньше и “уходят” от сильного поражения. Загущенный посев повышает поражаемость растений ржавчиной. Существенное значение имеет ранне-весеннее боронование озимой пшеницы. При этом срываются нижние перезимовавшие, зараженные с осени листья, что резко уменьшает количество инфекционного начала.

При планировании структуры посевных полей в хозяйстве следует избегать близости расположения озимых и яровых зерновых. Полив, особенно с использованием дождевальных агрегатов, резко повышает поражаемость культуры.

Удобрение существенно влияет на сопротивляемость растений к ржавчине. Это в первую очередь относится к сортам со средней степенью восприимчивости. Сбалансированное внесение азота, фосфора и калия заметно не влияет на поражаемость растений, а нарушение этого равновесия изменяет восприимчивость растений в ту или иную сторону. Одностороннее повышение дозы азотного удобрения увеличивает вегетативную массу зерновых и снижает их сопротивляемость к ржавчине. Напротив, преобладание дозы калийных удобрений повышает устойчивость культуры к ржавчине [116, 282, 283]. Положительная роль фосфора заключается в ускорении развития растений и сокращении вегетационного периода пшеницы. Таким образом, в районах, подверженных эпифитотиям ржавчины, баланс удобрений, вносимых под пшеницу, должен склоняться в пользу калия и фосфора [283].

Внесение удобрений осенью в таком соотношении под озимую пшеницу повышает зимостойкость и сопротивляемость культуры к ржавчине, а весеннее ускоряет развитие, сокращает вегетационный

период и повышает устойчивость к ржавчине обеих форм пшеницы.

В севооборотах следует избегать близости расположения полей одноименных культур и родственных им кормовых злаковых трав.

6.2. Использование устойчивых сортов

В борьбе со ржавчиной зерновых культур ведущее место занимает внедрение в производство устойчивых сортов. Их возделывание на больших площадях подавляет развитие ржавчины без каких-либо дополнительных затрат и предотвращает возможные потери урожая. Прибавка урожая от введения в Западной Канаде устойчивых к стеблевой ржавчине сортов пшеницы ежегодно составляла более 1 млн т [231].

В 40-е гг. XX в. широкое внедрение устойчивых сортов на полях Северной и Южной Америки, Европы, Африки и Австралии почти предотвратило эпифитотии ржавчины на этих континентах. Аналогичные результаты дала замена районированных поражаемых сортов устойчивыми на Украине и Кавказе, в Казахстане и Приморском крае. По данным А. Е. Чумакова [15], после введения в 1940 г. на Северном Кавказе устойчивых сортов озимой пшеницы на площади 25 тыс. га получена прибавка урожая более 100 тыс. т зерна, а в 1941 г. — более 300 тыс. т.

Однако устойчивость сортов к ржавчине не всегда стабильна и часто недолговечна. Это связано главным образом с изменчивостью возбудителя, появлением в популяции патогена новых рас, обладающих высокой вирулентностью к устойчивым сортам. Поэтому выведение и внедрение в производство устойчивых сортов должно идти темпами, опережающими появление и распространение новых рас патогена.

Различают две формы устойчивости растений к ржавчине: вертикальную и горизонтальную. Если сорт более устойчив к одним, определенным расам патогена, чем к другим, то это устойчивость вертикальная (перпендикулярная, расоспецифическая). Вертикальная устойчивость защищает растения только от некоторых рас. На таких сортах те расы патогена, против которых эффективна устойчивость, не могут репродуцировать, снижается исходное количе-

На таких сортах те расы патогена, против которых эффективна устойчивость, не могут репродуцировать, снижается исходное количество инокулюма.

Чтобы преодолеть устойчивость хозяина, патоген должен обладать сильными генами вирулентности. При бессменном культивировании сортов с вертикальной устойчивостью в популяции гриба происходят отбор и накопление вирулентных к ним рас, и сорт перестает быть устойчивым. Обычно это происходит в течение 4–5 лет. Следовательно, требуется через каждые 4–6 лет выводить новый сорт и внедрять его в производство, чтобы нейтрализовать изменения в расовом составе ржавчины.

Устойчивость растений, направленная равномерно по отношению ко всем расам ржавчины, называется горизонтальной (расонеспецифической, полигенной, полевой, латеральной). Устойчивые сорта слабо поражаются ржавчиной, на них образуется меньшее число сорусов, развитие болезни сильно замедляется [284].

При выработке стратегии борьбы с опасными и изменчивыми фитопатогенами необходимо умело использовать отмеченные выше особенности устойчивости растений. Для того чтобы возбудитель мог поражать растения он должен обладать высокой вирулентностью, способной преодолеть устойчивость хозяина. Чем выше устойчивость хозяина, тем более вирулентным должен быть патоген. Если высоковирулентная раса переходит на восприимчивый сорт, поражаемый менее вирулентными расами, то она оказывается малостойкой и в этом случае стабилизирующей отбор будет действовать против нее, в пользу слабовирулентных рас [284]. При паразитировании высоковирулентного патогена на восприимчивых сортах доля его в популяции гриба сильно уменьшится и патоген, возвращаясь на устойчивый сорт, не сможет вызвать эпифитотию.

Следовательно, вертикальная устойчивость будет стабильной, если развитие болезни начинается на одном сорте и заканчивается на другом. При этом гены устойчивости должны быть локализованы в сортах, на которых эпифитотия заканчивается, их не должно быть в сортах, где начинается развитие болезни. В условиях, когда развитие болезни происходит только на одном устойчивом сорте, непрерывный отбор высоковирулентных рас приводит к довольно быстрой потере устойчивости сорта. Поэтому при возде-

ывании одного и того же сорта в течение длительного времени на обширной площади выгодно использовать сорт с горизонтальной устойчивостью.

В регионах, где эпифитотии ржавчины начинаются на озимой пшенице и заканчиваются на яровой (например, желтая ржавчина на юго-востоке Казахстана) гены устойчивости должны быть сосредоточены на последней культуре, а с первой их следует исключить. Тогда наблюдается следующая картина. Ко времени сильного развития ржавчины озимая пшеница здесь обычно успевает завершить вегетацию, “уходя” от болезни с незначительными потерями. На этой культуре, где отсутствуют сильные гены устойчивости, стабилизирующий отбор будет действовать против высоковирулентных рас. В результате доля последних в популяции патогена сильно сократится. При переходе на яровую пшеницу, обладающую сильными генами или комбинацией сильных генов устойчивости, патоген с таким соотношением рас не может вызвать эпифитотию. Однако на данной культуре отбор будет на стороне высоковирулентных рас, но пока их доля достигнет эпифитотийного размера, яровая успевает завершить вегетацию также с небольшими потерями. В конце вегетации яровой пшеницы ржавчина переходит на озимую, где она и зимует. Дальше цикл повторяется. Это позволяет сохранить яровой пшенице вертикальную устойчивость значительно дольше и ежегодно давать стабильный урожай.

Возникновение частых эпифитотий желтой ржавчины в Нарынкольском и Кегенском районах Алма-Атинской области связано с несоблюдением почти всех упомянутых выше мер ограничения развития болезни. Кроме того, все районированные сорта в высокой степени восприимчивы к ржавчине, они бессменно возделываются здесь в течение многих лет. Да и подбор нужных сортов для специфических горных условий – задача не из легких. Здесь намного короче продолжительность безморозного периода, ниже среднесуточная температура воздуха, несколько другая величина ФАР, больше суммы осадков, иная почвенная разность. Кроме того, выбранный сорт должен удовлетворять запросам производства не только высокой приспособленностью к таким условиям и устойчивостью к основным болезням в регионе, но и высокой урожайностью, хорошими хлебопекарными и товарными качествами зерна. Трудность

преодоления всех этих барьеров и является основной причиной районирования новых сортов вместо старых бесперспективных.

При отсутствии возможности манипуляций на производстве с сортами с вертикальной и горизонтальной устойчивостью следует остановить выбор на сортах с горизонтальной устойчивостью. Культуру с таким генотипом выгодно использовать и тогда, когда один и тот же сорт возделывается на обширной площади в течение многих лет.

Для борьбы с болезнями растений, в том числе в зоне эпифитотий ржавчины, можно использовать многолинейные сорта пшеницы [214], получаемые в селекции путем смешивания семян нескольких составляющих сорт линий. Последние отличаются друг от друга только по генам устойчивости, а в остальном (сроки созревания, высота расположения колосьев, мукомольное качество и т. д.) совершенно сходны. Для патогена такой сорт является как бы смесью различных сортов с вертикальной устойчивостью. Создание многолинейных сортов особых методических трудностей не составляет. Гены устойчивости можно ввести в линии путем бэкроссов, используя в качестве возвратного родителя приспособленный к местным условиям стандартный сорт.

Возникает вопрос, сколько линий должно быть в таких сортах для эффективной борьбы с ржавчиной? Теоретический расчет с гипотетическим сортом и популяцией патогена, а также экспериментальные опыты в полевых условиях [214] показывают, что чем больше линий в сорте, тем лучше он защищен от ржавчины, но при условии, если используемые гены устойчивости будут сильными и не сцепленными с другими нежелательными признаками. Для многолинейного сорта присуща горизонтальная устойчивость, хотя он, как отмечалось выше, состоит из вертикально устойчивых линий.

Есть и противники многолинейных сортов. Они опасаются, что такие сорта будут истощать запасы генов устойчивости, поскольку они будут использованы одновременно, а не последовательно. По их мнению, возделывание в производственных условиях смеси различных генотипов пшеницы приведет к отбору вирулентных рас патогена ко всем генам устойчивости. Кроме того, создание многолинейных сортов представляет собой довольно трудоемкий процесс. Предлагается выращивать каждый отдельный генотип (линию) один раз в 4–5 лет, исключив его из посевов в остальные годы

по всей зоне эпифитотии. Это позволит сохранить вертикальную устойчивость линий (сорта) достаточно долго, предоставить стабилизирующему отбору время для обуздания патогена.

Выбор типа устойчивости пшеницы зависит от состава популяции патогена и генов устойчивости, доступных для использования. Следовательно, обязательными элементами программы борьбы с ржавчиной с использованием устойчивых сортов являются постоянное наблюдение за составом и динамикой рас патогена в регионе, непрерывное изучение имеющихся сортов и проведение селекционной работы с ними для выявления новых источников генов устойчивости. Необходимо учитывать также то, что даже наиболее стойкая в обычных условиях устойчивость растений, может оказаться подавленной при какой-либо чрезвычайной комбинации факторов окружающей среды.

Известно, что развитие болезни зависит от характера и интенсивности взаимодействия трех обязательных факторов: восприимчивости хозяина, агрессивности патогена и погодных условий. Такое взаимодействие обычно называют “треугольником болезни”. Скорость инфекции определяется комбинацией этих факторов (генетическая устойчивость, состояние и возраст растения-хозяина, вирулентность и агрессивность возбудителя болезни, количество осадков, температура воздуха, удобрение, полив и т. д.), в которой любой из них может оказаться лимитирующим.

Кроме прямого влияния условия окружающей среды (погода, агротехника возделывания культуры) могут воздействовать на развитие болезни косвенно, изменяя устойчивость хозяина. Так, полигенная горизонтальная устойчивость больше зависит от условий окружающей среды [284–289]; она выражена у молодых растений значительно слабее, чем у более взрослых. Моногенная же устойчивость отличается стабильностью при различных изменениях условий окружающей среды [284, 288–290]. Эти особенности устойчивости сортов должны находиться постоянно в поле зрения фитопатологов и специалистов сельского хозяйства.

Перед районированием любой сорт зерновых культур подвергается испытаниям на устойчивость к основным вредоносным болезням в регионе. Испытания проводятся на специальных фитопатологических участках на жестком инфекционном фоне. В каче-

стве инокулюма используется смесь высоковирулентных рас патогена или его популяции, собранные из различных экологических условий возделывания культуры.

Изучение устойчивости к стеблевой, бурой и желтой ржавчине перспективных для юго-востока Казахстана сортов озимой и яровой пшеницы нами проводилось на Каскеленском фитопатологическом участке (Алматинская область) в предгорной степной зоне на искусственном инфекционном фоне. Кроме того, в регионе функционируют Илийский (пустынно-степная зона) и Жаланашский (горная степная зона) сортоиспытательные участки, где сорта оцениваются на болезнеустойчивость на естественном инфекционном фоне. Отдельные сорта, представлявшие особый интерес, испытывались нами на экспериментальном участке лаборатории споровых растений Института ботаники и фитоинтродукции МОН РК.

Для инокуляции использовалась смесь высоковирулентных рас *P. striiformis* f. sp. *tritici*, *P. persistens* f. sp. *tritici* и *P. graminis* f. sp. *tritici* и природные популяции патогенов из различных экологических районов. Они доставлялись в запаянных вакуумных ампулах из НИСХИ (с. Отар, Жамбылская обл.). Широко применялись и собственные сборы, осуществляемые ежегодно во время летних экспедиционных работ.

Инокуляция сортов в полевых условиях (на делянках) проводилась в фазе начала трубкования, а учет развития болезни – в фазах молочной (*P. striiformis* и *P. persistens*) и восковой (*P. graminis*) спелости зерна по процентной шкале [202]. В случае необходимости заражение повторялось через 7–10 сут. В лабораторных условиях использовался метод инокуляции отрезков листьев испытываемых сортов [200, 201]. В табл. 18 представлены результаты испытаний сортов на устойчивость к трем видам ржавчины, полученные нами в 1970–1989 гг.

Все сорта растений по отношению к какой-либо болезни делятся на две группы – невосприимчивые и восприимчивые. К первой группе относятся иммунные растения. Такое свойство у них обусловлено генетически и контролируется морфологическими особенностями и физиолого-биохимическими механизмами. Практика показывает, что иммунитет сортов к патогену, поражающему другие сорта того же вида растений, имеет временный

характер. Появление в популяции патогена новых агрессивных рас и изменение условий окружающей среды может превратить иммунный сорт в поражаемый. Например, полная невосприимчивость ко всем трем видам ржавчины сортов озимой пшеницы Аврора и Кавказ в начале их внедрения в производство в последствии довольно быстро сменились высокой поражаемостью. Сорт Безостая 1, также проявивший в первые годы районирования на юге республики высокую устойчивость ко всем трем видам ржавчины, в настоящее время поражается ими в сильной степени.

В зависимости от метеоусловий и состава используемого инокулюма степень поражения испытанных сортов по годам колебалась в значительных пределах. Поэтому их восприимчивость оценивалась по максимальной интенсивности поражения за все годы испытаний. В табл. 19 нами приведены такие показатели пораженности сортов, каждый из которых был подвергнут испытанию на фитоучастке в течение трех и более лет.

По степени податливости к патогену восприимчивые сорта делятся, в свою очередь, на несколько подгрупп. Мы выделяем три таких подгруппы (табл. 19). К первой подгруппе относятся слабовосприимчивые или относительно устойчивые сорта с интенсивностью поражения не выше 20%. Среди озимой пшеницы таких сортов по отношению к стеблевой ржавчине было 64 (40%), к бурой листовой – 33 (39%) и к желтой – 49 (35%), а среди яровой к стеблевой – 10 (28%), бурой листовой – 1(5%) и желтой – 3(18%).

Вторая подгруппа – средневосприимчивые сорта, интенсивность поражения которых колеблется в пределах 21–50%, составлена из озимой пшеницы: по отношению к стеблевой ржавчине – 39 (24%), бурой листовой – 23 (27%) и желтой – 27 (19%) сортов, а из яровой: к стеблевой – 10 (28%), бурой листовой 3 (15%) и желтой – 4 (24%) сорта.

К третьей группе – сильновосприимчивых сортов с интенсивностью поражения более 50% относятся соответственно к стеблевой, бурой листовой и желтой ржавчине 40 (25%), 25 (30%) и 43 (31%) сорта озимой пшеницы и 10 (28%), 13 (65%), 6 (35%) сортов яровой пшеницы.

Таблица 19. Восприимчивость сортов пшеницы к видам ржавчинных грибов

№ п/п	Сорт	Степень поражения, %					Сорт	Степень поражения, %				
		<i>P. graminis</i>	<i>P. persiana</i>	<i>P. striiformis</i>	№ п/п	Сорт		<i>P. graminis</i>	<i>P. persiana</i>	<i>P. striiformis</i>		
1	2	3	4	5	1	2	3	4	5			
Озимая пшеница												
1.	Аврора	3			16.	Бачанка 1	0	10	5			
2.	Аяси	75		85	17.	Безостая 1	85	85	95			
3.	Алма-Атинская 31	50	90	95	18.	Безостая 2	5		5			
4.	Амфидиплоид 146			0	19.	Безенчукская юбилейная	40	50	40			
5.	Амфидиплоид 196	0			20.	Белоцерковская 39			26			
6.	Амфидиплоид 201	0		0	21.	Белоцерковская 177	10		35			
7.	Амфидиплоид 206	0	25*	0	22.	Белоцерковская 184	40		35			
8.	Амфидиплоид 209			2	23.	Белоцерковская юбилейная	50	80	10			
9.	Ан-10	30*		15	24.	Берлик	30	10	0			
10.	Армянка 60	0	15	15	25.	Богарная 56	48		75			
11.	Астра	70	85*	100	26.	Буджак (Б-14)	30	5	30			
12.	Баначанка 1	1	30	0	27.	Бурундайская	3	100	75			
13.	Баня	0	7	5	28.	Василен	20	20	10			
14.	Баркад 47	11		75	29.	Велитинум 97	75		80			
15.	Басманка	5	40	3	30.	Воронежская 17	5	50	10			

31.	Гейсес	100				55. Замена	0	0	0
32.	Горизонт 30	15		30		56. Зерноградка 2	0	75*	10
33.	Гранит	5		50		57. Зерноградская 6	5	40	20
34.	Грекум 439	10	70	5		58. Зернофуражная ППП 125		10	20
35.	Дарина	10	10	10		59. Зирка	7		50
36.	Девиз	7		80		60. Златия	78		90
37.	Днепровская 37	1	5	5		61. Ивановская 12	0	25	40
38.	Днепровская 39	40	5	5		62. Ильичевка	65		
39.	Днепровская 41	100	85	100		63. Интенсивная	90	100	100
40.	Днепровская 58	15	25	80		64. Исток	40	3	20
41.	Днепровская 521	90	100	100		65. Кавказ	2		
42.	Днепровская 775	50		70		66. Казахстанская 50	60		
43.	Днепровская 841	50				67. Кальяя Сона	0		40
44.	Донецкая 5	20		50		68. Каратули 18	5	5	0
45.	Донецкая 58			80		69. Капчгайская 50	60		
46.	Донецкая 79	70	95	95		70. Кентурк	5		100
47.	Донецкая П-И	10	50	30		71. Кызыл Дан	10		80
48.	Донская интенсивная	5	30	0		72. Кыргызская 100	30		
49.	Донская остистая	77				73. Колосистая	25	95	80
50.	Ершовская 9	40	10	1		74. Компал	60	25	5
51.	Жана Жулдуз	98				75. Краснодолопадская 17	81		60
52.	Житница	15		100		76. Краснодолопадская 25	20		55
53.	Загадка	98				77. Краснодолопадская 210	70		15
54.	Залив	30	50	10		78. Краснодарская 39	40		15

1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
79.	Краснодарская 46	66		50	103.	Мутант 48	25		65
80.	Краснодарская 70	30	20	10	104.	Надежная	56		
81.	Кубань 40	40	20	30	105.	Новостепнячка	85		
82.	Куйбышевская	40	5	10	106.	Норко	3		85
83.	Курганская	50	5	20	107.	Одесская К-кололая	1	0	0
84.	Ловрин 34	10	3	5	108.	Одесская полукарликовая	40	100	50
85.	Лютесценс 15	0		10	109.	Одесская 66	10		
86.	Лютесценс 25	72			110.	Одесская 75	80	100	80
87.	Лютесценс 126	100		50	111.	Одесская 83	40	40	75
88.	Лютесценс 801	20	50	10	112.	Одесская Юбилейная	92		95
89.	Мак-Нейр	1	30	0	113.	Оливия	5	80	5
90.	Мария Херсона	5	50	7	114.	Омская озимая	10	10	10
91.	Маяк	85	95	85	115.	Омская тритикале	10	5*	10*
92.	Мильгурм 23	10	10	0	116.	Опакс 1	5	30	40
93.	Мироновская 10	6		7	117.	Опакс 4	10	80	20
94.	Мироновская 19	50	90	40	118.	Орбита	95		
95.	Мироновская 25	10		60	119.	Оренбургская 48	90	100	90
96.	Мироновская 40	30	10	10	120.	Партизанка	5		80
97.	Мироновская 60	15	7	0	121.	Полеп	85		
98.	Мироновская 61	5	80	0	122.	Полукарлик 1	90		1
99.	Мироновская 808	60			123.	Полукарликовая 49	30	100	75
100.	Мироновская Юбилейная	7			124.	Предгорная 2	3		
101.	Миротинка	0		35	125.	Пржевальская 5	40		0
102.	МПК 82-04	0	10	0	126.	Прибой 10	35		10

127.	Прикумская 36	60		27	150.	Херсонская 84	5	20	10
128.	Прикумская 42	5	100	95	151.	Херсонская 153	15	100	90
129.	Прикумская 49	60			152.	Херсонская юбилейная	5		95
130.	Прогресс	20	80	10	153.	Черноземская 212	50	10	0
131.	Промень	3		10	154.	Черноморская	45	20	10
132.	Ранняя 47	80		55	155.	Щедрая	40	15	40
133.	Ростовчанка	95			156.	Штурм	3		0
134.	Санзар	90		50	157.	Эритроспермум 80	85	95	100
135.	Санзар 4	5	5	20	158.	Эритроспермум 103	10	0	70
136.	Сатанга			100	159.	Эритроспермум 127	30		20
137.	Северодонская	20		25	160.	Юбилей	15	10	0
138.	Скаут	50			161.	Южная 12	5	20	10
139.	Сремица	70	7	0	162.	Южноукраинка	35		
140.	Там В 101	10		100	163.	Юннат Одесский	10	50	10
141.	Тарасовская 61	40	30	0	164.	Янтарь 25	50		25
142.	Тарасовская интенсивная	0	15	5					
143.	Тезлишар	100		100					
Яровая пшеница									
144.	Теремковская 10	40	30	40	1.	Актюбинская	80	75	95
145.	Тракия	100		90	2.	Алтайская 49	40		
146.	Харьковская 11	7	3	10	3.	Ан-6	25		60
147.	Харьковская 33	20	50	10	4.	Безенчукская 129	60	80	45
148.	Харьковская 77	0		30	5.	Вера	0	30*	70
149.	Хвальны	1	50	50	6.	Верлд-Сидз 1809	0		

1	2	3	4	5	1	2	3	4	5
7.	Верлд-Сидз 1877	7			22.	Оренбургская 1	40		65
8.	Верлд-Сидз 1912	0			23.	Орхон	40		
9.	Грекум 114	55			24.	Пелла	5		
10.	Жигулевская	3	0	70	25.	Ред-Ривер 68	2		
11.	Зауральская	10	50	80	26.	Россиянка	0	0	80
12.	Казахстанская 3	60	10*	55	27.	Сайгрес	0		
13.	Казахстанская 4	80	35	45	28.	Самарская	25	15*	25
14.	Казахстанская 126	80	100	100	29.	Саратовская 50	50	0	0
15.	Карабалыкская 26	25			30.	Саратовская 51	50	70	100
16.	Краснокутка 6	5			31.	Саратовская 52	5	0	100
17.	Ленинградка 160	56			32.	Узбекская 214	70		
18.	Лютесценс 4	37			33.	Харьковская 46	5		
19.	Лютесценс 180	0	10	0	34.	Эритроспермум 74	75	75	95
20.	Меянопус 26	40			35.	Эритроспермум 512	5		3
21.	Мироновская яровая	2	50*	0	36.	Эритроспермум 841	60	95	100

* Поражение растений сопровождается сильным хлорозом.

Из данных табл. 19 следует, что иммунных сортов среди озимой пшеницы было: к стеблевой ржавчине – 16 (10%), бурой листовою – 3 (4%) и желтой – 20 (14%) сортов, а среди яровой – соответственно 6 (17%), 3 (15%) и 4 (24%).

Таблица 20. Количество и процентное соотношение сортов пшеницы по степени восприимчивости к различным видам ржавчинных грибов

Степень поражения, %	Вид ржавчинных грибов					
	<i>P. graminis</i>		<i>P. persistens</i>		<i>P. striiformis</i>	
	1	2	1	2	1	2
Озимая пшеница (164 сорта)						
0	16	10,06	3	3,57	20	14,39
1-20	64	40,26	33	39,29	49	35,25
21-50	39	24,53	23	27,38	27	19,42
51-100	40	25,16	25	29,76	43	30,94
Итого	159	100	84	100	139	100
Яровая пшеница (36 сортов)						
0	6	16,67	3	15,00	4	23,53
1-20	10	27,67	1	5,00	3	17,65
21-50	10	27,78	3	15,00	4	23,53
51-100	10	27,78	13	65,00	6	35,29
Итого	36	100	20	100	17	100

Примечание: 1– число пораженных сортов, 2– процент пораженных сортов

Если сравнить численность сортов по степеням поражения, то обращает на себя внимание следующая картина. Первое место среди озимой пшеницы занимают относительно устойчивые сорта, второе – сильно восприимчивые, третье – средневосприимчивые и четвертое – иммунные. Такая закономерность характерна по отношению ко всем трем видам ржавчинных грибов.

По яровой пшенице наблюдается несколько иная картина, по отношению к стеблевой ржавчине: по 10 сортов – в трех восприимчивых подгруппах и 6 сортов – в группе иммунных; к бурой листовою: по 3 сорта – в группе иммунных и подгруппе средневосприимчивых, 1 и 13 сортов – в подгруппах слабо- и сильновосприимчивых; к желтой: по 4 сорта в группе иммунных и подгруппе средневосприимчивых, 3 и 6 сортов – в подгруппах слабо- и сильновосприимчивых.

Наши наблюдения восприимчивости сортов к одному из трех видов ржавчинных грибов показали, что каждая из групп устойчивости представлена значительным числом соответствующих сортов. Следовательно, подбор сортов, устойчивых к одному виду ржавчинных грибов, не составляет особого труда. Однако при рассмотрении их устойчивости сразу к двум или трем видам ржавчины отмечается резкое сокращение числа сортов в каждой группе. Так, среди 200 испытанных сортов общее число иммунных к каждому из трех видов ржавчины оказалось 52, а к двум видам ржавчины одновременно – 6, к трем видам – всего один сорт. Однако на практике острота проблемы несколько смягчается ввиду того, что каждый вид ржавчинных грибов приспособлен к определенным экологическим условиям и имеет свой обособленный ареал. Например, основной ареал *P. striiformis* расположен в горных долинах и предгорных степях юго-востока Казахстана и он не распространяется на северные и северо-западные районы республики, где существенный вред яровой пшенице причиняют *P. graminis* и *P. persistens*. Это позволяет успешно манипулировать имеющимся набором сортов против тех или иных возбудителей ржавчины в каждом регионе.

Хотя более половины испытанных сортов проявляет к видам ржавчины среднюю и сильную восприимчивость, остальная их часть состоит из относительно устойчивых и иммунных сортов. Последняя группа представляет особый интерес. Их можно рекомендовать в производство вместо районированных сильновосприимчивых сортов, а также использовать в качестве доноров устойчивости в дальнейшей селекционной работе.

При отборе сортов для рекомендации в производство необходимо обратить внимание на их болезневыносливость (толерантность). Сорты, обладающие таким качеством, всегда дают относительно хороший урожай по сравнению с другими, несмотря на одинаковую с ними степень поражения.

Интересен и такой факт: ряд американских сортов (Верлд-Сидз 1809, Верлд-Сидз 1812, Сайпрес, Ред Ривер 68) проявляют к казахстанским популяциям ржавчинных грибов иммунитет, а другой из того же континента – Гейнес – максимальную восприимчивость. Первый случай, видимо, следует объяснять отсутствием вирулентности

в казахстанских популяциях патогенов к указанным сортам, поскольку они ранее никогда не встречались.

Абсолютную восприимчивость сорта Гейнес, также ранее не имевшего контакта с местными популяциями паразита, мы склонны считать как следствие его родословной. Вполне вероятно, что при выведении его были использованы сорта пшеницы, возделывавшиеся длительное время в странах Центральной и Средней Азии. В этих странах со сходными природно-климатическими условиями небольшое число хозяйственно-ценных сортов занимает большие площади и задерживается на производстве длительное время. Это позволяет патогенам накапливать в популяциях соответствующие гены вирулентности. По возвращении сортов на историческую родину, они, сталкиваясь с генотипом патогена родительских форм, поражаются в сильной степени.

О близости генотипов вирулентности популяций ржавчинников злаков Казахстана и Средней Азии свидетельствуют следующие наши исследования [294]. Определялась вирулентность 102 клонов бурой листовой ржавчины, выделенных в Алматинской области с мягкой пшеницы Днепровская 521 и *Aegilops cylindrica* к моногенным линиям пшеницы сорта Тэтчер с генами Lr: 1, 2a, 3a, 3d, 10, 14, 16, 17, 18 и сорта Кавказ с геном Lr26. Результаты показали, что в популяции с большой частотой встречаются клоны с генами авирулентности к линии Lr1 (8,7% на пшенице и 32,1% на эгилопсе), Lr2a (соответственно 8,7 и 28,6%) и Lr3d (54,3 и 64,2%), что идентично с популяциями, встречающимися в Средней Азии. Частота встречаемости этих генов в популяциях патогена из Западного Казахстана, Сибири и Европы крайне низка [295–301].

6.3. Химический метод

Агротехнические приемы в какой-то степени сдерживают развитие ржавчины, но не могут предотвратить вспышку болезни. Да и в хозяйстве эти приемы часто не соблюдаются. Поражаемые сорта сменяются на устойчивые также несвоевременно и далеко не везде. Все это повышает вероятность эпифитотии ржавчины и вынуждает хозяйства прибегать к химическим методам борьбы.

Применение химических средств борьбы сопряжено со значительными дополнительными затратами материальных и трудовых ресурсов. Поэтому использование данного метода будет оправданно только в случае угрозы эпифитотии болезни, устанавливаемой точными прогнозами.

Химические вещества как неорганического, так и органического происхождения, применяемые в защите растений, должны обладать следующими свойствами: высокой токсичностью против возбудителей болезней, безвредностью или минимальной токсичностью для человека, обрабатываемого растения и других живых существ, хорошей удерживаемостью на филлоплане или проницаемостью в ткани защищаемого растения, дешевизной и экономичностью при использовании и устойчивостью при хранении.

По характеру действия на возбудителей заболеваний различают защитные и лечебные фунгициды. Большинство современных фунгицидов относится к первой группе. Они предупреждают заражение растений, уничтожая возбудителей заболеваний до внедрения в ткани растения-хозяина, но мало эффективны против уже внедрившихся в растения патогенов. Поэтому их применяют до возможного срока заражения растений.

В связи с тем что растения инфицируются ржавчиной в течение всего вегетационного периода культуры, обрабатывать посевы защитными фунгицидами можно и после появления урединиев гриба. Однако использование их в начальный период инфекции максимально снижает начальную силу патогена.

К фунгицидам защитного действия относятся в основном контактные препараты. Они не проникают в растение в количестве, способном подавить развитие болезни, а остаются на филлоплане и действуют на патоген при непосредственном контакте с ним.

Напротив, лечебные системные фунгициды, а также продукты их распада, попадая в растение, перемещаются в тканях в безопасном для него количестве и предотвращают заражение всего растения. Фунгициды лечебного действия предназначены для борьбы с патогеном после того, как уже произошло заражение растений. Они тормозят рост и развитие и уничтожают уже внедрившихся в растение возбудителей заболевания.

В табл. 21. показаны результаты наших полевых опытов по выяснению характера действия некоторых фунгицидов, рекомендуемых против ржавчин зерновых культур [302]. В первом случае растения (яровая пшеница Казахстанская 126) обрабатывались фунгицидами до заражения стеблевой ржавчиной, а во втором – через 3 сут после инокуляции урединиоспорами той же ржавчины. Эффективность фунгицидов определялась через две недели после инокуляции растений.

Таблица 21. Действие фунгицидов против *P. graminis* f. sp. *tritici* (сорт Казахстанская 126)

Фунгициды и их концентрация, %	Интенсивность развития ржавчины, %, на растениях	
	обработанных до заражения	обработанных после заражения
Контроль (вода)	24,5	25,5
Цинеб 0,5	2,5	16,0
Анилат 0,5	6,0	12,7
Сера коллоидная 1,0	7,0	20,7
Плантваск 0,5	4,7	10,5

Данные табл. 21 свидетельствуют о том, что цинеб и коллоидная сера обладают явно выраженным защитным (профилактическим) действием. Они снизили интенсивность развития стеблевой ржавчины при обработке растений до заражения в 10 и 3,5 раза, а после заражения незначительно – всего на 11,5 и 4,2% соответственно.

Действие анилата и плантваска против стеблевой ржавчины имеет лечебный характер. Обработка ими уже зараженных растений снижала интенсивность развития болезни в 2 раза и более (12,7 и 10,5%). Они обладают также хорошими защитными свойствами (6,0 и 4,7%).

Механизм действия фунгицидов на защищаемые растения и возбудителей все еще слабо изучен. К числу важных проблем относятся исследование возможности поступления фунгицидов в ткани растения и клетки гриба, изучение влияния действующего вещества и продуктов его разложения на физиолого-биохимические процессы, протекающие в клетках хозяина и патогена, выясне-

ние действия фунгицидов на взаимоотношения паразита и питающего растения. Широкое исследование этих вопросов позволит лучше использовать имеющийся огромный арсенал фунгицидов и получить высокий экономический эффект от химического метода защиты растений.

Действие фунгицидов на патоген проявляется по-разному. В одних случаях инфекционные структуры гриба превращаются в бесструктурные сгустки протоплазмы и в конце концов грибница полностью распадается, в других снижается спорообразующая способность патогена, а сформировавшиеся споры имеют пониженную энергию прорастания или не прорастают вовсе. Часто происходит лизис оболочек спор. Иногда ростковые трубки спор теряют ориентацию и погибают. Наблюдается и такое явление: продукты распада фунгицида вступают в реакции с некоторыми ферментами или другими соединениями клетки хозяина и превращаются в более токсичное для гриба вещество.

Одни фунгициды связывают жизненно важные катионы клеток патогена, преобразуя их в недоступную для гриба форму, другие приводят к коагуляции белков и разрушению ферментных систем, третьи отрицательно влияют на окислительно-восстановительные процессы, нарушая синтез и использование витаминов. Все это в конечном счете снижает общую активность гриба, нарушает жизненные функции спор и грибницы и зачастую полностью разрушает инфекционное начало.

У растений под влиянием фунгицидов обмен веществ изменяется в сторону, неблагоприятную для гриба, что является следствием повышения в них содержания фенольных соединений и увеличения активности протеолитических ферментов. Обмен веществ таких растений приближается к таковому устойчивых по природе растений. Нередко подобное изменение сопровождается повышением болезневыносливости (толерантности) растений.

Среди современных фунгицидов встречаются препараты, влияющие в некоторых климатических условиях на физиологическое состояние защищаемых растений. Например, медьсодержащие фунгициды вызывают в условиях высокой продолжительной влажности ожоги листьев и их преждевременное отмирание.

Особый интерес представляют фунгициды из класса триазолов,

например триадимефон (коммерческое название байлетон), синтезированный в 1976 г. фирмой Bayer в ФРГ. В настоящее время выпускается более 20 фунгицидов этого класса соединений. Все они системного действия. Триазолы нарушают функции клеточных мембран патогенов, основным структурным компонентом которых является эргостерин. Они инактивируют фермент стерин-с-14-димилазу, ответственный за превращение эбурикол в мембранный компонент эргостерина. Блокировка этого фермента приводит к разрушению мембранных структур грибов и их гибели.

Фунгициды класса триазолов быстро проникают в растительные ткани и распространяются по растению, достигая очагов инфекции в любом его органе. Байтан и раксил транспортируются не только через листья, но и через корни из почвы или из семян после их обработки, обеспечивая защиту проростков от различных заболеваний [303].

Применение фунгицидов, как всяких других пестицидов, регламентируется рядом факторов санитарно-гигиенического и экологического характера. Превышение дозы от установленной нормы может привести к накоплению фунгицидов или продуктов их распада в урожае в количестве, опасном для здоровья человека и животных. Некоторые фунгициды, дающие положительный эффект по прямому назначению, могут отрицательно влиять на полезную микрофлору, микро- и макрофауну, загрязнять водоемы, воздух и почвы. Поэтому при подборе нужных фунгицидов необходимо тщательно ознакомиться с характеристикой и рекомендациями по применению препаратов, обязательно учитывать последствия их использования для окружающей среды и возможные накопления в урожае остаточных количеств.

Для предотвращения накопления в почве химических соединений одной группы рекомендуется применение фунгицидов из разных классов. Кстати, при этом предупреждается приспособление патогена к одноименным фунгицидам и сравнительно долго сохраняется эффективность каждого из них.

Максимальная эффективность фунгицидов достигается при их равномерном распределении на поверхности защищаемой культуры. С этой целью действующее вещество препарата разбавляют наполнителем и выпускают их в виде дустов или препаратов.

Для химической борьбы с ржавчиной зерновых культур используется преимущественно опрыскивание посевов с помощью наземной и авиационной техники. В зависимости от нормы расхода рабочей жидкости различают высокообъемные (с помощью наземной аппаратуры) и малообъемные (посредством специальной наземной или авиатехники) опрыскивания. При малообъемной обработке концентрацию рабочего раствора увеличивают во столько раз, во сколько снижают норму его расхода на единицу обрабатываемой площади. При этом размеры капель жидкости, нанесенной на поверхность растений, уменьшаются, а число их на той же поверхности несколько возрастает.

В последнее время в защите растений все чаще используется ультраобъемное опрыскивание посевов. Это позволяет снизить норму расхода препарата до 1–3 кг/га, что очень важно как по экономическим, так и по экологическим соображениям.

При обычном опрыскивании поверхности растения достигает около 25% препарата, а остальное количество попадает на почву либо уносится ветром и загрязняет окружающую среду. В связи с этим польские ученые предлагают применение электростатического заряда [304]. При этом между заряженными каплями жидкости, а также каплями и растением, обладающим потенциалом земли, возникают электрические силы. Они взаимно отталкивают капли, вследствие чего струя рабочей жидкости имеет значительно больший объем по сравнению с традиционным способом опрыскивания. Одновременно заряженные капли притягиваются всей поверхностью растения, что позволяет покрыть раствором фунгицида и нижнюю поверхность листьев, и другие труднодоступные части растения и сократить изокINETический снос рабочей жидкости.

Определенный интерес представляет химическая иммунизация растений против возбудителей болезней фунгицидами иммунизирующего действия. Под влиянием последних изменяются физико-химические свойства клеток растений, а патоген, поглощая измененные продукты обмена хозяина, гибнет. Приобретенная таким путем устойчивость растений может сохраниться и в репродукции в последующие 3–4 года [305]. Для химической иммунизации растений используются системные фунгициды органического происхождения.

Ниже приводим ассортимент некоторых фунгицидов, рекомендованных в странах СНГ для борьбы с ржавчиной зерновых культур.

Анилат – моноэтаноламиновая соль сульфаниловой кислоты. Фунгицид контактного действия. Малотоксичен для теплокровных, обладает слабой способностью накапливаться в организме. ПДК (предельно допустимая концентрация) в воздухе рабочей зоны 1 мг/м^3 . Последняя обработка пшеницы – за 20 дней до уборки урожая. Рекомендован для обработки этой культуры в период вегетации при норме расхода 5 кг/га . Первые обработки следует проводить при обнаружении первых урединиев ржавчины, повторные – через 10 дней.

Афос – 0,0-дифенил-1-ацетокси-2,2,2-трихлорэтил-фосфат. Малотоксичен для теплокровных. Рекомендован для обработки пшеницы в период вегетации 1%-ной суспензией препарата при норме расхода 6 л/га . За сезон проводятся три опрыскивания, последнее – за 20 дней до уборки урожая.

Байлетон (триадимефон) – 3,3-диметил-1-(1-н-1,2,3,4-триазол-ил-1)-1-(4-хлорфенокси) бутанол-2. Среднетоксичен для теплокровных. Вызывает кратковременное раздражение кожи. Используется против широкого круга болезней растения. В борьбе со ржавчиной пшеницы рекомендуется $0,5\text{--}1 \text{ кг/га}$ препарата при концентрации рабочей суспензии 0,2%. Обладает лечебным действием, поэтому первую обработку растений следует проводить несколько позже обнаружения первых признаков болезни.

Поликарбацин (метирам, полирам) – двойная соль N,N-этиленбис (дитиокарбомат) цинка и N,N-этиленбис (тиокарбомоил) дисульфида. Фунгицид защитного контактного действия. Малотоксичен для теплокровных. Токсичен для рыб. Последняя обработка допускается за 20 сут до уборки урожая. Рекомендован для опрыскивания растений в период вегетации при норме 5 кг/га . Первую обработку посевов данным препаратом следует проводить до появления болезни (по прогнозу) или при образовании урединиев первой генерации, вторую и третью – с интервалом в 10 сут.

Цинеб – N,N-этиленбис (дитиокарбомат) цинка. Фунгицид защитного контактного действия. Малотоксичен для теплокровных. Способность к накоплению в организме выражена слабо. Умеренно токсичен для рыб. Последняя обработка культур – за 20 дней до

уборки урожая. Рекомендован для опрыскивания растений 0,4%-ной суспензией препарата при норме 3–4 кг/га. Первая обработка – до начала болезни (по прогнозу или с появлением первых урединий ржавчины), вторая и третья – с интервалом в 7–10 сут.

Значительный интерес представляют открытые в последнее время фунгициды, подавляющие биосинтез эргостерола у грибов. Они имеют широкий спектр фунгитоксичности, в том числе, против ржавчинных грибов. Из фунгицидов данной группы в сельском хозяйстве Японии используются бугаобат, денмерт, триаримол, нуаримол, имазалил, прохлораз, трифмулизол [306]. Обладая высокой степенью системности, они подавляют развитие грибов при низкой дозе без фитотоксического действия.

В список препаратов, разрешенных для применения в сельском хозяйстве и рекомендованных против ржавчины злаков, в последние годы включены:

Байфидан – 25%-ный концентрат эмульсии. Норма расхода – 0,5 л/га. Наносится опрыскиванием.

Импакт – 12,5%-ный суспензионный концентрат. Норма расхода – 1 л/га. Наносится опрыскиванием.

Тилт – 25%-ный концентрат эмульсии. Норма расхода – 0,5 л/га. Наносится опрыскиванием.

Фадельморф – 20%-ный концентрат эмульсии. Норма расхода – 2,5 л/га. Опрыскивание эффективнее в смеси с поликарбацином (80%-ный смачивающийся порошок). Норма расхода – 3 кг/га.

Цинеб – 80%-ный смачивающийся концентрат. Норма расхода – 2–3 кг/га. Наносится опрыскиванием.

В Индии против желтой ржавчины пшеницы рекомендованы беноданил (2-йодобензанилид), тридеморф или каликсин (N-тридецил-2,6- диметилморфолин), RH 124, или BT (4-N-бутил-1,2,4- триазол), плантвакс (5,6- дигидро-2метил-1,4-оксатилин-3-карбоксамид-4,4-диоксид) и дитиокарбоматы–дитан M45, дитан Z78, а также смесь RH124 с дитаном M45 [307]. Из них наиболее эффективны системные фунгициды RH124 и беноданил.

Среди фунгицидов, рекомендованных в последние 10–15 лет против ржавчины зерновых культур, самым распространенным в ряде зарубежных стран является байлетон (триадимефон), а в бывшем СССР – дитиокарбоматы (цинеб, пероцин, поликарбацин) [308–311].

Положительные результаты в борьбе против желтой ржавчины дает обработка семян фунгицидами. Так, при их обработке смесью триадименола и фуберидазола (15–20 г/100 кг) замечено снижение заражения растений пшеницы в течение 7–9 недель. Комбинирование способов применения фунгицидов (обработка семян и опрыскивание растений) оказалось еще более эффективным [312]. Хорошие результаты были получены также при внесении в почву семенами (при посеве) гранулированных триадиминола, триадимефона и флутриафола [313].

При работе с фунгицидами необходимо строго соблюдать правила техники безопасности и производственной санитарии. Особое внимание следует уделить выполнению мер безопасности при работе с сильнодействующими, высокотоксичными и летучими пестицидами. Лица, допущенные к работе с ядохимикатами, должны быть хорошо проинструктированы и специально обучены обращению с ядовитыми веществами и оснащены индивидуальными средствами защиты (респираторы, перчатки, очки, комбинезоны), а приготовление рабочих жидкостей и заправка ими машин максимально механизированы.

6.4. Биологический метод

Вредители и возбудители болезней растений часто сами подвергаются нападению вредоносных для них агентов. Некоторые из них в настоящее время используются в качестве биологических пестицидов. Расширение исследовательских и практических работ в данном направлении имеет большую перспективу в связи с тем, что широкое внедрение в производство биологического метода борьбы с вредоносными организмами не оказывает на окружающую среду загрязняющего действия, что часто наблюдается при применении химических методов.

В природе обнаружено около 2000 видов грибов, которые способны колонизировать другие виды грибов [314]. Многие из них являются природными антагонистами и паразитами фитопатогенных грибов и отчасти контролируют развитие последних.

Эпифитотии паразитарных заболеваний растений возникают обычно при нарушении естественного равновесия, сложившегося

между патогеном и его хозяином. Этому очень часто способствует хозяйственная деятельность человека. В такой ситуации поправить положение удастся только при организации рациональной стратегии установления новых биологических взаимоотношений между упомянутыми двумя системами, причем в пользу второй и неблагоприятных для развития первой.

Одним из путей достижения этой цели являются поиск и использование естественных антагонистов возбудителей болезней растений. Среди естественных врагов ржавчинников особый интерес представляют микофильные грибы. Они отличаются существенной гиперпаразитической и антибиотической активностью против своего хозяина, способны колонизировать сорусы ржавчинников в эцио-, урединио- и телиостадиях.

Отрицательное воздействие микропаразитов на развитие возбудителей ржавчинников проявляется в виде разрушения спор и мицелиев грибов, снижения у них способности к продукции новых спор. Поражение микофилом отрицательно влияет и на перезимовку ржавчинных грибов.

В качестве микофунгицидов микофильные грибы можно использовать при решении ряда сложных задач как теоретического, так и практического характера. К ним относятся поиск и подбор наиболее перспективных видов, изучение их биоэкологических особенностей развития, разработка способов размножения и расселения гиперпаразита среди посевов защищаемой культуры. При этом выбранный гиперпаразит должен отличаться высокой плодовитостью и экологической пластичностью, проявлять максимальную агрессивность против своего хозяина и удерживать в полевых условиях развитие вредоносного объекта ниже уровня порога вредности. Эти показатели будут определять экономическую целесообразность применения рекомендуемого гиперпаразита.

Сорусы ржавчинных грибов поселяются со многими паразитными и полупаразитными грибами, относящимися к различным систематическим группам. К ним принадлежат виды из родов *Acladium*, *Alternaria*, *Aphonocladium*, *Arthobotrys*, *Botrytis*, *Cephalosporium*, *Cladosporium*, *Darluca*, *Echinobotryum*, *Fusarium*, *Penicillium*, *Phoma*, *Phyllosticta*, *Scopulariopsis*, *Sepodonium*, *Sporotrichum*, *Trichosporium*, *Trichothecium*, *Verticillium* и др. [314–322].

Наши систематические полевые наблюдения и просмотр имеющегося гербария, собранного из различных природно-климатических зон Казахстана в последние 20 лет, показали, что на ржавчинных грибах злаковых растений республики наиболее распространен микофильный гриб *Darluca filum* (Biv.) Cast. (табл. 22). Он относится к порядку *Sphaeropsidales* класса *Deuteromycetes*. Пикниды гриба полупогруженные, иногда поверхностные, буро-черные, округлые, 135–165 мкм в диам., с хорошо заметным верхушечным устьищем, с орнаментированной поверхностью. Стилоспоры гиалиновые, удлинено-веретеновидные, с одной перегородкой, 14–17x4–7 мкм.

D. filum сильно поражает урединии, а телии заселяются довольно редко. При поражении изменяется структура соруса, его обычно яркий оранжевый и бурый цвета приобретают грязно-сероватый оттенок, разрушается споровая масса в зоне действия гиперпаразита. Если поражение сильное, то продукция урединиоспор в урединиях прекращается, а ранее сформировавшиеся споры теряют способность к прорастанию.

Из данных табл. 22 видно, что *D. filum* сильнее поражает *P. pygmaea*, *P. coronata*, *P. persistens* f. sp. *agropyri*, *P. bromina*, редко встречается на *P. hordei* и *P. lasiagrostis*. Многолетние наблюдения показали, что этот гиперпаразит на *P. pygmaea* и *P. coronata*, особенно на *Calamagrostis epigeios*, развивается ежегодно, причем в сильной степени.

На *P. persistens* f. sp. *agropyri* *D. filum* развивается также довольно интенсивно, но нерегулярно, лишь в отдельные годы. То же мы наблюдали в урединиях *P. graminis* на различных дикорастущих злаках, а в урединиях на пшенице он развивался слабо и также нерегулярно. В сорусах *P. striiformis* данный гиперпаразит нами не был отмечен.

Ареал *D. filum* весьма широк. Он встречается во всех природных зонах Казахстана, особенно часто в предгорной степной зоне, несколько слабее в горном поясе и пустынной зоне. Максимальное развитие гиперпаразита в пустынной зоне протекает обычно в июне, а в предгорной степной зоне и горных долинах в июле-августе. В зависимости от погодно-климатических особенностей года за период вегетации *D. filum* дает несколько поколений, которые, как правило, совпадают с соответствующими генерациями урединиев —

Таблица 22. Встречаемость и степень развития *Darlucа filum* в сорусах ржавчинных грибов

Растение-хозяин	Ржавчинный гриб	Встречаемость	Стадия развития хозяина	Степень развития гиперпаразита
<i>Elytrigia repens</i>	<i>P. persistens</i>	Нерегулярно	II	3
	<i>P. agropyri</i>	«	III	-
	<i>P. coronata</i>	Нерегулярно, но часто	II III	2 1
<i>Triticum aestivum</i>	<i>P. persistens</i>	Нерегулярно, редко	II III	1 -
	<i>P. graminis</i>	«	II III	1 -
<i>Calamagrostis epigeios</i>	<i>P. pygmaea</i>	Регулярно	II III	3 2
	<i>P. coronata</i>	«	II III	3 2
Виды рода <i>Agrostis</i>	<i>P. agrostidis</i>	Нерегулярно	II III	1 -
Виды рода <i>Bromus</i>	<i>P. bromina</i>	«	II III	3 -
	<i>P. coronata</i>	«	II III	2 1
Виды рода <i>Poa</i>	<i>P. poarum</i>	«	II III	2 -
	<i>P. graminis</i>	«	II III	2 1
		<i>U. poae</i>	«	II III
Виды рода <i>Elymus</i>	<i>P. elymi</i>	«	II III	2 1
	<i>P. graminis</i>	«	II III	2 -
		<i>P. coronata</i>	«	II III
Виды рода <i>Hordeum</i>	<i>P. hordei</i>	«	II III	1 -
<i>Achnatherum splendens</i>	<i>P. lasiagrostis</i>	«	II III	1 -
<i>Psathyrostachys juncea</i>	<i>P. hordei</i>	«	II III	2 1

Примечание: 1. Римскими цифрами в 4-ой графе обозначены стадии развития ржавчины; 2. Арабские цифры в 5-ой графе означают: 3 – сильное, 2 – среднее и 1 – слабое развитие гиперпаразита.

ржавчинных грибов. Инкубационный период *D. filum* в зависимости от температуры окружающей среды длится 4–7 сут. Он хорошо развивается на обычных питательных средах, что облегчает решение проблемы размножения и использования его на практике.

К числу распространенных на ржавчинниках микофильных грибов относится также *Trichothecium roseum*. Патогенность чистых культур этого гриба была проверена инокуляцией пшеницы, зараженной ржавчиной [316]. При микроскопическом исследовании обнаруживалось проникновение мицелия вторичного паразита в споры ржавчинного гриба. Их совместное выращивание показало угнетение прорастания урединиоспор. При опрыскивании больных ржавчиной растений споровой суспензией гиперпаразита отмечено снижение степени развития ржавчины на пшенице.

Определенный интерес, как вторичный паразит ржавчинных грибов, представляет почвенная бактерия *Xanthomonas uredovorus*. Она заражает раскрывшиеся сорусы ржавчины различными путями: дождевыми каплями, ветром, насекомыми. От заражения урединиопустул до появления первых признаков поражения проходит всего 2–3 сут. Развитию бактерии способствуют высокая влажность и температура воздуха окружающей среды в пределах 23–27 °С.

Множество видов микроорганизмов (бактерий, грибов, актиномицетов) проявляет антибиотическую активность против ржавчинных грибов. Углубленное исследование этого явления позволит расширить возможности использования их в качестве биологических фунгицидов.

Серьезного внимания заслуживают перекрестная защита и индуцированная устойчивость растений к инфекционным заболеваниям. Существует предположение о том, что растения, подобно животным, обладают иммунитетом к патогенам. Инфицированные непатогенным агентом растения нередко становятся более устойчивыми или даже невосприимчивыми к обычным для них патогенным грибам. Отдельные органы или ткани таких растений проявляют *in vitro* также фунгистатическое действие.

Замечено также изменение устойчивости растений под влиянием авирулентных микроорганизмов. Оно может происходить различными путями. Например, это может быть результатом блокиров-

ки такими агентами устьичных щелей хозяина. Значение отмеченного явления существенно, так как ржавчинные грибы внедряются в растение преимущественно через устьица. Реальность такого эффекта показана в опытах по перекрестной защите пшеницы от *Puccinia recondita* с помощью обработки ее возбудителем ржавчины овса *P. coronata* f. sp. *avenae* [323].

Функция авирулентных рас ржавчины как протектора не ограничивается блокировкой пути проникновения совместимого патогена, они могут диффундировать в инфекционную каплю фунгицидные вещества, тормозящие прорастание урединиоспор вирулентной расы, или, проникая в верхние слои клеток растения и разрушаясь там, активизировать процессы защиты от агрессивной расы. Установлено, что в таких клетках индуцируется синтез веществ типа фитоалексинов и различных соединений из групп фенолов и хинонов, повышается активность окислительно-восстановительных и гидролитических ферментов. Все это в конечном счете изменяет восприимчивость растения и оно становится менее подходящим для развития патогена. Теоретически можно предположить, что эти вещества с характерной для них растворимостью, подобно системным фунгицидам, в состоянии передвигаться от мест синтеза на значительные расстояния к местам инокуляции, хотя окончательных доказательств, связывающих известные случаи перекрестной защиты с передвижением фитоалексинов, пока еще не получено.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В настоящее время, по некоторым данным, существует лишь около 0,2% из всех живых организмов, когда-либо появившихся на нашей планете. Остальные вымерли в результате широкомасштабных катастроф (тектонических процессов, раскола и дрейфа континентов) и глобальных климатических изменений (оледенения, потепления, наступления и отступления морей и т. д.) или исчезли безвозвратно, уступив место другим, более приспособленным видам.

Разделение живых организмов на автотрофов и гетеротрофов, видимо, изначально заложено самой сущностью жизни, так как только с одной из этих групп она не была бы возможной. Первоначальные примитивные формы взаимоотношений авто- и гетеротрофных организмов постепенно приобрели современный характер и разнообразие, пройдя бесчисленное испытание временем на протяжении длительной геологической истории Земли. Одной из таких форм являются паразитохозяинные взаимоотношения, в частности взаимоотношение фитопатогенных грибов с растениями.

Среди паразитных грибов наиболее многочисленную и экономически важную группу составляют ржавчинные грибы. Это древнейшие и процветающие в настоящее время организмы, предковые формы которых паразитировали на древовидных папоротниках еще в силуре. В науке известно около 6 тыс. видов современных ржавчинников. Многие из них очень вредоносны, являются возбудителями ряда массовых болезней сельскохозяйственных, технических, лекарственных, плодово-ягодных и других растений и известны под общим названием **ржавчина**.

Наибольший вред ржавчина наносит зерновым культурам. Несмотря на современные достижения науки и техники, в настоящее

время ежегодные потери от этой болезни оцениваются в среднем около 10% мирового производства зерна. По другим видам возделываемых растений потери от ржавчины также весьма ощутимы.

Для многих ржавчинных грибов характерна гетероциция, т. е. разнохозяйность – развитие одного и того же гриба в течение онтогенеза последовательно на двух, в систематическом отношении совершенно разных растениях. Например, промежуточными хозяевами у ржавчинных грибов, поражающих злаковые растения, могут быть различные травянистые и кустарниковые растения, растущие в тех же местах, где гриб формирует свои урединии и телии на соответствующих злаках. При отсутствии во флоре региона одного из этих хозяев ежегодное возобновление полноциклового ржавчинника теоретически не должно иметь место. На самом же деле, в зависимости от природных и климатических особенностей мест обитания довольно часто наблюдается отклонение от такого полноциклового типа развития в сторону различных его модификаций – выпадение из цикла развития гриба отдельных его стадий. Так, например, в условиях с относительно мягкой зимой (юг Казахстана) перезимовка некоторых видов злаковых ржавчин возможна не только в телиостадии, но и в виде урединиив и урединомицелия в живых растениях – озимых культурах и невымерзающих частях многолетних дикорастущих злаков. Такие виды составляют большинство среди всех, зарегистрированных в республике. У некоторых из них все еще в науке не известны спермогониальные и эциальные стадии, а у остальных, хотя они и известны, но не обнаружены в Казахстане.

Выпадение из цикла развития ржавчинника промежуточных стадий в значительной степени расширяет экологическую валентность гриба. Он становится независимым от промежуточного хозяина. Не исключается также возможность перезимовки и развития гриба на промежуточных хозяевах в виде многолетнего мицелия. Такое предположение основано на наших многолетних наблюдениях за развитием *Puccinia rugmaea* на *Berberis heteropoda* в Главном ботаническом саду.

Следовательно, в результате трофического фактора возможно разделение одного полноциклического ржавчинника на два самостоятельных однохозяйных вида – на основе Endo- (0, I) и Hemi- (II,

III) форм, развивающихся на представителях разных семейств сосудистых растений.

В условиях с суровой зимой, к которым относятся северные и центральные области страны, где морозы нередко достигают -40°C и более и часто такие холода сопровождаются отсутствием или тонким покровом снега и сильными ветрами, возможность перезимовки ржавчинника в урединиостадии исключается. В таких условиях весеннее возобновление грибов возможно только от телиоспор через соответствующих промежуточных хозяев или от урединиомицелия, перезимовавших в живых тканях многолетних злаков и озимых культур. Возможна также постоянная интродукция некоторых, характерных для Казахстана видов ржавчинников в форме эцио- и урединиоспор, воздушным путем, из соседних стран.

В условиях Казахстана перезимовка урединиоспор ржавчинных грибов невозможна. На открытом воздухе они в течение 2–3 недель теряют всхожесть и вскоре погибают. Этот процесс резко ускоряется при прямом освещении солнечным светом и периодическом увлажнении (роса, дождь). Экспериментально доказана также невозможность передачи инфекции семенами злаков.

Ржавчинные грибы сильно различаются между собой по трофической специализации. При этом одни виды многоядны в гаплоидной фазе, а другие – в диплоидной. Среди экономически важных видов у *P. graminis* в Казахстане выявлено 8 специализированных форм, развивающихся на соответствующих хлебных, кормовых и других дикорастущих злаках. Остальные виды поражают значительно меньшее число злаков или строго узкоспециализированы.

Из более 400 видов злаков, произрастающих на территории Казахстана, на 138 видах паразитируют 56 видов ржавчинных грибов. По типу развития последние делятся на две группы: *Hemi-Uredinales* – 30 видов и *Eu-Uredinales* – 26 видов. Промежуточными хозяевами для них зарегистрированы 84 вида растений, относящихся к 43 родам и 16 семействам.

Распространение ржавчинных грибов на территории республики необходимо рассматривать в тесной связи с ареалами их растительных хозяев и климатическими условиями отдельных регионов. В степной зоне, включая лесостепную, встречаются 36 видов злаковых ржавчин, в полупустынной – 26, пустынной – 25, в горных

провинциях: Алтайской – 25, Южно-Уральско-Мугоджарской – 6, Саур-Тарбагатайской – 16, Джунгарской – 31, Северо-Тянь-Шаньской – 49 и Западно-Тянь-Шаньской – 31. По поясам гор, например в Заилийском Алатау, зарегистрировано: в предгорной степи (700–900 м над ур. м.) – 35 видов, нижнегорном поясе (900–1700 м) – 23, среднегорном (1700–2800 м) – 8 и высокогорном (2800–3300 м) – 2 вида.

Подобная закономерность распределения ржавчинных грибов характерна и для остальных горных систем Казахстана.

Сроки массового развития ржавчинных грибов приурочены в основном к восходящей фазе вегетации растений-хозяев – периоду активного формирования вегетативных органов. Некоторые смещения этих сроков в ту или иную сторону связаны с ежегодными погодными особенностями вегетационного сезона. На эфемерных злаках паразитируют рано возобновляющиеся, но также рано, до окончания вегетации хозяев, формирующие телии ржавчинники (*P. aegilopis*, *P. bromina*, *P. poarum*, *P. coronifera*).

Подавляющее большинство ржавчинных грибов (*P. recondita*, *P. graminis*, *P. persistens*, *P. aeluropodis*, *P. agropyrina*, *P. pugnata* и др. относятся к весенне-летней группе. Они развиваются на злаках с более продолжительным периодом вегетации и при благоприятных погодных условиях могут образовывать 4–6 поколений уредииниев. Небольшое число ржавчинников (*P. striiformis*, *P. coronata*, *P. festucina*, *P. elymi*, *P. agrostidis*, *P. isiacae*, *P. lasiagrostis*) составляет летне-осеннюю группу. Они связаны со злаками с поздними и продолжительными сроками вегетации, а также с озимыми культурами и видами дикорастущих злаков, вегетирующих до глубокой осени.

Помимо хозяйственноориентированной специфичности ржавчинные грибы различаются между собой и по отношению к условиям окружающей среды. Температурные оптимумы для каждой стадии развития грибов близки к среднепогодной норме температур соответствующих сезонов года в основных ареалах ржавчинников. Например, температурные предпочтения в урединостадии у *P. striiformis* равняются 13–16 °С, у *P. graminis* – 18–20 °С, а у *P. isiacae* – 22–23 °С.

Одним из лимитирующих факторов развития любого живого организма, кроме температуры является влажность среды. Споры ржавчинных грибов активно прорастают только в капельно-жидкой влаге на филлоплане растений и очень слабо и медленно – при 100%-ной относительной влажности воздуха.

Влияние света на ржавчинные грибы нужно рассматривать скорее как опосредованное – через состояния растений-хозяев. Тем не менее установлено, что слабый рассеянный свет (300–500 лк) стимулирует прорастаемость спор, особенно при более низких температурах окружающей среды и, наоборот, подавляет ее при повышенных значениях последнего фактора. В инфекционный период роль света особенно важна для стимуляции открытия устьичных щелей растений, через которые в ткань хозяина проникают ростковые трубки спор гриба. Отклонение любого лимитирующего климатического фактора среды от преферендума адекватно удлиняет латентный период гриба.

Для совместимой патогенно-хозяйинной комбинации характерны правильная ориентация ростковых трубок урединоспор на филлоплане растений, образование аппрессориев над устьичной щелью и антиклинальными стенками эпидермальных клеток (*P. graminis*) или внедрение ростковых трубок через устье без формирования аппрессориев (*P. striiformis*), высокий темп роста межклеточного мицелия, продолжительный период функционирования соседних с сорусами патогена растительных клеток, высокое содержание рибосом и митохондрий в гаусториях паразита по сравнению с межклеточным мицелием.

При несовместимой комбинации развитие гриба может прекратиться на любом из этапов онтогенеза. В эктофитной стадии ростковые трубки урединоспор теряют правильную ориентацию, возможно их “израстание”, у аппрессориев появляются боковые пальцевидные выросты. В эндофитной стадии развитие межклеточного мицелия сопровождается его частичным разрушением, гаустории обладают слабо развитой мембранной системой и низким содержанием митохондрий и рибосом. В отличие от клеток восприимчивых хозяев (*Elytrigia repens*) инфицированные клетки устойчивого растения (*Elytrigia intermedia*) быстро некротизируются. Недоразвитая экстрагаусториальная мембрана плохо справляется с функцией

переработки и перекачки содержимого клетки хозяина в тело гриба, происходят интенсивные деструктивные изменения в органеллах клетки патогена, что приводит их к гибели.

Успешная борьба с ржавчиной возможна при интегрированной защите посевов, своевременном и последовательном применении профилактических и специальных защитных мероприятий. К первой группе мер относятся борьба с источниками инфекционных начал (зараженные падалицы и дикорастущие злаки), различные агротехнические мероприятия, повышающие сопротивляемость растений к патогену, в том числе фосфорно-калийная подкормка, посев в сроки, исключающие совпадение периодов интенсивного формирования вегетативной массы зерновых культур и массового развития ржавчины, возделывание устойчивых к ржавчине сортов.

Ко второй группе способов борьбы со ржавчиной относятся химические и биологические мероприятия. Определенный интерес в данном аспекте представляет гиперпаразит *Darluka filum*, развитие которого нами отмечено во всех равнинных зонах и горных поясах, за исключением высокогорий.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Ainsworth G. C.* A general purpose classification of fungi //Bibliography of systematic mycology. Kew, 1966. V. 1.
2. *Стэкмен Э., Харрар Дж.* Основы патологии растений / Пер. с англ. М., 1959. 410с.
3. *Траншель В. Г.* Обзор ржавчинных грибов СССР. М.; Л., 1939. 426 с.
4. *Купревич В. Ф., Ульянищев В. И.* Определитель ржавчинных грибов СССР (Сем. Melampsoraceae и некоторые роды сем. Pucciniaceae)/ Купревич В. Ф. Научные труды. Минск, 1975. Т. 2, ч. 1. С. 193-684.
5. *Ульянищев В. И.* Определитель ржавчинных грибов СССР. Л., 1978, ч. 2 382 с.
6. *Неводовский Г. С.* Флора споровых растений Казахстана. Алма-Ата, 1956. Т. 1. Ржавчинные грибы. 482 с.
7. *Азбукина З. М.* Ржавчинные грибы Дальнего Востока. М., 1974. 527с.
8. *Тетеревникова-Бабаян Д. Н.* Микофлора Армянской ССР. Ереван, 1977. Т. 4. 482 с.
9. *Рамазанова С. С., Файзиева Ф. Х., Сагдуллаева М. Ш.* и др. Флора грибов Узбекистана. Ташкент, 1986. Т 3. Ржавчинные грибы. 329 с.
10. *Карбонская Я. И.* Определитель ржавчинных грибов Средней Азии и Южного Казахстана. Душанбе, 1969. 219 с.
11. *Минкявичус А. И.* Определитель ржавчинных грибов Литовской ССР. Вильнюс, 1984. 273 с.
12. *Азбукина З. М.* Определитель ржавчинных грибов Советского Дальнего Востока. М., 1984. 287с.
13. *Ульянищев В. И., Бабаян Д. Н., Мелия М. С.* Определитель ржавчинных грибов Закавказья. Баку, 1985. 574 с.
14. *Наумов Н. А.* Ржавчина хлебных злаков СССР. М.; Л., 1939. 403 с.
15. *Чумаков А. Е.* Защита пшеницы от ржавчины. Л., 1964. 98 с.
16. *Степанов К. М.* Ржавчина зерновых культур. Л., 1975. 71 с.
17. *Ржавчина пшеницы.* Л., 1958. 345 с. (Всесоюз. ин-т защиты растений; Вып. 13.)

18. Ржавчина хлебных злаков. М., 1975. 286 с. (Тр. ВАСХНИЛ).
19. *Андреев Л. Н., Плотникова Ю. М.* Ржавчина пшеницы. Цитология и физиология. М., 1989. 300с.
20. *Запаметов Н. Г.* Материалы по микофлоре Средней Азии. Ташкент, 1926. Вып. 1. 36с.
21. *Запаметов Н. Г.* Материалы по микофлоре Средней Азии. Ташкент, 1928. Вып. 2.
22. *Естифеев Н. С.* Болезни культурных и дикорастущих растений Джетысуйской области за период 1922-1924 гг. Алма-Ата, 1925.
23. *Шварцман С. Р.* История и перспективы изучения низших растений в Казахстане //Изв. АН КазССР. Сер. биол. 1945. №2.
24. *Калымбетов Б. К.* Микологическая флора Заилийского Алатау (Северный Тянь-Шань). Алма-Ата, 1969. 469с.
25. *Бызова З. М.* Микофлора Чу-Илийских гор: Автореф. дис. канд. биол. наук. Алма-Ата, 1970. 23с.
26. *Писарева Н. Ф.* Особенности географических элементов микофлоры Актюбинской области //Биология, экология и география споровых растений Средней Азии. Ташкент, 1971. С. 209-210.
27. *Васягина М. П.* Паразитная микофлора мелкосопочника Центрального Казахстана: Автореф. дис. канд. биол. наук. Алма-Ата, 1956. 22с.
28. *Гешеле Э. Э.* Ржавчина хлебных злаков в степях Приишимья // Тр. (Каз.) Респ. ст. защ. раст. 1954. Т. 2. С. 347-351.
29. *Казенас Л. Д.* Заметки о перезимовке некоторых ржавчинных грибов //Тр. (Каз.) Респ. ст. защ. раст. 1956. Т.3. С. 213-215.
30. *Казенас Л. Д.* Материалы о желтой ржавчине злаков в Алма-Атинской области //Докл. Каз. акад. с.-х. наук. 1958. №2. С. 37-45.
31. *Dietel P.* Reihe Uredinales//Engler A., Prantl K. Die Natürliche Pflanzenfamilien. Leipzig, 1928. Bd. 6. S. 24-98.
32. *Gaeumann E.* Die Rostpilze Mitteleuropas mit besonderer Berücksichtigung der Schweiz, Bern, 1959. 175 s.
33. *Leppik E. E.* Some viewpoints on the phylogeny of rust fungi. 5. Evolution of biological specialisation //Mycologia. 1965. V. 57, N1. P. 6-22.
34. *Savile D. B. O.* Evolution of the rust fungi (Uredinales) as reflected by their ecological problems //Evolutionary biology. 1976. V. 9. N5. P. 137-207.
35. *Каратыгин И. В.* Головневые грибы. Л., 1981. 212с.
36. *Savile D. B. O.* Rust fungi in the British Columbia //Davidsonia. 1978. V.9, N1. P. 1-5.

37. *Savile D. B. O.* Coevolution of the rust fungi and their hosts. // *Quart. Rev. Biol.* 1971. V.46, N3. P. 211-218.
38. *Васильев А. Е.* О примитивных чертах организации грибной клетки и происхождении эукариотов // *Бот. журн.* 1985. Т.770. С. 1145-1156.
39. *Гарибова Л. В.* Происхождение и эволюция грибов // *Микология и фитопатология.* 1980. Т.14, N2. С. 166-169.
40. *Neergaard E.* Origin and evolution of fungal plant pathogens // *Vaxtskyddsnotiser*, 1986. V.50, N6. S. 152-157.
41. *Каратыгин И. В.* Исторические аспекты паразитизма у грибов // *Микология и фитопатология.* 1986. Т.20, N4. С. 322-329.
42. *Тетереvникова-Бабаян Д. Н.* Развитие и перспективы палеомикологических исследований в СССР // *Микология и фитопатология.* 1981. Т. 15, №4. С. 335-341.
43. *Попов П. А.* Микроскопические грибы как объект палеонтологических исследований // *Микология и фитопатология.* 1967. Т. 1, №2. С. 158-163.
44. *Freund H.* Handbuch der Mikroskopie in der Technik. Berlin, 1952. В. 2. Т. 1. 57s.
45. *Krausel R.* Die paleobotanischen Untersuchungsметоден. Jena, 1950. 218s.
46. *Bradly W. H.* // *Geological survey.* 1931. V. 10. P. 168.
47. *Чигуряева А. А.* Атлас микроспор из третичных отложений СССР. Саратов, 1956. 118с.
48. *Попов П. А.* Ископаемые грибы Западно-Сибирской низменности и Енисейского кряжа // *Бот. журн.* 1962. Т. 47, №11. С. 1596-1610.
49. *Бенеш К.* Палеомикология – новое направление микроскопических исследований углей // *Изв. АН СССР. Сер. геол.* 1960. №. 11. С. 47-52.
50. *Шилин П. В.* Поздне меловые флоры Казахстана. Алма-Ата, 1986. 136 с.
51. *Буданцев Л. Ю.* История арктической флоры раннего кайнофита. Л., 1983. 155с.
52. *Moller A.* Protobasidiomycetes. Botan. Mittel aus den Tropen (Schimper). Berlin, 1895. Т. 8.
53. *Savile D. B. J.* A phylogeny of the Basidiomycetes // *Canadian journal of Botany.* 1955. V. 33, N1. P. 60-104.
54. *Bessey E. A.* Morphology and taxonomy of fungi. Philadelphia Blakiston, 1950. P. 792.
55. *Ubrizsy G., Voros J.* A new conception in the reviw on the phylogeny and system of fungi // *Acta Bot. Acad. Science Hyngaricae.* 1966. V. 12. P. 199-220.

56. *Пармасто Э. Х.* Исследование по афиллофоровым грибам (Aphyllophorales) Советского Союза: Автореф. дис.... докт. биол. наук. Л., 1969. 39 с.
57. *Траниель В. Г.* Ржавчинные грибы как показатели родства их хозяев в связи с филогенетическим развитием ржавчинных грибов // Советск. бот. 1936. №6. С. 133-144.
58. *Leppik E. E.* Some viewpoints on the phylogeny of rust fungi. VI Biogenic radiation // Mycologia. 1967. V. 59, N4. P. 568-579.
59. *Догель В. А.* Общая паразитология. Л., 1962. 465с.
60. *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л., 1976. 788с.
61. *Kislev Mordechal E.* Stem rust of wheat 3300 years old found in Israel // Science. 1982. V. 16, N4549. P. 993-994.
62. *Гольдман В.* Робигус побежденный // Знание -- сила. 1969. №11. С. 6-7.
63. *Пармасто Э. Х.* Проблема вида у грибов // Проблема вида и рода у грибов. Таллин, 1986. С. 9-28.
64. *Fischer G. W., Holton C. S.* Biology and control of the smut fungi. New York, 1957. 622 p.
65. *Комаров В. Л.* Учение о виде у растений. М.; Л., 1944. 246с.
66. *Завадский К. М.* Вид и видообразование. Л., 1968. 404с.
67. *Дудка И. А.* Проблема вида и таксономических критериев анаморф высших грибов // Проблема вида и рода у грибов. Таллин, 1986. С. 67-79.
68. *Тахтаджян А. Л.* Предисловие / Гранд В. Видообразование у растений. М., 1984. С. 5-9.
69. *Томилин Б. А.* Вид у грибов как понятие и как таксономическая категория // Проблема вида и рода у грибов. Таллин, 1986. С. 171-179.
70. *Майр Э.* Зоологический вид и эволюция. М., 1968. 598с.
71. *Майр Э.* Принципы зоологической систематики. М., 1971. 454с.
72. *Купревич В. Ф.* Проблема вида у гетеротрофных и автотрофных растений. М.; Л., 1949. 48 с.
73. *Головин П. Н.* Понятие о виде в микологии // Проблема вида в ботанике. М.; Л., 1958. Т. 1. С. 34-67.
74. *Головин П. Н.* Вид как таксономическая группа у грибов // Вестн. ЛГУ. Сер. биол. 1958. Вып. 2, №9. С. 14-24.
75. *Дьяков Ю. Т.* Генетическая концепция вида и рода у грибов // Проблема вида и рода у грибов. Таллин, 1986. С. 81-90.
76. *Хохряков М. К.* О виде у грибов // Бот. журн. 1955. Т. 40, вып. 1. С. 33-45.

77. *Arthur J. C.* Eine auf die structur und Entwicklungsgeschichte begründete. Klassifikation der Uredineen // *Res. Sci. Congr. Intern. Botan. Vienne, 1906.* S. 331-348.
78. *Laundon G. F.* Terminology in the rust fungi // *Trans. Brit. Mycol. Soc.* 1967. V. 50, N2. P. 189-194.
79. *Savile D. B. O.* The case against "Uredium" // *Mycologia.* 1968. V. 60, N1. P. 459-464.
80. *Азбукина З. М.* О терминологии у ржавчинных грибов и связанном с нею положении некоторых таксонов в системе // *Микология и фитопатология.* 1970. Т. 4, №4. С. 340-346.
81. *Urban Z., Markova J.* On taxonomy and ecology of *Puccinia graminis* // *Cereal Rusts Bull.* 1983. V. 11, N1. P. 12-16.
82. *Eriksson J.* Neue studien uber die Spexzialisierung der grassbewohnenden Kronenrostarten // *Arkiv f. Botan.* 1908. Bd. 8. N3.
83. *Eriksson J. Henning E.* Die Hauptresultete einer neuen Untersuchung uber die Getreideroste // *Zietschr. f. Pflanzenkrankh.* 1894. N4. P. 257-263.
84. *Henderson D. M.* Notes on british rust fungi // *Notes Roy. Bot. Gard. Edinburg.* 1961. N28.
85. *Carleton M. A.* Cereal rusts of the USA // *US Dept. Agric. Div. Veg. Rhys. and Path.* 1899. Bull. 16. P. 46-47.
86. *Urban Z.* The taxonomy of some european graminicolous rusts // *Ces. Mycol.* 1967. V. 21, N1.
87. *Хохряков М. К.* Специализация видов ржавчины хлебных злаков в Нечерноземной полосе европейской части СССР // *Вестник защиты растений.* 1941. №1. С. 116-125.
88. *Васильева Л. Н.* О биологии ржавчины зерновых культур в Приморском крае // *Сообщ. Дальневост. филиала им. В. Л. Комарова АН СССР. Владивосток,* 1951. Вып. 2. С. 15-19.
89. *Азбукина З. М.* О поражаемости ржавчиной дикорастущих злаков в Приморском крае // *Сообщ. Дальневост. филиала им. В. Л. Комарова АН СССР. Владивосток,* 1952. Вып. 5. С. 17-21.
90. *Хохряков М. К.* О виде у грибов // *Бот. журн.* 1955. Т. 40. №1. С. 31-45.
91. *Desmazieres J. B.* Vingt – quartieme notice sur les plantes cryptogames recement decouvertes en France // *Soc. de France.* 1857. Bul. 1.
92. *Klebahn H.* *Zeitschr. f. Pflanzenkr.* 1894. N4.
93. *Хохряков М. К.* Таксономия и номенклатура возбудителей ржавчины хлебных злаков // *Ржавчина хлебных злаков. М.,* 1975. С. 6-10.
94. *Джанузаков А.* О видовом названии корончатой ржавчины злаков. *Бот. журн.* 1962. Т. 47, №10. С. 1527-1529.

95. Черепанов С. К. Сосудистые растения СССР. Л., 1981. 510с.
96. Sydow H., Sydow R. Monografia Uredinearum. Leipzig, 1904-1914. V. I-IV.
97. Klebahn H. Uredineen. Kryptogamenflora der Mark Brandenburg und angrenzender Gebiete. Leipzig, 1924.
98. Savulescu T. Monografia uredinalelor din Republica populara Romana. Bucuresti, 1953. 1-2. 1166р.
99. Saccardo P. Sylloge Fungorum. Patavii, 1882-1931. V. 1-25.
100. Tranzschel W. Beitrage zur Biologie der Uredineen. III //Тр. ботанического музея имперской Академии наук. 1910. Вып. 7. С. 1-20.
101. Цадокс И. К. Эпифитотиология ржавчины пшеницы в Европе. М., 1970. 239с.
102. Флора Казахстана. Алма-Ата, 1966. Т. 9. 639с.
103. Флора Казахстана. Алма-Ата, 1956. Т. 1. 561с.
104. Моргунова Н. А. (отв. ред.). Атлас Казахской ССР. Природные условия и ресурсы. /Под ред. Н.А. Моргуновой. М., 1982. 81с.
105. Климат Казахстана / Под ред. А. С. Утешева. Л., 1959. 367с.
106. Stugren B., Radulescu C. M. Metode matematice in zoogeografia regionalia // Stud. cerc bid. 1961. Т. 12, N1. P. 8-24.
107. Бару А. Де. О хлебной ржавчине //Сельское хозяйство и лесоводство. СПб., 1865. С. 279-304.
108. Граншель В. Г. Ржавчинные грибы и их отношения к систематике сосудистых растений //Юбилейн. сборн. И. П. Бородина. Л., 1927. С. 282-291.
109. Arthur J. C., Kern T. D. The plant rusts (Uredinales). New York, 1929. P. 328-382.
110. Schoeler N. P. Berberisernes skadelige Indflydelse isaer paa Rugen – Aarhus. 1813.
111. Bonningausen S. O. Mogliner Ann. Landwirtschaft. 1818. N6. S. 280.
112. Зиттегаст О. Влияние барбариса на образование ржи (ржавчины) на зерновом хлебе //Журн. Мин-ва госимуществ. СПб., 1864. Ч. 87, отд. 11. С. 328-332.
113. Meyen F. J. Pflanzen. Pathologie. Berlin, 1841.
114. Шестиперова З. И. О некоторых особенностях биологии стеблевой ржавчины (*P. graminis* Pers.) в условиях Северо-Западной зоны // Бот. журн. 1960. Т. 45, №5. С. 7-9.
115. Шестиперова З. И. Роль злаковых трав в распространении стеблевой ржавчины //Вестн. сельскохоз. науки. 1960. №5. С. 129-131.

116. *Шестиперова З. И.* Биологическое обоснование мер борьбы со стеблевой ржавчиной злаковых культур в условиях Северо-Западной зоны // Защита раст. от вред. и болезней. Л., 1960. Е. 80. С. 140-151.
117. *Шитикова-Русакова А. А.* Сравнения особенностей развития ржавчины на восточном и западном полях Ставропольской сельскохоз. опытн. станции в 1927 г. // Материалы по фитопатологии. 1928. Вып. 7, №1. С. 208-239.
118. *Грушевой С. Е., Маклакова Г. Ф.* Ржавчина зерновых культур и меры борьбы с ней. М., 1934. 35 с.
119. *Кикоина Р. И.* Ржавчина хлебов и меры борьбы с ней. Ростов-на-Дону, 1935. 40 с.
120. *Новицкий С. И.* Промежуточные хозяева в качестве источников инфекции злаков ржавчиной // Краткие итоги науч. -иссл. работ ВИЗР по ржавчине хлебных злаков за 1936 г. Л., 1937. С. 46-47.
121. *Пудовкин А. М.* Ржавчина хлебов и борьба с ними. Симферополь, 1947. С. 11-14.
122. *Коновалов Н. Е., Смирнова Л. А.* Роль эцидиальной стадии *Puccinia graminis f. sp. tritici* Er. et Henn. в динамике расового состава гриба на Северном Кавказе // Микология и фитопатология. 1970. Т. 4, №4. С. 285-290.
123. *Коновалов Н. Е., Яроменко З. И., Цикоридзе О. Н.* Роль эцидии в весеннем возобновлении инфекции возбудителя стеблевой ржавчины на хлебных злаках в условиях Грузии // Сообщ. АН ГрузССР. 1969. Т. 53, №1. С. 221-223.
124. *Русаков Л. Ф., Шитикова А. А.* Ржавчина хлебов на Западно-Сибирской (Омской) обл. сельскохоз. опытн. станции в 1928 г. // Материалы по микологии и фитопатологии. Год 8-й. 1929. №1. С. 104-202.
125. *Гешеле Э. Э.* Болезни зерновых культур в Сибири. М., 1956. 128с.
126. *Бубенцов С. Т.* Проблема борьбы с ржавчиной пшеницы в Казахстане // Вестн. сельскохоз. науки. 1970. №5. С. 39-42.
127. *Джиембаев Ж. Т.* Виды ржавчины, поражающие хлебные злаки в Казахстане // Тр. Каз. научно-исслед. ин-та защиты раст. 1972. Т. 12. С. 252-254.
128. *Шитикова-Русакова А. А.* Вопрос о заносе ржавчиной инфекции в Амурскую область // Материалы по микологии и фитопатологии. 1927. Вып. 1. С. 13-47.
129. *Абрамов Н. Н.* Болезни сельскохоз. растений Дальнего Востока. Владивосток, 1936. С. 60-76.

130. *Dodof D. H.* Die epidemische Entwicklung der weizenrosts in Nordbulgarien in Jahre //Phytopathol. Z. 1933. N6. S. 111-112.
131. *Ponchet J.* Evolution et specialisation du *Puccinia graminis tritici* Erikss. et. Henn. en France au Cours de la periode 1952-1954. //Ann. Epiphyt. 1956. N2 P. 229-251.
132. *Massenot M.* Epidemiologie de la roille noire des cereales en France// C. R. Ac. Agr. Paris. 1961. N47. P. 594-600.
133. *Mittmann G.* Beobachtungen uber schwarzzostaufreten in Wurttemberg in Sommer 1933 in Beziehung zur Berberitzenverbreitung//Landw. Jahrbucher. 1934. N80. S. 24-37.
134. *Prendergast A. G.* Cereal rust conferences. Cambridge, 1964.
135. *Savulescu N., Savulescu A., Bontea V.* On forecattig plant diseases in Romania // Proc. All. – Union Sci. Res. Inst. Plant. Prot. Leningrad, 1963. №18. P. 357-363.
136. *Kostic B.* Stvaranja ecidija *Puccinia graminis* (Pers.) Erikss. et. Henn. na *Berberis vulgaris* L. i njihov epidemioloski znacaj. (Formation of Pucc. gram. aecidia on Berbery and their epidemiological significance //Plant. Prot. Belgrad. 1960. N62. P. 117-130.
137. *Лавров Н. Н.* Ржавчина хлебных злаков в пределах Томской губернии и Алтая //Бюл. Томск. агротехн. селекц. союза работников земли и леса. 1926. №1. С. 3-16.
138. *Котова Е. П.* Ржавчина зерновых хлебов //Итоги науч. -иссл. работ ВИЗР за 1936-1937 гг. 1938. Ч. 1 С. 140-142.
139. *Шумиленко Е. П.* Перезимовка стеблевой ржавчины (*P. gram. Pers.*) в условиях Свердловской области //Бот. журн. 1957. Т. 42, №1. С. 95-97.
140. *Маклакова Г. Ф.* Оценка удобрений и сроков сева в борьбе с ржавчиной зерновых культур //Итоги науч.-иссл. работ ВИЗР за 1935. Л., 1936 г. №4. С. 135-139.
141. *Борисова Л. Н.* Перезимовка стеблевой ржавчины злаков (*Puccinia graminis Pers.*) //Бюл. МОИП. Отд. биол. 1951. Т. 56, вып. 2. С. 79-90.
142. *Новицкий С. И., Кикоина Р. И.* Ржавчина злаков и меры борьбы с ней. Л., 1941. С. 46-47.
143. *Смирнова О. И.* Изучение ржавчины в условиях подтаежной полосы Сибири //Защита раст. 1937. №2. С. 190-191.
144. *Брызгалова В. А.* К биологии *Puccinia graminis f. sp. secalis*//Тр. ВИЗР. 1951. Вып. 3. С. 201-203.

145. *Смирнова Л. А., Бессмельцев В. И., Шинкарев Д. А.* Перезимовка уредомицелия ржавчины //Защита раст. 1968. №3. С. 51.
146. *Русаков Л. Ф.* Ржавчина пшеницы в Амурской губернии в 1923 году //Изв. Амурск. обл. сельскохоз. опытно. станции. 1925. Вып. 2. С. 130-136.
147. *Русаков Л. Ф.* К вопросу о перезимовке ржавчины хлебов //Материалы по микологии и фитопатологии. Год 5-й. 1926. №1. С. 17-32.
148. *Русаков Л. Ф.* Ржавчина хлебов на Дальнем Востоке. Благовещенск, 1927. 35 с.
149. *Васильева Л. Н.* О биологии ржавчины зерновых культур в Приморском крае //Сообщ. Дальневост. фил. АН СССР. 1951. Вып. 2. С. 15-19.
150. *Тупеневич С. М., Чумаков А. Е.* Методика по оценке эффективности комплексов агротехнических мероприятий в защите хлебных злаков от ржавчины по зонам СССР. ВАСХНИЛ – ВИЗР. Л., 1957. С. 32-38.
151. *Чумаков А. Е.* Особенности развития линейной ржавчины на Дальнем Востоке //Тр. ВИЗР. 1958. Вып. 13. С. 97-104.
152. *Полозова Е. С.* О возможности перезимовки уредоспор линейной ржавчины пшеницы в Приморском крае //Сообщ. Дальневост. фил. АН СССР. 1955. Вып. 7. С. 68-70.
153. *Азбукина З. М.* О поражаемости злаков ржавчиной в Приморском крае //Сообщ. Дальневост. фил. АН СССР. 1951. Вып. 5. С. 17-21.
154. *Пивкина А. Ф.* К перезимовке на Дальнем Востоке линейной (стеблевой) ржавчины (*P. gram. f. sp. tritici*) уредоспорами //Сообщ. Дальневост. фил. АН СССР. 1951. Вып. 2. С. 11-15.
155. *Montemarini L.* Spora le svernamente delle ryggini dei cereali nella loro forma usedosporica //Riv. Pathol. Veg. 1914. 7. 3. P. 40-44.
156. *Overlaet J.* Opzcokingen in de roestziekten van de tarme. Vern. kon. Vlaamse Acad. //Klasse Wetensch. 1958. N 57. 116p.
157. *Santiago J. C.* Estudos de epidemiologia a de especializaqao fisiologica de ferrugem negra do trigo. 1962. 88p.
158. *Jonston T., Green G. J.* Overwintering of uredospores of ryestem rust in Manitoba //Phytopathol. 1952. V. 42, N7. P. 403-404.
159. *Gassner C. U.* Beitrage zur Frage der Überwinterung und Verbreitung der Getreideroste im subtropischen Klaima. Zeitschr. //Pflanzenkrankh. 1916. Bd. 26. S. 329-374.
160. *Stakmann E. C., Levine M. N., Wallace J. M.* The value of physiologic form surveys in the study of the epidemiology of black stem rust //Phytopathol. 1929. V. 19. P. 951-959.

161. *Hemmi T.* On the distribution of cereal rust Japan and the relation of humidity to germination of uredinospores of some species of *Puccinia* / /Proc. of the V Pr. Congr. Canada. 1933. N4. P. 3187-3194.
162. *Хохряков М. К.* Специализация видов ржавчины хлебных злаков в Нечерноземной полосе европейской части СССР //Вестн. защиты раст. 1941. №1. С. 116-125.
163. *Чумаков А. Е.* Проблема ржавчины хлебных злаков //Защита раст. 1968. №4. С. 19-21.
164. *Шутикова-Русакова А. А.* Особенности распространения спор в воздухе, главным образом спор ржавчины хлебов//Труды Всесоюз. ин-та защ. раст. 1932. Т. 3, вып. 1. С. 131-140.
165. *Демидова З. А.* Ржавчина хлебных злаков и меры борьбы с ней. Свердловск, 1927. 16с.
166. *Ogilvie L., Thorpe I. G.* New light epidemics of black rust of wheat //Sci. Progr. Lond. N49. P. 209-227.
167. *Hogg W. H.* Meteorology in relation to recent black rust epidemics//Trans. Brit. mycol. soc. 1961. N44. P. 137-138.
168. *Klemm M.* Schwarzrost auftreten in Dentehland und Siidosteuropa in Jare 1932 //Landw. Jb. So. 1934. N1. S. 333-359.
169. *Stakman E. C.* Stem rust of cereals //The Plant Disease Reporter issued by mycology and Disease survey. 1935. V. 19, N10. P. 153-154.
170. Флора Казахстана. Алма-Ата, 1961. Т. 4. С. 137.
171. *Траншель В. Г.* Промежуточные хозяева ржавчинных грибов и их распространение в СССР //Тр. по защите раст. 1934. Сер. 2, вып. 5. С. 5-10.
172. *Oliveira B. D.* Note on the production of the aecidial stage of some cereal rusts in Portugal // Rev. Agr. Sisboa. 1940. N28.
173. *Sibilia O., Basile R., Boskovic M.* Studies on *Thalictrum* spp. Italian alpine pastures in 1962 and 1963 //Bull. Sta. Pat. Veg Roma, 1963. V. 3, N21.
174. *Jackson H. S., Mains E. B.* Aecial stade on the orange leaf rust of wheat, *P. triticina* Erikss. // J. Agr. Res. 1921. V. 22, N3. P. 157-178.
175. *Brown A. M., Johnson T.* Studies on variation in pathogenicity in leaf rust of wheat, *P. triticina* Erikss. Phytopathol. //Canad. J. Res. 1949. N27.
176. *Saari E. E., Young H. C., Kernkamp M. F.* Infection of North American flora *Thalictrum* spp. with *P. recondita* f. sp. *tritici* //Phytopathol. 1968. V. 58. N7.

177. *Хохряков М. К.* Изучение промежуточных хозяев, растений-передатчиков и их роли в расселении ржавчины в зональном разрезе //Методические инструкции к плану науч. -иссл. работ по ржавчине хлебн. злаков. Л., 1937. С. 25-32
178. *Малютина Р. М.* Роль дикорастущих злаков как резерваторов и передатчиков ржавчины на пшеницу //Сб. работ по микологии и альгологии. Фрунзе, 1963. С. 45-59.
179. *Малютина Р. М.* К биологии возбудителей листовых ржавчин пшеницы в Чуйской долине. КиргССР: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Алма-Ата, 1964. 22 с.
180. *Плахотник В. В.* Возможность перезимовки уредоспор линейной ржавчины пшеницы в северных областях Казахской ССР //Ржавчина хлебных злаков. М., 1975, С. 107-109.
181. *Jonston T., Green G. J.* Overwintering of uredospores of ryestem rust in Manitoba//Phytopathol. 1952. V. 42. N7. P. 403-404.
182. *Evermeyer M. G., Kramer C. L., Browder L. E.* Winter and early spring survival of *Puccinia recondita* on Kansas wheat during 1980-1986 //Plant disease. 1988. V. 72. N12. P. 1074-1076.
183. *Абиев С. А., Есенгулова Б. Ж.* Перезимовка желтой ржавчины пшеницы на юго-востоке Казахстана //Микология и фитопатология. 1982. Т. 16, вып. 1. С. 48-52.
184. *Щекочихина Р. И.* Перезимовка уредомицелия стеблевой ржавчины на житняке //Микология и фитопатология. 1972. Т. 6, вып. 5. С. 454-455.
185. *Брызгалова В. А.* Бурая ржавчина пшеницы в условиях Иркутско-Нижеудинской зоны Восточно-Сибирского края //Тр. по защите раст. Вост. Сибири. 1935. Т. 2, №4. С. 99-175.
186. *Хитрова А. П., Гузь Л. Н.* Роль дикорастущих злаков в сохранении возбудителя бурой ржавчины пшеницы в условиях Средней Азии и Южного Казахстана //Узб. биол. журн. 1983. №6. С. 35-37.
187. *Боевский А. С.* Изучение перезимовки бурой листовой ржавчины пшеницы и корончатой ржавчины овса //Итоги науч.-иссл. работ Всесоюз. ин-та защиты раст. 1935. С. 116-118.
188. *Казенас Л. Д.* Болезни сельскохозяйственных растений. Алма-Ата, 1974.
189. *Batts C. C.* The reaction of varieties to yellow rust *P. glumarum* 1951-1956 //Nat. Inst. agric. Bot. 1957. N8. P. 7-18.
190. *Jacob J. C., Zadoks J. C.* The survival of yellow rust in the Netherlands// Abs. in Tijdscur. Pl. Ziekt. 1957. V. 63, N1. P. 27-28.

191. *Смирнова Л. А., Бессмельцев В. И., Шинкарев В.* Перезимовка уредомицелия ржавчины// Защита растений. 1968. №3. С. 51
192. *Наумова Н. А.* О вредоносности ржавчины, заражающей семена пшеницы //Защита растений от вред. и болезней. 1960. №9. С. 21-22.
193. *Зейналова Ю. Д.* Агробиологическое обоснование мер борьбы желтой ржавчины пшеницы на юго-востоке Казахстана: Автореф. дис. канд. с.-х. наук. Л., 1972. 20с.
194. *Альмуратов Н. Н.* Желтая ржавчина пшеницы в высокогорных районах Алма-Атинской области и борьба с ней //Тр. Каз. научно-иссл. ин-та защиты раст. Алма-Ата, 1973. Т. 2. С. 97-105.
195. *Dietel P.* Betrachtungen zur sistematic der Uredineen//Mycol. Central. 1914. В. 2. S. 45.
196. *Person C.* Gene-for-gene relationship in host-parasite system//Can. J. of botany. 1959. V. 37. N5. P. 1101—1130.
197. *Parlevliet J. E.* The coevaluation of host-parasite system//Parasites as plant taxonomists: Symb. Bot. Usp. 1979. V. 22, N4. P. 39-45.
198. *Стэкман Э., Харрар Дж.* Основы патологии растений. М., 1959. 405 с.
199. *Дунин М. С.* Иммуитет и химия в защите (с. -х.) от вредителей и болезней//Изв. ТСХА. 1964. Вып. 5. С. 165-175.
200. *Михайлова Л. А., Квитко К. В.* Лабораторные методы культивирования возбудителя бурой ржавчины пшеницы *Rusticinia recondita* f. sp. *tritici* Rob. ex Desm. //Микология и фитопатология. 1970. Т. 4, №3. С. 269-273.
201. *Михайлова Л. А., Трышкин Л. Г.* Методические указания по изучению популяций возбудителя бурой ржавчины пшеницы и генетики устойчивости. Л., 1988. 18 с.
202. *Чумаков А. Е., Щекочихин Р. И.* Ржавчина пшеницы и борьба с ней. М., 1969. 8 с.
203. *Яроменко З. И.* Специализация стеблевой ржавчины в уредостадии на диких злаках в Грузии //Микология и фитопатология. 1971. Т. 5, №14. С. 408-409.
204. *Абиев С. А., Абишев Б. А., Байматаева Б. К.* и др. Ржавчинные грибы злаковых растений Джамбулской области. //Изв. АН КазССР. Сер. биол. 1982. №4. С. 1-5.
205. *Абиев С. А., Байматаева Б. К.* и др. Ржавчинные грибы дикорастущих злаков Талды-Курганской области. //Ботан. мат-лы. гербария Ин-та ботаники. 1983. Вып. 13. С. 122-125.

206. *Абиев С. А., Байматаева Б. К., Есенгулова Б. Ж., Кенесарина Г. Н.* Ржавчинные грибы злаковых растений Кызыл-Ординской области // Ботан. мат-лы гербария Ин-та ботаники АН КазССР. 1985. Вып. 14. С. 88-91.
207. *Абиев С. А., Байматаева Б. К., Рахимбекова А. К.* и др. Ржавчинные грибы злаковых растений Алма-Атинской области // Изв. АН КазССР. Сер. биол. 1986. №6. С. 20-23.
208. *Абиев С. А., Байматаева Б. К., Шаймарданов И. М.* и др. Ржавчинные грибы злаковых растений Актюбинской области // Изв. АН КазССР. Сер. биол. 1987. №4. С. 13-16.
209. *Абиев С. А., Есенгулова Б. Ж.* Ржавчинные грибы злаковых растений Уральской области // Изв. АН КазССР. Сер. биол. 1988. №4. С. 27-31.
210. *Абиев С. А.* Ржавчинные грибы злаковых растений Западного Казахстана // Тез. докл. VIII конф. по споровым растениям Средней Азии и Казахстана. Ташкент, 1989. С. 89.
211. *Абиев С. А.* Ржавчинные грибы злаковых растений Павлодарской и Семипалатинской областей // Изв. АН КазССР. Сер. биол. 1992. №6. С. 82-84.
212. *Ячевский А. А.* Ржавчина хлебных злаков в России. СПб., 1909. 187с.
213. *Шукина О. М.* Специализация *Puccinia graminis* Pers. на Северном Кавказе // Микология фитопатология. 1974. Т. 8, №4. С. 359-361.
214. *Stakman E. C., Piemeisel F. J.* Biologic formes of *Puccinia graminis* on cereal and grasses // J. Agr. Res. 1919. N10. P. 429-495.
215. *Guyot A. L.* Formes specialis de *Puccinia graminis* // II Colloque Europ. Rouille noire, Madrid, 1961. N2.
216. *Азбукина З. М.* Физиологическая специализация *Puccinia graminis* Pers. на Дальнем Востоке. // Сборн. докл. Европ. и Средиземномор. конф. Прага, 1972. С. 87-89.
217. *Тетеревникова-Бабаян Д. Н.* Наблюдение над биологическими видами *Puccinia graminis* Pers. // Болезни растений. 1926. №4. С. 155-175.
218. *Тетеревникова-Бабаян Д. Н.* Наблюдение над биологическими видами *Puccinia graminis* Pers. в Детском селе в 1926 и 1927 гг. // Болезни растений 1928. №2. С. 35-50.
219. *Григорян А. Г., Степанова К. М.* О специализированных формах стеблевой ржавчины пшеницы в Армении. // Тр. научно-иссл. ин-та защиты раст. 1980. Т. 4.

220. *Nielson R. R., Wilcoxson R. D., Christensen J. J.* Heterokaryosis as a basis fo variation in *Puccinia graminis* var. *tritici*. //Phytopathol. 1955. V. 45, N12. P. 639-643.
221. *Левитин М. М.* Генетические основы изменчивости фитопатогенных грибов Л., 1986. 206с.
222. *Коновалова Н. Е.* Распространение рас стеблевой ржавчины пшеницы на территории СССР//Итоги работ IV Всесоюз. совещ. по иммунитету сельскохоз. раст. 1966. Ч. 2: С. 25-33.
223. *Watson J. A., Luig N. H.* Somatic hybridization in *Puccinia graminis* var. *tritici*//Proc. Linnean Soc. 1958. V. 83, N387. P. 190-195.
224. *Sharma S. K., Prasada R.* Production of new rases of *Puccinia graminis* var. *tritici* from mixtures of rases on wheat seedlings//Austral. J. Agr. Res. 1969. V. 20. N6. P. 981-985.
225. *Берлианд-Кожевников В. М., Михайлова Л. А., Левитин М. М.* Генетика ржавчинных грибов в связи с селекцией зерновых культур // Ржавчина зерновых культур. М., 1975. С. 67-79.
226. *Bridgton G. H.* Production of rases in *Puccinia graminis* var. *tritici* by vegetative fistion. /Phytopathol. 1959. V. 49, N6. P. 386-388.
227. *Абиев С. А.* Ржавчина барбариса в Алма-Атинской области //Матлы. науч. конф. молодых ученых г. Алма-Аты. Алма-Ата, 1972. С. 640-641.
228. *Васильева Л. Н., Азбукина З. М.* Желтая ржавчина (*Puccinia glumarum* Erikss. et Henn.) в Приморском крае //Сообщ. Дальневост. фил. им. В. Л. Комарова АН СССР. Владивосток, 1955. Вып. 8. С. 80-82.
229. *Краева Г. А., Матвеевко А. Н.* Расовый состав *Puccinia striiformis* West. на злаках в условиях Северного Кавказа //Микология и фитопатология. 1974. Т. 8, №6. С. 521-523.
230. *Пайчадзе Л. В., Яроменко З. И.* Специализация возбудителей желтой ржавчины пшеницы и дикорастущих злаков. //Сообщ. АН ГрузССР. 1974. Т. 76, №6. 2. С. 463-472.
231. *Попов Д. Ф.* Местные источники возбудителя желтой ржавчины пшеницы в Алтайском крае //Сиб. вестн. 1979. №3. С. 63-66.
232. *Богоявленская Р. А.* Специализация вида *Puccinia glumarum* (Schmidt.) Erikss. et Henn. //Бот. журн. 1962. Т. 47, №8. С. 1197-1201.
233. *Erikson J.* Uber die Spezialiesirung des Parasitismus bei den Getreiderostpilzen. //Ber. Dtsch. bot. Ges. 1894. N12.
234. *Treboux O.* Infectionsversuche mit parasitischen pilzen. III//Ann. Mycol. 1912. N10. S. 557-563.

235. *Hassebrauk K.* Greserinfection mit Getreiderosten//Arb. biol. Abt. (Aust.-Reischsanst.). Berlin, 1932. N20. S. 165-167.
236. *Gassner A., Straib W.* Weitere Untersuchungen über biologische Rassen und über die Spezialisierungs Verhältniss des Gelbrostes *Puccinia glumarum*//Arb. a. d. Reischsanst. 1934. N21. S. 121-145.
237. *Streib W.* Infectionsversuche mit biologische des Gelbrostes auf Grasern//Arb. biol. Abt. (Aust.-Reischsanst.). 1935. N21. S. 483.
238. *Streib W.* Untersuchungen über des Vorkommen physiologischen Rassen des Gelbrostes (*Puc. glumarum*) in den jaren 1935-1936 und über die Aggressivität einiger neuer Formen auf Getreide und Grassern//Arb. biol. Abt. (Aust.-Reischsanst.) 1937. N22. S. 91.
239. *Newton M., Johnson L.* Stripe rust, *Puccinia glumarum*, in Canada// Can. Research. 1934. V. 14, N2. P. 89-108.
240. *Manners I. G.* Studies on the physiologic specialization of yellow rust (*Puccinia glumarum* Erikss. et Henn.) in Greit Britain//Annalis of applied biology. 1950. V. 37, N2. P. 187-214.
241. *Турапин В. П.* Внешние факторы прорастания уредоспор стеблевой ржавчины пшеницы//Вестн. с.-х. науки. 1971. №3. С. 44-46.
242. *Gopalan R., Manners J. G.* Environmental and other factors affecting germination of uredospores//Trans. Brit. Soc. 1984. V. 82. N2. P. 239-243.
243. *Chang Ho-Shii., Calpouzos L., Wilcoxson Rov. D.* Germination of hydrated uredospores of *Puccinia recondita* inhibited by light//Canad. J. of botany. 1973. V. 51. N12. P. 2459-2462.
244. *Tollenaar H.* Uredospore germination and devolpment of some cereal rusts from southcentral Chile at constant temperatures//Phytopathology. Z. 1985. V. 114, №2. P. 118-125.
245. *Матвеевко А. Н.* Скорость прорастания уредоспор *Puccinia striiformis* West. //Микология фитопатология. 1974. Т. 8, №2. С. 146-147.
246. *Турапин В. П.* Стеблевая ржавчина пшеницы в Казахстане и особенности мер борьбы с ней. Алма-Ата, 1986. 19 с.
247. *Пересыпкин В. Ф., Лобань В. Л.* Динамика развития бурой листовой ржавчины на различных по устойчивости сортах и гибридах озимой пшеницы в зависимости от метеорологических условий агрономической опытной станции ТСХА //Интегрированная защита раст. от вред. и болезн. зерновых культур. Киев, 1981. С. 76-78.
248. *Плотникова Ю. М., Андреев Л. Н., Серезкина Г. В., Зайцева Л. Г.* Условия формирования инфекционных структур *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* in vitro//Изв. АН СССР. Сер. биол. 1977. №1. С. 90-94.

249. Rowell J. B., Olien C. R., Wilcoxson R. D. //Effect of certain enviromental conditens on infection wheat by *Puccinia graminis*. *Phytopathology*. 1958. V. 48, N7. P. 371-376.
250. Dennis Y. I. Effect of high temperature on survival and devolpment on *Puccinia striiformis* on wheat//*Trans. Brit. Micol. Soc.* 1987. V. 88, N1. P. 91-96.
251. Sharp E. L., Schmitt C. G., Stalev J. M., Kingsolver C. H. Some critical factors involved in establishment of *Puccinia graminis* var. *tritici* // *Phytopathology*. 1958. V. 48, N9. P. 469-474.
252. Санин С. С., Кайдаш А. С. Особенности инфекционного процесса у возбудителя ржавчины пшеницы под воздействием света// *Микология и фитопатология*. 1973. Т. 7, №5. С. 433-437.
253. Lucas J. et al. Photocontrol of fungal spore germination//*Plant Physiology*. 1975. V. 56, N6. P. 847-849.
254. Пыжикова Г. В. Роль света в развитии *Puccinia striiformis* West. // *Микология и фитопатология*. 1979. Т. 13, №4. С. 337-342.
255. Zadoks J. C., Grolneuegen L. M. On Lightsensitivity in germinating uredospores of wheat brown rust. // *Netherl. J. Plant Pathol.* 1967. V. 73, N3. P. 83-102.
256. Koch E., Hopp H. H. Effect of light on uredospores germination and germ tube growth of soybean rust (*Phakapsora pachyrhizi* syd.)// *Phytopathol. Z.* 1987. V. 119. N1. P. 64-67.
257. Ланецкий В. П. Действие света на фитопатогенные организмы и восприимчивость растений к заболеваниям. М., 1974. 70с.
258. Тополовский В. А., Перуанский Ю. В. Некоторые оптические свойства уредоспор ржавчинных грибов и их связь с содержанием определенных веществ // *Тез. докл. 1-й конф. биохимиков респ. Ср. Азии и Казахстана*. Алма-Ата, 1966. С. 58.
259. Михайлова Л. А., Дмитриев А. П. Действие ультрафиолетовых и рентгеновых лучей на выживаемость спор *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici*//*Микология и фитопатология*. 1971. Т.5, №2. С. 200-230.
260. Rotem J., Wooding B., Aylor D. E. The role solar radiation specialy ultraviolet, in the mortality of fungal spores//*Phytopathol.* 1985. V. 75. P. 510-514.
261. Беляковская Р. К., Гончаров В. Т. Влияние факторов внешней среды на жизнеспособность уредоспор *Puccinia striiformis* West f. sp. *tritici* //*Микология и фитопатология*. 1989. Т. 23, №5. С. 445-449.

262. *Chang Ho-Shii, Wilcoxson Roy D., Calpouzos L. I.* Inhibition of uredospore germination by light partially relieved by soaking spores in water// *Phytopathology*, 1974. V. 64, N1. P. 158.
263. *Павлова Т. В., Санин С. С.* Влияние солнечной радиации и жизнеспособность уредоспор возбудителя бурой ржавчины пшеницы // *Микология и фитопатология*. 1982. Т. 16, №3. С. 211-217.
264. *Черемисинов Л. А.* Общая патология растений. М., 1966. 350с.
265. *Knights I. K. Lucas J. A.* Photosensitivity of *Puccinia graminis f. sp. tritici* uredospores in vitro and the leaf surface//*Tranz. Brit. Mycol. Soc.* 1980. V. 74. P. 543-549.
266. *Egyal Z., Peterson J.* Uredospore production of five races of *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. as affected by light and temperature //*Can. J. of Botany*. 1967. V. 45, N4. P. 537-540.
267. *Наумова Н. А.* Влияние температурных условий роста яровой пшеницы на поражаемость ее бурой ржавчиной//*Бот. журн.* 1951. Т. 36, №1. С. 32-36.
268. *Пыжикова Г. В.* Влияние температуры на инфекцию и развитие желтой ржавчины пшеницы//*Микология и фитопатология*. 1972. Т. 6, №3. С. 227-235.
269. *Марланд А. Г.* //Вестн. защиты раст. Л., 1941. №1. С. 100-105.
270. *Шатский А. Л.* //Защ. раст. 1935. №6.
271. *Степанов К. М.* //Грибные эпифитотии. М., 1962. 471с.
272. *Prabhu A. S., Wallin J. R.* Relation of wheaer to development of infection on wheat rust//*Plant Diseases Reporter*. 1970. V. 54. N11. P. 956-963.
273. *Чумаков А. Е.* Влияние гидротермических условий на развитие эпифитотий желтой ржавчины пшеницы //*Микология и фитопатология*. 1969. Т. 3, №1. С. 57-64.
274. *Гарадаги С. М.* Гидротермические условия и развитие эпифитотий желтой ржавчины пшеницы //Вестн. с.-х. науки Азерб. 1973. №6. С. 37-39.
275. *Фадеева И. П. и др.* Синоптико-метеорологические условия развития ржавчины пшеницы в Северном Казахстане//*Тр. Каз. гидромет. ин-та. Алма-Ата*, 1971. Вып. 51. С. 121-126.
276. *Минкевич И. И., Захарова Т. И., Шибкова Н. А.* Влияние цикличности солнечной активности на частоту появления болезней сельскохозяйственных культур//*Журн. общ. биол.* 1969. Т. 30, №4. С. 410-417.
277. *Вавилов Н. И.* Иммуниет растений к инфекционным заболеваниям. М., 1986. 516 с.

278. Pfeffer M. Locomotorische Richtungsbewegungen durch chemische Reise/ /Untersuch. Aus d. Botan. Institut zur Tubinaen. 1984. B. 1, №3.
279. Сережкина Г. В., Плотникова Ю. М., Андреев Л. Н. Прорастание уредоспор *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* in vitro на поверхности листа //Изв. АН СССР. Сер. биол. 1975. №4. С. 524-532.
280. Плотникова Ю. М., Зайцева Л. Г. Развитие возбудителей стеблевой и желтой ржавчины на поверхности листьев различных по устойчивости сортов пшеницы //Физиология иммунитета культурных растений. М., 1976. С. 64-71.
281. Робертс Д. А. Основы защиты растений/ Пер. с англ. А. С. Саломе. М., 1981. 253с.
282. Чумаков А. Е., Быстрова М. А. Влияние минеральных подкормок озимой пшеницы на повышение ржавчиноустойчивости//Тр. Всесоюз. ин-та защиты раст. Л., 1958. Вып. 13. Ржавчина пшеницы. С. 50-56.
283. Абиев С. А. Влияние минеральных удобрений на развитие линейной ржавчины пшеницы//Изв. АН КазССР. 1977. Сер. биол. №3. С. 72-74.
284. Планк Я. Е. ван дер. Устойчивость растений к болезням / Пер с англ. Н. А. Емельяновой. М., 1972. 253 с.
285. Бабаянц Л. Т., Слюсаренко А. Н. Пути изучения типов устойчивости пшеницы к ржавчине//Сельскохозяйств. биол. 1983. №3. С. 116-119.
286. Parlevliet J. E. Evaluation of the concept of horizontal resistance in barley *Puccinia hordei* host-patogen relationship//Phytopathology, 1976. V. 66, N4. P. 494-497.
287. Stubbs R. W. Observations on horizontal resistance to yellow rust (*Puccinia striiformis* f. sp. *tritici*) //Cereal Rusts Bull. 1977. V. 5, N1. P. 27-32.
288. Suares E. Y., Favret E. A. Reaction gene in hemizygous condition//Z. Pflanzenzucht. 1984. Bd. 92. N4. S. 289-294.
289. Sharp E. L. Breeding for stable resistance: a realistic objective//Proc. Symp. IX Intern. Congr. Plant. Protect. Minneapolis Minn. 1981. V. 2. P. 441-443.
290. Берлянд-Кожевников В. М. Сопряженная эволюция растения-хозяина и паразита и селекция пшеницы на устойчивость к бурой ржавчине//Генетика и селекция болезнеустойчивых сортов культурных растений. М., 1974. С. 17-40.
291. Берлянд-Кожевников В. М., Михайлова Л. А., Левитин М. М. Генетика ржавчинных грибов в связи с селекцией зерновых культур на

- болезнеустойчивость //Ржавчина хлебных злаков. М., 1975. С. 67-69.
292. Дьяков Ю. Т. Генетические основы селекции растений на иммунитет //Практические задачи генетики в сельском хозяйстве. М., 1971. С. 69-81.
293. Кривченко В. И. Селекция и генофонд растений по устойчивости к инфекционным болезням //Вестн. с.-х. науки. 1982. №8. С. 71-77.
294. Михайлова Л. А., Абиев С. А. Популяция возбудителя *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici* // Тез. докл. VII конф. по спор. раст. Ср. Азии и Казахстана. Алма-Ата, 1984. С. 233.
295. Лесовой М. П., Федорова В. А., Шкоренко В. И., Ельчибаев А. А. Расообразование у *Puccinia triticina* и *P. striiformis* в СССР //Микология и фитопатология. 1962. Т. 6, №5. С. 428-434.
296. Коновалова Н. Е., Суздальская М. В., Жемчужина А. И. Динамика расового состава возбудителей ржавчины хлебных злаков в СССР //Микология и фитопатология. 1970. Т. 4, №2. С. 107-122.
297. Егорова Н. П., Шаверина З. А. Расовый состав бурой ржавчины пшеницы на территории Средней Азии// Микология и фитопатология. 1970. Т. 4. №4. С. 359-361.
298. Куликова Г. Н., Борисенко А. Н. Расы бурой ржавчины пшеницы в Казахстане и Западной Сибири в 1964 – 1965 гг. //Вестн. с.-х. науки Казахстана. 1968. №7. С. 99-100.
299. Куликова Г. Н., Юрчикова Т. И., Борисенко А. Н. Расы возбудителей стеблевой и бурой ржавчины пшеницы в Казахстане и Западной Сибири //Вестн. с.-х. науки Казахстана. 1971. №5. С. 98-100.
300. Борисенко А. Н. Расы бурой ржавчины пшеницы *Puccinia triticina* Erikss. в Киргизии, Казахстане, Западной Сибири и Южном Урале: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., 1970. 19с.
301. Борисенко А. Н., Куликова Г. Н. Физиологические расы бурой ржавчины пшеницы, выделенные в ряде областей СССР в 1966 г. //Вестн. с.-х. науки Казахстана. 1968. №8. С. 105-107.
302. Абиев С. А. Эффективность новых системных фунгицидов против линейной ржавчины пшеницы //Изв. АН КазССР. Сер. биол. 1977. №3. С. 72-74.
303. *Wie wirken Pflanzenschutzmittel. Triazole*//Pflanzenschutz Kurier. 1991. N2. S. 6-7.
304. *Pawelec Mirosław. Zastosowanie fadowania alektrostatycznego w. Chemicznej ochronie roślin*//Nowe rol. 1986. V. 35, N3. S. 13-16.

305. Поляков И. М. Химический метод защиты растений от болезней. Л., 1971. 166с.
306. Kato Toshiro. Fungicides inhibiting ergosterol biosintesis// Jap. Rest. Inform. 1985. №46. P. 3-6.
307. Auja S. S., Grawal A. S., Sharma Y. R. Study on the chemical control of wheat rusts//Pesticides. 1976. V. 10, N1. P. 52-55.
308. Mc Cullough P. Fungicide treatments for stripe rust control in Southland and South Otago//Proc. 35th N. Z. Weed and Pest Control Conf., Aug. 9-12. 1982. Palmerston Noth. 1982. P. 204-207.
309. Woods S., Chan K. C., Gaunt R. E. Proc. 36th N. Z. Weed and Pest Control Conf. 1983. V. 36. P. 233-236.
310. Махова С., Дончев Н., Стоянов И. Байлетон срещу жълтата ръжда по пшеница //Раст. защита (НРБ). 1984. Т. 32. С. 15-16.
311. Watkins I. E. Fungicides evaluted cereal and foroge disease control// Plant Disease. 1965. V. 69, N10. P. 911-912.
312. Risk W. H., Beresford R. M. Seed treatment and foliar-applied fungicides for control stripe rust in Southland // Proc. 35th N. Z. Weed and Pest Control Conf. Palmerston North. 1982. P. 191-195.
313. Brown J. S. Control of stripe rust of wheat with fungicides applied adjacent to the seed at sowing// Crop Protection. 1987. V. 6, N3. P. 157-160.
314. Vesely D. The impotance of fungicolous in particular hyperparasitic fungi, from the phytopathologic point of view. //Ved. pr. VII rostl, vyroby Praise Ruryne. 1985. V. 23. P. 7-23.
315. Acha I. G., Leal J. A., Villanueva J. R. Lisis of uredospore germtubes of rusts by species of Verticillium //Phytopathol. 1965. V. 55, N1. P. 40-42.
316. Ahmad S. T. Trichotecium roseum, a hyperparasite of rusts//Indian Phytopathol. 1970. V. 23, N4. P. 634-636.
317. Влахов Стоян. Биологичната борба срещу болестите по растенията //Природа и знание (НРБ). 1971. Т. 24, №4. С. 23-25.
318. Рудаков О. Л. Микофильные грибы и их значение в биологической борьбе с болезнями растений: Автореф. дис. докт. биол. наук. М., 1972. 35с.
319. Миняева О. И. Новый гиперпаразит ржавчины //Сельское хозяйство за рубежом. 1976. №4. С. 32.
320. Сидорова И. И., Хасанов Б. А. Искусственное заражение возбудителя стеблевой ржавчины пшеницы гиперпаразитом *Darlusa filum* (Fr.) Cast. //Вестн. МГУ. Сер. биол. и почвовед. 1975. №4. С. 116-118.

321. *Kog N. K., Forrer H. R., Kern H.* Studies on the relationship between *Puccinia graminis* and the hyperparasite *Aphanocladium album*// *Phytopathol. Z.* 1981. V. 101. P. 131-135.
322. *Srivastava A. K., Defago G.* Hyperparasitism of *Puccinia horiana* and microcyclic rusts// *Phytopathol. Z.* 1986. V. 114, N1. P. 73-78.
323. *Jonston C. O., Huffman M. D.* Evidence of local antagonism between two cereal rust fungi// *Phytopathol.* 1958. V. 48. P. 69-70.

УКАЗАТЕЛЬ

названий семейств, триб, родов, видов и подвидов растений*

- Achnatherum 106
- splendens 106, 107, 115, 122, 144, 148, 150, 173, 174, 248
Aconitum 84, 137
Actaea 84, 137
Adonis 141
Aegilops 18, 106, 108
- crassa 99
- cylindrica 34, 66, 85, 99, 151, 156, 157, 160, 161, 163, 164, 166, 174, 194,
196, 198, 203, 208, 237
- ovata 66, 99, 157, 163, 167
Aeluropodeae 106
Aeluropus 35, 106
- littoralis 35, 124, 144, 149
Agropyron 18, 37, 39, 106, 108, 143
- aucheri 38, 40
- caninum 40
- cristatum 38, 40, 66, 85, 99, 149-151, 156, 157, 160, 163, 164, 166-171,
197, 198, 203
-- subsp. pectinatum 67, 99
- tschimganicum 67
- desertorum 99, 170
- fragile 67
- intermedium 69, 99, 166
- karatavense 40
- pectiniforme 40, 67, 99, 166
- var. cristatum 40
- pulcherrimum 38
- repens 53, 69, 165, 171
- sibiricum 40
- trichophorum 40
Agrostis 41, 106, 107, 138, 248
- alba 41, 50, 166

* Курсивом выделены синонимы.

- gigantea 67, 99
- hissarica 41, 99
- tenuis 149
- Ajuga 95
- Allium 143
 - longicuspis 143
- Alopecurus 23, 83, 107, 138
 - pratensis 24, 53, 67, 83, 173, 174
 - soongaricus 53
- Amarillidaceae 101
- Anchusa 19, 34, 93, 140
- Andropogoneae 106, 107
- Andropogon 48, 107
 - ischaemum 48
- Anisantha 42, 46, 107, 174
 - tectorum 42, 67, 158, 159
- Anthoxanthum 107
 - alpinum 91
 - odoratum 91
- Aquilegia 41, 84, 137
- Aristideae 106, 107
- Aristida 43, 107
 - karelinii 43
 - pennata 43
- Arnebia 93, 140
 - decumbens 93
 - grandiflora 93
- Arrhenatherum 44, 78, 166
 - elatius 45
 - splendens 79, 115
- Artemisia 78, 140
 - dracunculus 79, 140
 - lercheana 79, 140
 - maritima 79
 - schrenkiana 79, 140
- Arundinelleae 106, 107
- Arundo 81

- Asparagus 95
Astrodaucus 28
Atragene 37
- alpina 38, 138
- sibirica 38, 138
- *Atropis* 49
Avena 18, 107
- fatua 52, 138
- sativa 52, 67, 138, 166, 172
- sterilis 18
Aveneae 105, 106, 108, 166
Berberidaceae 109
Berberis 44, 45, 65, 91
- aguifolium 135, 136
- Bykovianus 135
- heteropoda 44, 65, 91, 121, 135–137, 143, 252
- iliensis 65, 91, 135
- integerrima 135
- karkalensis 135
- nummularia 135
- *oblonga* 91, 121, 135
- sibirica 135–137
- sp. 65
- vulgaris 135, 136
Boraginaceae 93, 109, 110, 140
Bothriochloa
- *ischaemum* 48
Brachyelytrum
- erectum 29
Brachypodieae 106, 107
Brachypodium 45, 107
- pinnatum 45, 67
- sylvaticum 46
Bromeae 106, 107
Bromus 18, 42, 46, 107, 108, 156, 166, 174, 248
- briziformis 53
- danthoniae 47, 67, 166–170, 173

- *inermis* 53, 151
- *japonicus* 46, 50, 53, 67, 122, 124, 144, 149, 151, 152, 156, 158–161, 168, 169, 196, 198
- *mollis* 165
- *oxyodon* 47, 50, 53, 68, 122, 157–160, 163, 173, 174
- *scoparius* 53, 173
- *squarrosus* 47, 68, 149, 160
- sp. 18, 50
- *sterilis* 47
- *tectorum* 47, 67
- Bromopsis 46, 107, 138, 174
 - *inermis* 47, 50, 53, 67, 144, 149, 152, 158–161, 167–170, 172
- Calamagrostis 60, 78, 91, 107, 135, 138
 - *epigeios* 50, 53, 60, 69, 91, 99, 122, 144, 150, 172, 173, 178, 195, 196, 247, 248
 - *subsp. macrolepis* 60, 69
 - *holciformis* 60
 - *pseudophragmites* 92
 - *purpurea*
 - *subsp. phragmitoides* 92
- Campanula 95
- Campanulaceae 95
- Cannabis 141
 - *ruderalis* 55, 141
 - *sativa* 55, 141
- Caprifoliaceae 109
- Cardaria 76
 - *draba* 76, 139
- Chenopodiaceae 76
- Clematis 19, 37, 137, 138
- C. fusca 137
 - *glauca* 37, 138
 - *integrifolia* 37, 96, 138, 140
 - *manschurica* 137
 - *orientalis* 37, 96, 138, 140
 - *songarica* 37, 95, 96, 138, 139
- Clinelymus* 99

- *sibiricus* 99
- Compositae 109, 139, 140
- Convallaria 57
- Crocus sp. 101
- Cruciferae 76, 109, 110, 139
- Cynodonteae 106, 107
- Cynodon 54, 107
 - *dactylon* 55, 141
- Cynoglossum 34, 140
- Cynosurus
 - *echinatus* 18
- Dactylis 18, 25, 56, 107
 - *glomerata* 18, 25, 53, 56, 69, 92, 99, 122, 124, 144, 149, 152, 170, 203
- Dasypyrum 18
- Dendranthema 78, 140
- Digraphis 57
- Dodartia 95, 139
 - *orientalis* 76, 97, 140
- Dracocephalum 95
 - *bippinatum* 96, 139
 - *integrifolium* 96, 139
- Echinospermum*
 - *semiglabrum* 93
- Elymus 18, 58, 106, 108, 143, 156, 174, 248
 - *abolinii* 68, 99, 157, 160, 167, 169, 172, 173, 175
 - *alaicus* 70
 - *angustus* 58
 - *arenarius* 59, 165
 - *caninus* 53, 68, 99
 - *dahuricus* 59, 173
 - *giganteus* 51, 58
 - *glaucoissimus* 68, 156, 160, 212, 220
 - *junceus* 71
 - *mutabilis* 68
 - *paboanus* 58
 - *pavlovii* 68
 - *schrenkianus* 68

- *sibiricus* 68, 99, 157, 160, 164
- sp. 166, 174
- *tianschanicus* 100
- *tschimganicus* 68
- Elytrogia 18, 37, 39, 106, 108, 143, 156, 165
 - *alata* 40, 68
 - *elongata* 203
 - *geniculata* 85, 170
 - *intermedia* 68, 99, 203, 208, 216, 255
 - sp. 39
 - *subsp. pulcherrima* 40, 51, 68
 - *subsp. trichophora* 68
 - *kasteki* 40
 - *repens* 38, 40, 51, 53, 68, 85, 99, 122, 124, 142, 144, 149–152, 156, 157, 160, 163, 164, 166–170, 172–174, 189, 195, 196, 203, 216, 247, 255
- Eragrostis 60
 - *collina* 60
 - *arundinacea* 60
- Eromopyrum 18, 27, 39, 106
 - *bonaepartis* 71, 157, 160, 172, 173, 174
 - *orientale* 27, 157, 160, 171
- Eryngium
 - *macrocalyx* 76, 139
 - *planum* 76, 139
- Ferula 28
 - *alata* 28, 76, 139
- Festuca 18, 26, 32, 61, 63, 64, 107, 108, 138
 - *alata* 69, 173
 - *amblyodes* 62, 63
 - *subsp. erectiflora* 63
 - *arundinacea* 26, 53, 62, 69
 - *subsp. orientalis* 26, 51, 62
 - *ganeschinii* 70
 - *gigantea* 52, 62, 70, 100, 124, 149
 - *granatensis* 18
 - *karatavica* 52
 - *orientalis* 51, 158, 160, 163, 172, 173

- *pratensis* 62, 70, 158–161, 172, 173
- *rubra* 26, 62
- *sulcata* 27, 62–64, 70, 124, 158, 159
- sp. 51
- *tianschanica* 27
- *valesiaca* 70, 161
- subsp. *sulcata* 27, 70, 161
- Ficaria 31
 - *ficarioides* 31
- Frangula 50
 - *alnus* 138
- Gagea 102
 - *fedtschenkoana* 102
 - *iliensis* 102
 - *pusilla* 102
- Geranium 95
 - *collinum* 96, 139
 - *pratense* 96, 139
 - sp. 96
- Geraniaceae 95, 109, 139
- Glechoma 95
- Graminiophyllum 10
 - sp. 10
- Halerpestes 49
- Heliotropium 43
 - sp. 43
- Heracleum 28
- Heterocaryum 140
 - *rigidium* 93
- Hierochloe 73, 107
 - *odorata* 70, 73
- Hordeum 18, 106, 108, 156, 248
 - *bogdanii* 66, 75, 100, 115, 144, 150, 157–161
 - *brevisubulatum* 66, 100, 156, 157, 160
 - subsp. *turkestanicum* 100
 - *bulbosum* 18, 75, 100, 150, 166
 - *crinitum* 66, 166

- *jubatum* 75, 100, 165, 166
- *leporinum* 66, 100, 150, 156–161, 163, 165–171, 173, 174, 195, 196
- *murinum* 18, 66, 74, 100
- - subsp. *leporinum* 74
- sp. 166
- *vulgare* 66, 74, 100, 156–161, 163, 165–171, 173–175, 195, 196
- Iridaceae 101
- Isatis
 - *tinctoria* 76, 139
- Isopyrum 19, 137
- Koeleria 77, 80, 107
 - *gracilis* 77, 80
- Labiatae 95, 109, 110, 139
- Lactuca 78, 140
- Lallemantia 95
- Lamium 95
 - *album* 76, 139
- Lappula 140
 - *microcarpa* 93
- Laserpitium 28
- Leersia 29, 107
 - *oryzoides* 29
- Leonurus 95
 - *glaucescens* 96, 139
 - *tataricus* 96, 139
- Leopoldia 63
- Lepidium
 - *latifolium* 76, 139
 - *songaricum* 76, 139
 - sp. 76
- Leymus 58, 106, 108
 - *abolinii* 59
 - *alaicus* 59, 70
 - *angustus* 58, 59, 70, 144, 149, 173, 183, 197, 198
 - *arenarius* 59, 70, 122, 197, 198
 - *caninus* 59
 - *giganteus* 144

- karelinii 70
- mollis 165
- multicaulis 59, 70, 144, 149, 173
- paboanus 58, 59, 70, 115, 149
- racemosus 51, 58, 115, 122, 144, 149
- subsp. racemosus 51
- Leptopyrum 19, 137
 - fumarioides 137
- Liliaceae 95, 101, 109
- Lithospermum 46, 140
- Lolium 107
 - perenne 18, 85, 170, 171, 195, 196
 - persicum 18
- Lonicera 61
 - humilis 61
 - karelinii 61
 - pallasii 61
 - tatarica 61
- Lycopsis 93, 140
- Majanthemum 57
- Melica 28, 107, 108, 115
 - altissima 70, 158, 159, 161
 - ciliata 28
 - jacquemontii 28, 173, 175
 - nutans 70, 144, 150, 158–161
 - transilvanica 28, 70, 173, 175
- Meliceae 106, 107
- Milium 107
 - effusum 70
 - vernale 70
- Moraceae 109, 141
- Muscari 63
- Nitraria 35
- Schoberi 35
- Onosma 140
- Origanum 95
 - vulgare 96, 139

- Ornithogalum
 - hordeum 73
- Oryzeae 106, 107
- Paniceae 106, 107
- Paris 57
- Phalarideae 106, 107
- Phalaroides 57, 107
 - arundinacea 57, 72, 143, 197, 198
- Phleae 106, 107, 166
- Phleum 71, 107, 108, 143
 - paniculatum 71
 - phleoides 71, 161
 - pratense 71, 100, 144, 149, 158–161, 173, 174
- Phragmites 77, 81, 86, 107
 - australis 81, 87, 122, 139, 144, 152, 197, 198
 - communis 77
- Plantaginaceae 109, 141
- Plantago 141
 - lanceolata 54, 141
 - salsa 54, 141
 - stepposa 54, 141
- Poa 30, 88, 105, 107, 108, 143, 156, 248
 - alpina 71, 90
 - subsp. alpina 71
 - subsp. vivipara 71
 - angustifolia 18
 - bulbosa 30, 71, 88, 160, 173
 - var. vivipara 51
 - lipskyi 88
 - nemoralis 30, 31, 71, 90
 - palustris 71, 88
 - pratensis 18, 30, 31, 89, 90, 100, 122, 144, 150, 152, 158–160, 166, 197, 198
 - remota 72
 - subsp. angustifolia 30, 71, 88, 90
 - serotina 71, 88
 - trivialis 31, 72, 89
 - versicolor 89

- subsp. *stepposa* 72, 89
- Poaceae 154
- Poeae 107, 108, 166
- Polypogon 81, 107
 - *maritimus* 100
 - *monspeliensis* 82
- Polygonaceae 109
- Polygonatum 57
- Psathyrostachys 106, 156
 - *fragilis* 157, 160
 - *juncea* 71, 100, 157–161, 163, 167–170, 172–175, 195, 248
- Puccinellia 49, 107
 - *gigantea* 49, 51, 72, 124, 158–161
 - *hackeliana* 195, 196
- Pulmonaria 46, 140
 - *mollissima* 93
- Pulsatilla
 - *patens* 97, 140
- Ranunculaceae 95, 109, 110, 137, 139, 141
- Ranunculus 23, 25, 26, 30, 81, 83
 - *acer* var. *borealis* 83
 - *auricomus* 30
 - *bulbosus* 31
 - *ficaria* 31
 - *polyanthemos* 25
 - *regelianus* 81, 139
 - *repens* 30, 31, 139
- Rhamnaceae 109
- Rhamnus 50, 52, 60
 - *cathartica* 52, 138
 - *coriacea* 138
 - *frangula* 50, 138
 - *sintenisii* 138
 - *songorica* 138
- Rheum 86
- Rhytispermum* 140
 - *arvense* 93

- Rindera 140
- Roegneria* 18
- *abolinii* 28, 68
 - *canina* 53
 - *tianschanica* 100, 166
- Rumex 86, 139
- *acetosa* 86, 139, 143
 - *acetosella* 86, 139, 143
 - *confertus* 87, 139, 143
 - *crispus* 87, 139
 - *paulsenianus* 87, 139
 - *rechingeranus* 87, 139
 - *stenophyllus* 139
 - *tianchanicus* 87, 139
- Salvia 95, 98
- *deserta* 96, 139, 140
 - *nemorosa* 96
 - sp. 96
- Sclerochloa 31, 107
- *dura* 31, 90
- Scrophulariaceae 76, 109, 139–141
- Secale 18, 27, 93, 106
- *cereale* 65, 93, 100, 140, 142, 150, 156, 157, 160, 163, 165, 166, 171, 173
 - *sylvestre* 66, 93, 140, 157, 160, 166, 172–174
- Sedum 80
- Seseli 28
- Setaria 107
- *viridis* 94
- Smilacina 57
- Solenanthus 34
- *circinnatus* 34
- Stipeae 106
- Stipa 32, 95, 102, 106, 108
- *arabica* 98, 140
 - *barbata* 103
 - *capillata* 97, 122, 140, 144
 - *caucasica* 25, 97, 140

- hohenackerana 97, 102, 140
- kirghisorum 26, 97, 140
- lessingiana 98, 102, 140
- pulcherrima 98, 140
- pseudocapillata 103
- rubens 32
- sareptana 103
- sp. 98, 140
- szovitsiana 98
- Symphytum 46
- Taraxacum 78, 140
 - sp. 139
- Tauscheria
 - lasiocarpa 76, 139
- Thaenatherum 74, 106, 156
 - asperum 157, 160, 161, 172–174
 - crinitum 72, 75, 100, 158–161, 163, 167–170, 172, 173, 195, 196
- Thalictrum 19, 39, 42, 58, 84, 137
 - collinum 39, 137, 138
 - flavum 137
 - isopyroides 39
 - minus 39, 137, 138
 - simplex 39, 137, 138
 - sp. 39
 - strictum 40, 137, 138
- Thlaspi
 - ceratocarpum 76, 139
- Thymus 95
 - serpyllum 96, 139
 - sp. 96
- Trillium 29, 57
- Trisetum 107
 - spicatum 72, 101
- Triticeae 105, 106, 108, 166
- Triticum 18, 106
 - aestivum 85, 100, 144, 149–152, 156, 157, 160, 161, 163–164, 166–171, 173, 189, 195–198, 208, 248

- *vulgare* 65, 165
Tussilago 88
- *farfara* 88
Ulugbekia
- *tschimganica* 93
Umbelliferae 108, 139
Valerianaceae 141
Valerianella 99, 141
Veronica 141
- *campylopoda* 55, 141
- *sp.* 55
Viola 141
Violaceae 141
Vulpia 63
Ziziphora 95
- *bungeana* 96, 139
Zosima 28
Zygophyllaceae 109, 139
Zygophyllum
- *brachypterum* 76
- *fabago* 76, 139
- *sp.* 77

УКАЗАТЕЛЬ

*названий семейств, родов, видов, подвидов
и специализированных форм ржавчинных грибов**

Acladium 246

Aecidium

- clematis-songarici 95

- dodartiae 95

- pulsatillae 95

- salviae-stipae 95

- thymi 95

Alternaria 246

Aphonocladium 246

Arthobotrys 246

Auriculariaceae 10

Botrytis 246

Cephalosporium 246

Cladosporium 246

Darluca 246

- filum 247–249, 256

Deuteromycetes 247

Echinobotryum 246

Fusarium 246

Гипостомовые 10

Penicillium 246

Phoma 246

Phyllosticta 246

Phragmidium 10

Pucciniaceae 21

Puccinia 10, 21, 32, 205

- aegilopsis 33, 105, 113, 117, 120–122, 142, 172–174, 183, 184, 194, 197–198, 254

* Жирным шрифтом выделены страницы, где дается описание гриба

- aeluropodis 13, **35**, 110, 113, 114, 124, 143, 149, 254
- agropyri **36**, 108, 114, 117, 120, 123, 137–138, 142, 149, 248
- agropyrina **38**, 105, 108, 110, 113, 115, 117, 120–122, 124, 137, 138, 143, 172–174, 195, 196, 254
- agrostidis **41**, 104, 106, 110, 114, 117, 141, 148–149, 183–184, 248, 254
- alternans **42**, 104–105, 114
- *anomala* 73, 103, 166
- aristidae **42**, 144
- arrhenatheri **44**, 114, 135, 137
- brachypodii **45**, 105, 144
- bromina **46**, 103, 104, 106, 110, 113, 114, 117, 120–124, 142, 149, 174, 194, 197, 198, 247, 248, 254
- cesatii **48**, 104, 105, 113, 114, 141
- cinerea **48**, 104, 105, 114, 195, 196
- coronata 13, 19, 20, **49**, 105, 106, 108, 110, 113, 114, 117, 120–122, 138, 144, 149, 247, 248, 254
- f. sp. avenae 250
- f. sp. calamagrostidis 20
- coronifera 20, **51**, 105, 108, 110, 114, 117, 120–123, 138, 142, 148, 152, 172, 173, 254
- f. sp. avenae 20
- cynodontis **54**, 109, 113, 114, 141, 142
- dactylidina **55**, 104, 105, 110, 113, 114, 117, 121, 124, 141, 142, 144, 149
- digraphidis **56**, 103, 104, 114, 143, 197, 198
- *dispersa* 19, 92, 103
- elymi 13, **57**, 104, 105, 110, 113–115, 117, 121, 122, 124, 141, 142, 144, 149, 174, 197–199, 248, 254
- elymicola **58**, 104, 105, 108, 113, 117, 121, 141, 173, 174
- epigeios **59**, 104–106, 113, 117, 121, 123, 141
- eragrostis-arundinaceae **60**, 104, 105
- festucae **60**, 110, 113, 117, 121, 122, 124, 142, 173
- festucina **62**, 104, 105, 113, 123, 254
- gibberosa **63**, 104, 105, 113, 121, 141
- *glumarum* 20, 98, 103
- graminis 13, 14, 18, **64**, 105, 108, 110, 113, 115, 117, 122, 131, 135, 136, 142–144, 148, 149, 152, 155–157, 164, 174, 178, 180, 183–186, 189–191, 197–200, 207, 210, 212, 219, 228, 230, 235, 236, 247, 248, 253–255

- f. sp. agropyri 156, 160
- f. sp. agropyri-repentis 155
- f. sp. agrostidis 155, 156
- f. sp. airae 155, 156
- f. sp. aperea 155
- f. sp. arrhenatheri 155
- f. sp. aveneae 155, 156
- f. sp. bromi 160
- f. sp. calamagrostidis 155, 156
- f. sp. dactylidis 155, 156
- f. sp. elymi 160, 183
- f. sp. festucae 155
- f. sp. festucae-granatensidis 155
- f. sp. hordei 155, 160
- f. sp. lolii 155, 156
- f. sp. phlei 161
- f. sp. phlei-pratensis 155, 156
- f. sp. poae 155, 156, 160
- f. sp. secalis 155, 156, 160
- f. sp. tritici 142, 155, 156, 187, 192, 200, 207, 228, 239
- hierochloina 72, 104, 105, 113, 141
- hordei 73, 103–105, 113, 117, 122, 144, 148, 150, 172, 173, 195, 196, 247, 248
- hordei-murini 74, 104, 105, 113, 115, 121, 141, 195, 196
- isiacae 13, 75, 108–110, 113, 121, 122, 139, 140, 142, 144, 152, 194, 197, 198, 254
- koeleriicola 77, 104, 114, 141
- lasiagrostis 13, 78, 106, 110, 114, 115, 117, 122, 140, 144, 148, 150, 247, 248, 254
- longissima 80, 104, 105, 114
- magnusiana 81, 108, 114, 139
- mediterraneae 82, 104, 105, 114, 141
- perplexans 19, 82, 108, 114, 139
- persistens 13, 19, 84, 103, 105, 108, 110, 113, 114, 117, 120, 122, 124, 137, 138, 148, 150, 170, 171, 174, 180, 183, 184, 189, 190, 195, 196, 199, 228, 230, 235, 236, 248, 254
- f. sp. agropyri 247

- f. sp. tritici 14, 187, 228
- phlei-pratensis 183, 184
- phragmitis **85**, 113–115, 117, 139, 143, 144
- poae-nemoralis **89**, 103, 104, 114
- *poae-sudeticae* 103, 121, 123, 141, 150
- poarum **87**, 105, 110, 113, 114, 117, 120–123, 142, 144, 150, 197, 198, 248, 254
- pygmaea **90**, 106, 110, 114, 117, 120, 121, 134–136, 142, 144, 150, 152, 194–196, 247, 248, 252, 254
- recondita 19, **92**, 103, 105, 110, 113, 114, 122, 150, 172, 173, 180, 183, 250, 254
- *rubigo-vera* 19, 103, 166
- *sessilis* 103
- setariae-viridis **94**, 104, 105, 114, 141
- stipina **94**, 95, 106, 108, 109, 113, 114, 139, 140, 144
- striiformis 20, **54**, 98, 103–105, 108, 110, 114, 117, 123, 124, 141, 147, 149–152, 164, 165, 168, 174, 178, 180–184, 188, 190–192, 194, 197, 198, 203, 206, 209, 219, 228, 230, 235, 236, 247, 254, 255
- f. sp. agropyri 165
- f. sp. bromi 169
- f. sp. dactylidis 20
- f. sp. elymi 165
- f. sp. hordei 165, 169
- var. dactylidis 20
- f. sp. secalis 165
- f. sp. tritici 20, 165, 167, 169, 180, 228
- *symphyti-bromorum* 103
- triseti **101**, 104, 105, 114, 141
- *triticina* 19, 103, 170
- wolgensis **102**, 105, 114
- Scopulariopsis 246
- Sepodonium 246
- Sphaeropsidales 247
- Sporotrichum 246
- Trichosporium 246
- Trichothecium 246

- roseum 249
- Uromyces 9, 21, 22, 174
 - alopecuri 23, 104, 113, 139, 173, 174
 - dactylidis 24, 105, 108, 113, 122, 139
 - ferganensis 25, 104, 105, 113, 141
 - festucae 26, 104, 113, 139, 142
 - fragilipes 27, 104, 105, 113, 141
 - graminis 27, 113, 115, 122, 142, 144, 150, 173, 175
 - halstedii 29, 104, 105, 113
 - poae 29, 105, 108, 110, 113, 122, 139, 142, 248
 - sclerochloae 31, 104, 105, 113, 141
 - stipinus 31, 104, 105, 113, 122, 141, 142
- Verticillium 246

Научное издание

Абиев Сардарбек Абиевич

**РЖАВЧИННЫЕ ГРИБЫ
ЗЛАКОВ КАЗАХСТАНА**

*Утверждено к печати Ученым советом Института ботаники
и фитоинтродукции МОН РК*

Подписано в печать 18.07.2002.

Формат 60x84 $\frac{1}{16}$. Бумага офсетная. Печать офсетная.
Уч. изд. л. 18,5. Тираж 500 экз. Заказ 128.

Научно-издательский центр "Ғылым"
480100, г. Алматы, ул. Пушкина, 111/113