

УДК 632.4: 632.4.01/.08: 576.7

UDK 632.4: 632.4.01/.08: 576.7

03.00.00 Биологические науки

Biology

**МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ  
КОНИДИОГЕНЕЗА *VENTURIA INAEQUALIS*  
(СООКЕ) WINTER В ЛАБОРАТОРНЫХ  
УСЛОВИЯХ****MORPHOLOGICAL FEATURES OF  
CONIDIOGENESIS OF *VENTURIA*  
*INAEQUALIS* (COOKE) WINTER IN  
LABORATORY CONDITIONS**

Насонов Андрей Иванович  
канд. биол. наук, SPIN-код: 5636-6106, Scopus ID –  
56989221000, Researcher ID – K-9142-2017  
[nasoan@mail.ru](mailto:nasoan@mail.ru)

Nasonov Andrei Ivanovich  
Cand. Biol. Sci., SPIN-code: 5636-6106, Scopus ID –  
56989221000, Researcher ID – K-9142-2017,  
[nasoan@mail.ru](mailto:nasoan@mail.ru)

Якуба Галина Валентиновна  
канд. биол. наук, SPIN-код: 3835-6760,  
AuthorID: 98310  
[plantprotecshion@yandex.ru](mailto:plantprotecshion@yandex.ru)  
ФГБНУ "Северо-Кавказский федеральный научный  
центр садоводства, виноградарства, виноделия",  
Краснодар, 350901, Россия, ул. 40-летия Победы,  
39

Yakuba Galina Valentinovna  
Cand. Biol. Sci., SPIN-code: 3835-6760,  
AuthorID: 98310  
[plantprotecshion@yandex.ru](mailto:plantprotecshion@yandex.ru)  
Federal State Budget Scientific Organization  
"North-Caucasian Federal Research Center of  
Horticulture, Viticulture and Vine production",  
Krasnodar, Russia, 40 let Pobedy, 39

Возбудитель парши яблони микромицет *Venturia inaequalis* (Cooke) Winter наносит существенный вред промышленному производству яблок. Изучение патогена в чистой культуре имеет значение для решения теоретических и практических вопросов его биологии. Способность лабораторной культуры *Venturia inaequalis* к спороношению, является важным диагностическим признаком при морфолого-культуральном анализе, в тесте на чувствительность к фунгицидам, при создании сборного инокулюма для искусственного инфекционного фона. Нами были проведены исследования морфологических особенностей конидиогенеза чистой культуры *V. inaequalis*, таких как расположение конидиогенных структур и их форма. Впервые для лабораторной культуры патогена было показано спороношение в толще агара на субстратном мицелии. Конидиогенез протекал по бластическо-аннелидному типу. В зависимости от расположения конидиогенных структур на воздушном или субстратном мицелии их морфология отличалась. Конидиогенные участки в субстратном мицелии можно было наблюдать невооружённым глазом, в виде зернистости гиф, при этом они представляли собой скопления конидий у каждого аннелида. Аннелид имел изогнутую форму. На воздушном мицелии аннелиды были прямыми и всегда имели только одну конидию. Различия в морфологии конидиогенных структур, как предполагается, связано с физическими условиями среды в которой происходит спорообразование. В толще агара каждая зрелая конидия, остающаяся у вершины аннелида, препятствует формированию следующей, что приводит к его изгибанию. Фиксированное расположение конидиогенных структур и образующихся конидий в толще агара

The pathogenic agent of apple scab disease, *Venturia inaequalis* (Cooke) Winter, causes significant damage to the industrial production of apples. Studying the pathogen in pure culture is important for solving the theoretical and practical issues of its biology. The sporulation ability of the *Venturia inaequalis* laboratory culture is an important diagnostic feature in morphological culture analysis, in the test for sensitivity to fungicides, when creating a collection inoculum for an artificial infection. We have studied the morphological features of conidiogenesis of pure *V. inaequalis* culture, such as the location of conidiogenic structures and their form. For the first time in the laboratory culture of the pathogen, sporulation in the thickness of agar on the substrate mycelium was demonstrated. Conidiogenesis proceeded according to the blastic-annelidic type. Depending on the location of the conidiogenic structures on the aerial or substrate mycelium, their morphology was different. Conidiogenic areas in the substrate mycelium could be observed with the unaided eye, in the form of hyphal grit, while they were conidia conglomerations in each annelid. Annelid had a curved shape. On the aerial mycelium, annelids were straight and always had only one conidium. Differences in the morphology of conidiogenic structures are supposed to be related to the physical conditions of the environment in which sporulation takes place. In the agar, each mature conidium remaining at the apex of the annelid interferes with the formation of the next one, which results in its bending. The fixed arrangement of conidiogenic structures and forming conidia in the thickness of agar allows the use of substrate sporification for model studies of the conidiogenesis process

позволяет использовать субстратное спороношение для модельных исследований процесса конидиогенеза

Ключевые слова: *VENTURIA INAEQUALIS*, ЧИСТАЯ КУЛЬТУРА, СУБСТРАТНЫЙ МИЦЕЛИЙ, КОНИДИОГЕНЕЗ, КОНИДИЯ, АННЕЛИД, ПАРША ЯБЛОНИ

Keywords: *VENTURIA INAEQUALIS*, PURE CULTURE, SUBSTRATE MYCELIUM, CONIDIOGENESIS, CONIDIA, ANNELID, APPLE SCAB

Doi: 10.21515/1990-4665-132-106

## Введение

Возбудитель парши яблони микромицет *Venturia inaequalis* (Cooke) Winter наносит существенный ущерб при промышленном производстве плодов, снижая урожайность и качество продукции. Сложность контроля фитопатогена обусловлена двухстадийностью жизненного цикла, сочетающего увеличение генетических вариантов во время полового процесса и значительной мультипликации инокулюма гриба при бесполом размножении. Половой процесс протекает в тканях листового опада, начинаясь с формирования плодовых тел – псевдотециев и заканчиваясь образованием и разлётом аскоспор. Бесполое развитие происходит на вегетирующем растении. Аскоспора попав на листовую пластинку при достаточной влажности прорастает, проникает через кутикулярный слой и в пространстве между кутикулой и стенками эпидермальных клеток формирует строму [1, 2]. Образование конидиеносцев вызывает разрыв кутикулы листа растения-хозяина и появление характерных тёмно-оливковых пятен парши. На конидиеносцах (конидиофорах, аннелидах) формируются конидиоспоры. Конидиеносцы в основном прямые, неветвящиеся, гладкие, окрашенные (от светло- до тёмно-оливково-коричневого цвета), расположенные одиночно или пучками, длинна до 90 мкм, толщина – 5–6 мкм, у основания расширенные [3].

Ультраструктурные исследования конидиогенеза *Venturia inaequalis* позволили определить его к бластическому типу образования бесполоых спор, происходящему по механизму почкования, при котором конидия

формируется до образования двухслойной септы. После возникновения септы конидия отделяется с дистальной её частью, другой слой септы остаётся на аннелиде. На месте отделения конидии остаётся кольцеобразный рубец. Следующая конидия образуется через рубец, его вершина удлиняется возникает конидиогенный локус, после чего процесс завершается формированием септы. С продукцией каждой новой конидии конидиеносец становится более длинным и узким, на нём остаются следы рубцов после каждой аннелиации [4, 5].

Культура *V. inaequalis* была получена Адерхольдом в 1896 году на различных питательных средах естественного состава, содержащих отвары из листьев и побегов различных садовых культур, а также свежий сок огурца и желатин. Немецким учёным было показано, что культуральные характеристики гриба были одинаковыми вне зависимости от того из какой споры, полового или бесполого этапа развития, они были получены [6]. Моноспоровая культура гриба широко используется в генетических, биохимических и популяционных исследованиях парши яблони [7-14].

Систематических исследований по конидиогенезу *V. inaequalis* в чистой культуре не проводилось. Обычно в культуральных исследованиях оценивали наличия и интенсивность споруляции культуры путём смыва конидий с её поверхности [7, 10-12]. Не встречается информация о наличии или отсутствии споруляции в субстратном мицелии при культивировании на твёрдых питательных средах. Wallace (1913) показал наличие на мицелии, растущем в говяжьем и яблочном бульоне, образование одиночных конидий на конидиофоре [15].

Способность лабораторной культуры *V. inaequalis* к спороношению, является важным диагностическим признаком при морфолого-культуральном анализе, в тесте на чувствительность к фунгицидам, при создании сборного инокулюма для искусственного инфекционного фона и т.п. Опосредованно степень спороношения изолята может говорить о таких

характеристиках патогена, как его агрессивность [7]. Зачастую в задачах исследования, например, по определению вирулентности биотипов парши к различным сортам яблони важно получение чистой культуры с хорошим уровнем споруляции, так как заражение осуществляется суспензией спор.

Для эффективной оценки споруляции или отбора высокоспорующих биотипов, важно иметь четкое представление о характере процесса конидиогенеза в чистой культуре патогена, в том числе о расположении спорообразующих структур.

### Материалы и методы

Исследования проводились в лаборатории генетики и микробиологии ФГБНУ Северокавказского федерального научного центра садоводства, виноградарства и виноделия. Объектами исследований служили лабораторные культуры *V. inaequalis*, выделенные в 2017 году из образцов опавшей листвы яблони, собранных в промышленном насаждении ОАО «Агроном» (п. Агроном, Динской р-он). Отбор половой стадии патогена производили, основываясь на рекомендациях [16].

Чистая культура *V. inaequalis* была получена из аскоспоровой стадии развития гриба по методике, предложенной Насоновым и др. [17]. Моноаскоспоровые изоляты патогена выделяли, растили и определяли особенности конидиогенеза с использованием картофельно-глюкозного агара: 100 г картофеля (отвар), 20 г глюкозы, 20 г микробиологического агара на 1 л воды [7]. Выделение и выращивание лабораторных изолятов проводили в темноте при температуре 20°C. При получении моноаскоспорового изолята, дальнейшие пересевы культуры на свежую питательную среду осуществляли кусочком агара с грибным мицелием. Для исследования использовали культуры месячного возраста.

Оценку особенностей спороношения проводили визуально и с применением световой микроскопии: стереомикроскоп МС-1, биологический тринокулярный микроскоп «Olympus BX41», с

дополнительной насадкой видеоокуляра «DCM-130». Осуществляли микроскопию препаратов раздавленного или целого агарового блока с субстратным мицелием. Для оценки конидиогенных структур воздушного мицелия, использовали три подхода приготовления препарата для микроскопирования: 1) воздушный мицелий соскабливали препаровальной иглой с поверхности культуры, переносили в каплю воды на предметное стекло и накрывали покровным стеклом; 2) чистую культуру патогена заливали расплавленным агар-агаром непосредственно поверх питательного агара, после застывания агаризованной среды, вырезали блок агара с воздушным мицелием и готовили раздавленный препарат; 3) к поверхности чистой культуры прикладывали без нажима клейкой стороной отрез скотча размером 2 x 2 см, затем скотч с прилипшим воздушным мицелием помещали в каплю воды на предметное стекло.

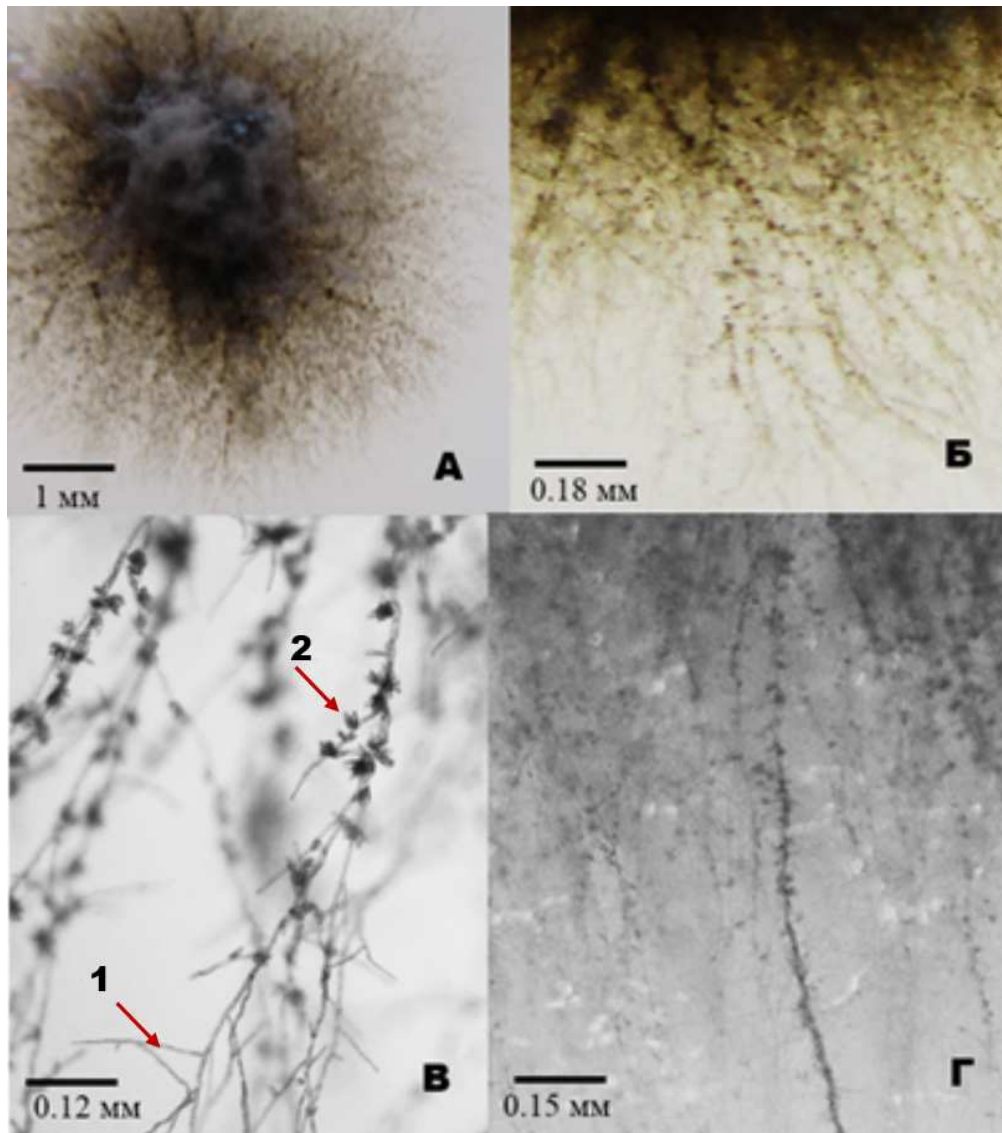
Под стереомикроскопом спороношение изучали нативно без приготовления препарата, непосредственно на чашке Петри.

### **Результаты и обсуждение**

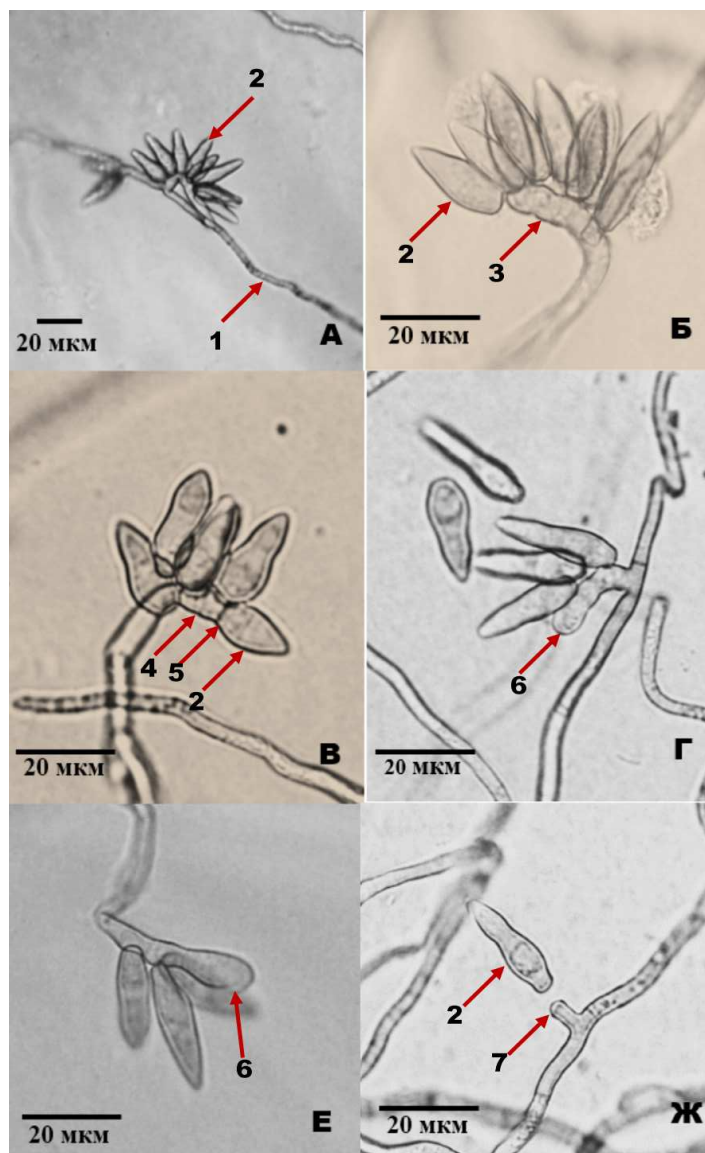
Визуальное обследование спороносящих изолятов *V. inaequalis* показало наличие зернистости субстратного мицелия у некоторых образцов (рис. 1А, 1Б). Самые молодые краевые субстратные гифы обычно не имели зерен. Зерна отмечались на более старом мицелии, и количество их увеличивалось в направлении от края колонии к её центру. В ряде случаев только отдельные гифы на всём протяжении имели зернистость, такие гифы выглядели как тяжи большого размера.

Микроскопирование при небольшом увеличении (40X и 100X) позволило увидеть, что зерна представляют собой компактные скопления конидий на субстратных гифах (рис. 1В, 1Г). Скопления спор имели вид мутовок, и каждая отдельная конидия характеризовалась чётко ориентированным расположением: широким основанием к гифе, а острой частью от него.

Более тонкое микрофотографирование (800X) позволило увидеть строение конидиогенной гифы, которая представляла собой относительно короткий отросток на субстратной гифе – конидиеносец (рис. 2А, 2Б). Самые короткие конидиеносцы были прямыми, перпендикулярно отходящими от гиф, более длинные были изогнутыми в направлении гифы или даже перекрещивающимися с ней (рис. 2А).



**Рисунок 1 – Морфологические особенности конидиогенеза субстратного мицелия чистой культуры *Venturia inaequalis* на твёрдой искусственной среде. А – чистая культура *V. inaequalis* в проходящем свете; Б – фрагмент культуры (масштабирование), зернистая структура мицелия; В – гифа с группами конидий, микрофотографирование нативной культуры (100 X); Г – зернистая структура гиф, микрофотографирование нативной культуры (40 X). 1 – гифа; 2 – группа конидий.**



**Рисунок 2 – Морфологические особенности органов конидиогенеза субстратного мицелия чистой культуры *Venturia inaequalis* на твёрдой искусственной среде (микроскопирование препаратов).** А – ги́фа с пучком конидий (200 X); Б – конидиеносец с отделившимися конидиями (800 X); В – конидиеносец с не отделившейся конидией, между конидиеносцем и конидией сформировалась септа, на конидиеносце просматриваются зоны аннеляций (800 X); Г, Е – конидиеносец с конидиогенным локусом (800 X); Ж – конидиеносец с единичной отделившейся конидией, на конидиеносце остался рубец. 1 – ги́фа; 2 – конидий, 3 – конидиеносец, 4 – зона аннеляций, 5 – септа, 6 – конидиогенный локус, 7 – рубец (воротничок).

Если на конидееносце было несколько конидий, то они располагались вдоль него, иногда от самого его основания, на внешней стороне изгиба, при этом широкое основание конидии было обращено к конидиеносцу. Нередко конидии располагались веером в одной плоскости. Однако связанной с конидиеносцем была всегда только одна конидия,

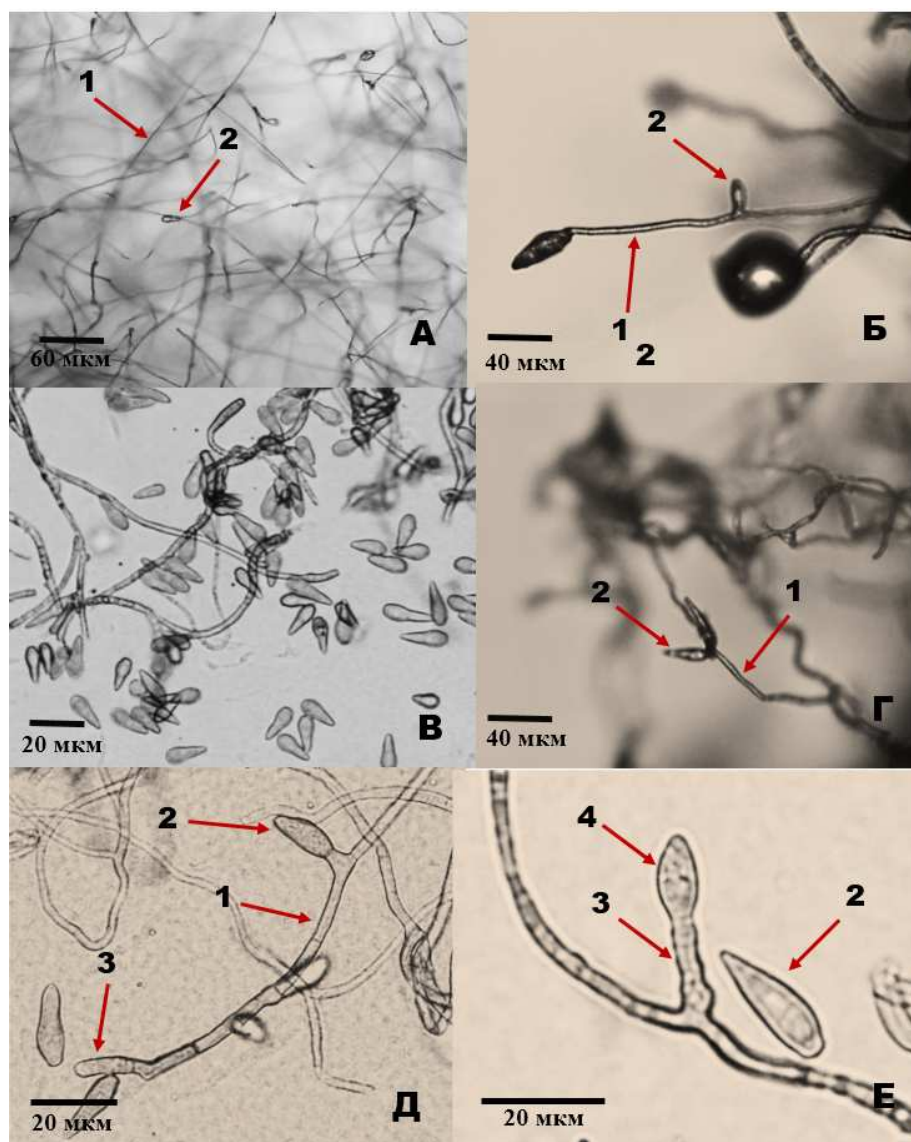
которая находилась на его вершине. Между не отделившейся конидией и конидиеносцем имелась септа. Таким образом, можно говорить о бластическом типе конидиогенеза. В некоторых случаях на вершине конидееносца встречалось вздутие, так называемый конидиогенный локус из которого в дальнейшем развивалась новая спора (рис. 2Г, 2Е). На конидиеносце наблюдались следы рубцов от отделившихся конидий. На вершине конидееносца с только что отделившейся спорой видна кольцеобразная форма рубца (рис. 2Ж).

На воздушном мицелии подобной зернистости отмечено не было. Микроскопия нативной культуры при малых увеличениях показала наличие конидиогенных гиф, несущих одну конидию (рис. 3Б, 3Г). Встречались прилипшие к гифам конидии (рис. 3А). Подготовка препарата с целыми конидиогенными структурами для микроскопии с большим увеличением имела трудности. Так, отбор воздушного мицелия с помощью препаровальной иглы и подготовка препарата «раздавленная капля» приводили к осыпанию конидий с конидиеносцев, а также беспорядочному переплетению гиф (рис. 3В). Не дал успеха подход и с заливкой культуры расплавленным агар-агаром. Однако применение скотча (третий подход) позволило получить положительный результат. Так, на рисунках 3Д и 3Ж видно, что на воздушном мицелии имеются прямые конидиеносцы, несущие одну конидию. На конидиогенной гифе также можно видеть характерные кольцевые утолщения, рубцы от отделившихся зрелых конидий.

Ультраструктурные исследования конидиогенных структур *V. inaequalis* из поражений листьев яблони, проведённые Hammill и Corlett с соавторами, позволило определить тип конидиогенеза как бластическо-аннелидный [4, 5, 18]. При этом типе продукции спор каждая новая конидия образуется из кольцеобразного рубца, оставшегося от предыдущей споры. Согласно классификации, такой конидиеносец



называется аннелидом (т.е. кольчатый). После каждого цикла спорообразования новый рубец располагается выше предыдущего, просматривающегося на аннелиде как кольцевое утолщение, пространство между ними определяют, как зону аннеляции. Аннелид *V. inaequalis* прямой, ровный, на каждом цикле аннеляции на нем располагается только одна конидия.



**Рисунок 3 – Морфологические особенности конидиогенеза воздушного мицелия чистой культуры *Venturia inaequalis* на твёрдой искусственной среде. А – воздушный мицелий, микрофотография нативной культуры; Б – гифа с единичной конидией, микрофотография нативной культуры (200 X); В – препарат воздушного мицелия с осыпавшимися конидиями (400 X); Г – гифа с конидиеносцем и несколькими конидиями, микрофотография нативной культуры (200 X); Д – гифа с несколькими конидиеносцами и не отделившимися конидиями, препарат субстратного мицелия (800 X); Е – гифа с конидиеносцем и конидиогенным локусом, препарат субстратного мицелия (800 X). 1 – гифа; 2 – группа конидий.**

В наших исследованиях было подтверждено, что на искусственной среде у парши яблони конидиогенез протекает так же, как и в естественных условиях при поражении листьев яблони: по бластическо-аннелидному типу. Нами было показано, что в условиях твёрдой питательной среды спороношение протекает как в воздушном, так и субстратном мицелии. Субстратное спороношение в чистой культуре на агаровых средах описано для некоторых фитопатогенных грибов, однако для *V. inaequalis* таких сообщений не отмечено [19, 20]. Нами были найдены морфологические отличия в конидиогенных структурах воздушного и субстратного мицелия. Так, если описание спороношения воздушного мицелия совпадает с классическим, то субстратное - имеет несколько отличных характеристик: расположение у конидиеносца (аннелида) множества упорядоченно ориентированных конидий и изогнутая форма аннелида. Эти отличия обусловлены физическими особенностями среды, в которой происходит процесс образования спор. При субстратном спороношении в твёрдой среде после каждого цикла спорообразования конидия не опадает, остается на месте, поддерживаемая плотной структурой агара. Новая образующаяся конидия встречает препятствие на своём пути в виде предыдущей споры, которая сформировалась и прекратила свой рост, поэтому её движение внутри агара невозможно. Формирующийся конидиогенный локус проникая через агар отклоняется в сторону от предыдущей споры, что приводит к искривлению аннелида.

### **Заключение**

В настоящих исследованиях было показано субстратное спороношение лабораторной культуры *V. inaequalis* на твёрдой питательной среде. Конидиогенные структуры субстратного спороношения можно было наблюдать невооружённым глазом. У воздушного и субстратного спороношения имелись морфологические

различия, выражавшиеся в форме конидиеносца и количестве конидий, располагающихся на нём. Был подтверждён бластическо-аннелидный тип конидиогенеза *V. inaequalis* в чистой культуре.

### Литература

1. Насонов, А. И. Парша яблони: особенности возбудителя и патогенеза / А. И. Насонов, И. И. Супрун // Микология и фитопатология. – 2015. – Т. 49. – Вып. 5. – С. 275–285.
2. Якуба, Г.В. Экологизированная защита яблони от парши в условиях климатических изменений: монография / Г. В. Якуба. – Краснодар: ГНУ СКЗНИИСиВ, 2013. – 213 с.
3. Пидопличко, Н. М. Грибы-паразиты культурных растений. Определитель в 3-х томах / Н. М. Пидопличко. – Киев: Наукова Думка, 1977. – Т. 2 – 299 с.
4. Hammill, T. M. Fine structure of annellophores: IV. *Spilocaea pomi* / T. M. Hammill // Transactions of the British Mycological Society. – 1973. – Т. 60. – №. 1. – С. 65–68.
5. Corlett, M. The ultrastructure of the *Spilocaea* state of *Venturia inaequalis* in vivo / M. Corlett, J. Chong, E. G. Kokko // Canadian journal of microbiology. – 1976. – Т. 22. – №. 8. – С. 1144–1152 .
6. Aderhold, R. Die *Fusicladien* unserer obstbaume / R. Aderhold // Landw. jahrb. – 1986. – V. 25. – P. 875–914.
7. Жданов, В.В. Селекция яблони на устойчивость к парше / В.В. Жданов, Е.Н. Седов. – Тула: Приок. кн. изд-во, 1991. – 208 с.
8. Keitt, G.W. Heterothallism and variability in *Venturia Inaequalis* / G.W. Keitt, D.H. Palmiter // American Journal of Botany. – 1938. – Vol. 25. – №. 5. – P. 338–345.
9. Keitt, G.W. *Venturia Inaequalis* (Cke.) Wint. I. A groundwork for genetic studies / G.W. Keitt, M. H. Langford // American Journal of Botany. – 1941. – Vol. 28. – №. 9. – P. 805–820.
10. Козловская, З.А. Внутривидовая неоднородность *Ventruia inaequalis* – возбудителя парши яблони / З.А. Козловская, Т.А. Гашенко // Вестник Белорусской государственной сельскохозяйственной академии. – 2009. – № 4. – С. 97–100.
11. Kirkham, D.S. Relationships between cultural characters and pathogenicity in *Venturia inaequalis* and *Venturia pirina* / D.S. Kirkham // Microbiology. – 1957. – V. 16. – №. 2. – P. 360 – 373.
12. Барсукова, О. Н. Парша яблони в европейской части СССР / О. Н. Барсукова // Микология и фитопатология. – 1983. – Т. 17. – Вып. 5. – С. 395–403.
13. Насонов, А.И. Оценка морфолого-культуральных особенностей аскоспоровых изолятов возбудителя парши яблони / А.И. Насонов // Научные труды Государственного научного учреждения Северо-Кавказского зонального научно-исследовательского института садоводства и виноградарства Российской академии наук. – Краснодар. ФГБНУ СКЗНИИСиВ, 2016. – Т. 9. – С. 187–192.
14. Насонов, А.И. Особенности генетического разнообразия *Venturia inaequalis* в садовых насаждениях Краснодарского края и республики Адыгея / А.И. Насонов, Г.В. Якуба // Научные труды Государственного научного учреждения Северо-Кавказского зонального научно-исследовательского института садоводства и виноградарства Российской академии наук. – Краснодар. ФГБНУ СКЗНИИСиВ, 2016. – Т. 9. – С. 180–186.

15. Wallace, E. Scab disease of apples / E. Wallace // Agr.Expt. Sta. Bull. N.Y. (Cornell University). – 1913. – Т. 335. – P. 545–642.

16. Насонов, А.И. Использование моноаскоспоровых изолятов в популяционных исследованиях *Venturia inaequalis* / А.И. Насонов, И.И. Супрун // Современные решения в развитии сельскохозяйственной науки и производства: Международный саммит молодых учёных: материалы конф. Краснодар, 26-30 июля 2016 г. – С. 124–128.

17. Насонов, А.И. Получение аскоспоровой культуры гриба *Venturia inaequalis* в лабораторных условиях / А.И. Насонов, Г.В. Якуба, И.И. Супрун // Микология и фитопатология. – 2016. – Т. 50. – № 2. – С. 131–132.

18. Kendrick B. The fifth kingdom / B. Kendrick. – Hackett Publishing, 2017, 502 p.

19. Куркина, Ю. Н. Проявление альтернариоза на кормовых бобах и белом люпине / Куркина Ю. Н. // Защита и карантин растений. – 2012. – №. 6. – С. 43–45.

20. Ганнибал Ф. Б. Мелкоспоровые виды рода *Alternaria* на злаках / Ф. Б. Ганнибал // Микология и фитопатология. – 2004. – Т. 38. – №. 3. – С. 19–28.

### References

1. Nasonov, A.I. Parsha jabloni: osobennosti vzbuditelja i patogeneza / A.I. Nasonov, I.I. Suprun // Mikologija i fitopatologija. – 2015. – Т. 49. – № 5. – С. 275–285.

2. Jakuba, G.V. Jekologizirovannaja zashhita jabloni ot parshi v uslovijah klimaticeskikh izmenenij: Monografija / G.V. Jakuba. – Krasnodar: GNUSKZNIISiV, 2013. – 213 s.

3. Pidoplichko, N. M. Griby-parazity kul'turnyh rastenij. Opredelitel' v 3-h tomah / N. M. Pidoplichko. – Kiev: Naukova Dumka, 1977. – Т. 2 – 299 s.

4. Hammill, T. M. Fine structure of annellophores: IV. *Spilocaea pomi* / T. M. Hammill // Transactions of the British Mycological Society. – 1973. – Т. 60. – №. 1. – С. 65–68.

5. Corlett, M. The ultrastructure of the *Spilocaea* state of *Venturia inaequalis* in vivo / M. Corlett, J. Chong, E. G. Kokko // Canadian journal of microbiology. – 1976. – Т. 22. – №. 8. – С. 1144–1152.

6. Aderhold, R. Die *Fusicladien* unserer obstbaume / R. Aderhold // Landw. jahrb. – 1986. – V. 25. – P. 875–914.

7. Zhdanov, V.V. Selekcija jabloni na ustojchivost' k parshe / V.V. Zhdanov, E.N. Sedov. – Tula: Priok. kn. izd-vo, 1991. – 208 s.

8. Keitt, G.W. Heterothallism and variability in *Venturia Inaequalis* / G.W. Keitt, D.H. Palmiter // American Journal of Botany. – 1938. – Vol. 25. – №. 5. – P. 338–345.

9. Keitt, G.W. *Venturia Inaequalis* (Cke.) Wint. I. A groundwork for genetic studies / G.W. Keitt, M. H. Langford // American Journal of Botany. – 1941. – Vol. 28. – №. 9. – P. 805–820.

10. Kozlovskaya, Z.A. Vnutrividovaya neodnorodnost' *Venturia inaequalis* – vzbuditelja parshi yabloni / Z.A. Kozlovskaya, T.A. Gashenko // Vestnik Belorusskoj gosudarstvennoj sel'skohozyajstvennoj akademii. – 2009. – № 4. – С. 97–100.

11. Kirkham, D.S. Relationships between cultural characters and pathogenicity in *Venturia inaequalis* and *Venturia pirina* / D.S. Kirkham // Microbiology. – 1957. – V. 16. – №. 2. – P. 360–373.

12. Barsukova, O. N. Parsha yabloni v evropejskoj chasti SSSR / O. N. Barsukova // Mikologiya i fitopatologiya. – 1983. – Т. 17. – Вып. 5. – С. 395 – 403.

13. Nasonov, A.I. Ocenka morfologo-kul'tural'nyh osobennostej askosporovyh izoljatov vzbuditelja parshi jabloni / A.I. Nasonov // Nauchnye trudy Gosudarstvennogo nauchnogo uchrezhdenija Severo-kavkazskogo zonal'nogo nauchno-issledovatel'skogo

instituta sadovodstva i vinogradarstva Rossijskoj akademii nauk. – Krasnodar. FGBNU SKZNIISiV, 2016. – T. 9. – S. 187–192.

14. Nasonov, A.I. Osobennosti geneticheskogo raznoobrazija *Venturia inaequalis* v sadovyh nasazhdenijah Krasnodarskogo kraja i respubliki Adygeja / A.I. Nasonov, G.V. Jakuba // Nauchnye trudy Gosudarstvennogo nauchnogo uchrezhdenija Severo-kavkazskogo zonal'nogo nauchno-issledovatel'skogo instituta sadovodstva i vinogradarstva Rossijskoj akademii nauk. – Krasnodar. FGBNU SKZNIISiV, 2016. – T. 9. – S. 180–186.

15. Wallace, E. Scab disease of apples / E. Wallace // Agr.Expt. Sta. Bull. N.Y. (Cornell University). – 1913. – T. 335. – P. 545–642.

16. Nasonov, A.I. Ispol'zovanie monoaskosporovyh izoljatov v populjacionnyh issledovanijah *Venturia inaequalis* / A.I. Nasonov, I.I. Suprun // Sovremennye reshenija v razvitii sel'skhozjajstvennoj nauki proizvodstva: Mezhdunarodnyj sammit molodyh uchjonyh: materialy konf. Krasnodar, 26-30 ijulja 2016 g. – S. 124–128.

17. Nasonov, A.I. Poluchenie askosporovoj kul'tury griba *Venturia inaequalis* v laboratornyh uslovijah / A.I. Nasonov, G.V. Jakuba, I.I. Suprun // Mikologija i fitopatologija. – 2016. – T. 50. – № 2. – S. 131–132.

18. Kendrick B. The fifth kingdom / B. Kendrick. – Hackett Publishing, 2017, 502 p.

19. Kurkina, YU. N. Proyavlenie al'ternarioza na kormovyh bobah i belom lyupine / YU. N. Kurkina // Zashchita i karantin rastenij. – 2012. – №. 6. – S. 43–45.

20. Gannibal, F. B. Melkosporovye vidy roda *Alternaria* na zlakah / F. B. Gannibal // Mikologija i fitopatologija. – 2004. – T. 38. – №. 3. – S. 19-28.