

ГЛАВА III

ВИРУСНЫЕ БОЛЕЗНИ СОИ

Вирусные заболевания сои вызываются несколькими возбудителями: повсеместно на посевах распространены мозаика (вирус мозаики сои), некроз верхушечной почки (вирус кольцевой пятнистости табака), и мозаика, вызываемая вирусом мозаики люцерны. В отдельных странах сою поражают и другие вирусы: вирус обыкновенной (зеленой) мозаики фасоли, вирус деформирующей мозаики гороха, вирус мозаики канатника, вирус задержки роста, вирус крапчатости бобов и т. д.— всего более двадцати.

Заболевание, вызываемое вирусом мозаики сои, известно во всех странах, где возделывают эту культуру. Впервые оно зарегистрировано в США в 1915 г. Клинтоном (Clinton, 1915), Гарднером и Кендриком (Gardner, Kendrick, 1921, 1924), затем Гейнце и Келером (Heinze, Köhler, 1940) обнаружено в Германии, позже — во всех странах, где выращивается соя. Широкое распространение мозаики отмечено в Китае, где встречается до 85% больных растений (Сун, Син-дун, 1958); в Японии поражено до 80% растений (Косимидзу, Индзука, 1963; Такахаси, Индзука, 1965). Мозаика сои распространена в Индии (Nagiani, Pingaley, 1960), Болгарии, Чехословакии, Польше, Румынии, Венгрии, Югославии (Nicolic, 1964) и других странах.

Мозаика — одно из наиболее вредоносных заболеваний сои, значительно снижающее урожайность, что в свою очередь обуславливается особенностями сорта и временем заражения. В одной из первых работ, посвященных мозаике сои в США, Кендрик и Гарднер (1924) указали, что заболевание снижает урожайность зерна на 30—75%. По данным К. Ноката (1940), в Японии продуктивность больных растений составляет 60—70% продуктивности здоровых, а в некоторых случаях — всего 20—30%. Келер и Гейнце (1941) указывали, что в Германии потеря урожая составила 32—93%.

Первые сообщения о поражаемости сои мозаикой в СССР относятся к тридцатым годам. Подробные описания болезни, распространения, вредоносности ее даны в работах И. Н. Абрамова (1931), М. С. Дунина (1936), Е. Д. Якимович (1938), В. И. Коз-

ловой (1938), М. С. Заянчковской (1938), С. В. Владимирского (1939). Все они свидетельствуют о значительной вредоносности болезни. В. И. Козлова (1938) наблюдала некоторое увеличение высоты больших растений, но снижение абсолютного веса зерен у вирусных растений, меньшее число бобов и значительно меньший общий урожай. Е. Д. Якимович (1938) обращала внимание на то, что даже при слабом проявлении болезни существуют значительные нарушения в цикле жизненных процессов, в результате чего больные растения дают пониженный урожай. В зависимости от фазы развития растения, в которой происходит заражение вирусом, и степени проявления болезни урожай сои снижался от 18,3% до 84,5%.

Вирус мозаики сои, имеющий распространение на посевах сои в СССР, по данным Л. Г. Билык (1966), А. Б. Соболевой (1966), М. Ф. Муравьевой (1967), крайне вредоносен. На Украине (Билык, 1966) мозанка сои снижает урожайность на 40,2—41,2%. Наиболее вредоносно раннее заражение (до цветения), в результате чего образуется очень мало зерен, потери урожая достигают 75%.

В Средней Азии урожай сои снижается на 30—93% (Соболева, 1966), а количество зеленой массы — на 52%.

Обследование посевов последних лет (1964—1967) свидетельствуют о прогрессирующем распространении вирусных болезней в нашей стране. Так, В. И. Козловой в 1934 г. в посевах сои на Украине отмечалось до 38% мозаичных растений, а в 1964—1965 гг. Л. Г. Билык уже зарегистрировала до 93% больных растений. На Дальнем Востоке в 1931 г. И. Н. Абрамов обнаружил единичные экземпляры вирусных растений, а в 1963—1965 гг. М. Ф. Муравьевой (1967), В. Г. Рейфманом с соавторами (1967) отмечено 10—98%.

Крайней вредоносностью отличается заболевание сои, вызываемое вирусом кольцевой пятнистости табака: вирус вызывает некроз верхушечной почки сои и массовое увядание растений. Заболевание получило название болезни бутонов (bud blight). Впервые оно отмечено и описано на сое в США (Johnson, 1943; Allington, 1946), где встречается во всех районах возделывания этой культуры. Нередко пораженность посевов составляет 100%. Джонсон и Чемберлен (1956) отмечали распространение болезни в Канаде. Аттоу и Банкрофт (1959) наблюдали стопроцентное поражение посевов в 1943—1947 гг., а затем в 1956—1957 гг. в Индии. Эти авторы считают вирус кольцевой пятнистости табака самым вредоносным, поскольку растения полностью погибают. Потери урожая в США в 1943—1947 гг. составили от 25 до 100%. И другие исследователи описывают, что иногда этот вирус может полностью уничтожить посевы (Аллингтон, 1946; Кан, Латтерел, 1955).

Изучение вредоносности данного заболевания показало, что при искусственном заражении сои наиболее восприимчивы расте-

ния в возрасте 2—4 листьев. Наблюдается резкое угнетение роста и сильная потеря урожая. Одни растения вовсе не завязывали семян, у других — снижение урожайности достигало 65%. Заражение в поздние фазы развития (бутонизация и цветение) приводило к снижению урожая на 35% (Горбунова, 1966).

На посевах сои в СССР вирус кольцевой пятнистости табака не был отмечен.

Желтая мозаика, как и мозаика сои, распространена во всех соесеющих районах, хотя процент пораженных растений в большинстве случаев невысокий. Влияние ее на развитие растений выражено не так сильно, как мозаики сои, и все же оно является значительным. В СССР желтая мозаика распространена на Украине (Билык, 1966), где может снижать урожайность сои на 28—33%, и в Средней Азии: здесь урожайность падает до 63%, а количество зеленой массы уменьшается вдвое (Соболева, 1966).

До 1950 г. в посевах сои отмечались только три вируса, о которых упоминалось выше. В последнее время выделено еще несколько. Среди них особого внимания заслуживают вирус мозаики люцерны, поражающий сою в США, Японии и СССР, также вирус задержки роста, который пока имеет значительное распространение лишь в Японии, но отличается высокой патогенностью и большим процентом передачи через семена сои.

Мы остановимся на характеристике только широко распространенных и наиболее вредоносных вирусных заболеваний сои.

Мозаика сои

Симптомы заболевания описаны многими зарубежными и отечественными исследователями. Е. Д. Якимович выделяет три признака: 1) неравномерная окраска листьев или мозаика: а) присосудистая, б) рассеянная-концевая, крапчатая, сетчатая; 2) неравномерный рост тканей листа: а) присосудистая гофрированность, б) сборчатость — неравномерная вздутость по главной жилке, в) пузырчатость, г) осповидность — наличие мелких многочисленных вздутий на листовой пластинке, д) скручивание листьев; 3) деформация: а) карликовость, б) деформация листьев, в) недостаток опушения, г) изменение формы бобов.

Космидзу и Иидзука (1963) разделили симптомы мозаики сои на 4 типа:

1) морщинистый (креповый) тип: вдоль средней жилки идет большое количество вздутий с темно-зеленой окраской на обеих сторонах;

2) мозанчный тип: контуры темно-зеленых и светло-желто-зеленых участков четко обозначены;

3) перистокрапчатый тип: помимо периферии жилок, имеет место постепенное обесцвечивание листовой пластинки, побледневшие участки довольно желтой окраски;

4) мелкокрапчатый тип: видны только мелкие крапинки, края

листьев слабо- или сильно закручены, вся поверхность листьев усеяна неровностями.

Коповер (1948) дал следующее описание болезни: «Темно-зеленые вздутия по всей поверхности или по жилкам, листовые пластинки могут быть желтыми между выпуклыми темно-зелеными участками или по краю листа. Края листочков часто заворачиваются вниз по бокам и вверх на вершине. Для иных сортов характерна морщинистость, но появления темно-зеленых выпуклых участков у них не наблюдается. Края листьев волнистые. Иногда на листьях отмечается желтоватая крапчатость».

При заболевании растений отмечены и другие симптомы: изменение формы бобов, плохая выполненность, малое число их на больном растении. Отличительным признаком мозаики сои является образование на семенах пигментации.

Еще совсем недавно между образованием пигментации и вирусными заболеваниями не видели никакой связи. Появление крапчатости объяснялось различными причинами. Наиболее распространенным было мнение, что она — результат наследственной засоренности сортов. Г. П. Тупикова (1930) связывала развитие пигментации с наследственными признаками и даже выделяла разновидности сортов сои по этому признаку. Оуэн (Owen, 1927) рассматривал возникновение пигментации как результат перепыления. Этому же мнению придерживались Пайпер, Морзе (Piper, Morse, 1923) и А. А. Филимонов (1930). Однако Горбер и Одлэнд (Garber, Odland, 1926) установили, что естественное скрещивание у сои ограничивается долями процента (0,14—0,86) и, следовательно, не может являться причиной возникновения крапчатости (цит. по Момот, 1933). Другие авторы связывали появление крапчатости семян с почвенными условиями и густотой стояния растений (Буйлин, 1931). Естественную гибридизацию и мутации Д. Буйлин считал причиной пигментации только в редких случаях. Головел (Hollowel, цит. по Косимидзу, Иидзука, 1963) отмечал, что крапчатость возникает чаще на удобренных почвах, чем на истощенных и скорее на густых, чем изреженных посевах. Оуэн (1927, 1928), Я. Г. Момот (1933) утверждали, что пигментация вызывается комплексом внешних условий, действующих одновременно. Затем было убедительно показано, что крапчатость — результат вирусных заболеваний (Косимидзу, Иидзука, 1963; Такахаси, Иидзука, 1965; Купер, Кеннеди, 1967; Соболева, 1967).

Косимидзу и Иидзука (1963) показали, что у инфицированных растений сои в незрелых семенах образуются вещества, предшествующие пигменту крапчатости. Вирусное заболевание в них — причина образования крапчатости. Авторами не отмечено ни одного случая возникновения коричневой крапчатости у здоровых семян сои. Ими же установлено, что мозаика сои вызывает пигментацию радиального типа.

Возбудитель описанного заболевания — вирус мозаики сои

(Soja virus 1, Смит, 1960). Частицы вируса представляют собою длинные, слегка изгибающиеся палочки. По Брандесу и Кванцу (Brandes, Quantz, 1955) размеры вируса 745×15 мкм, по Кванцу (Quantz, 1961) — $748 \times 12-13$ мкм, по Галвецу (Galvez, 1963) — $650-725 \times 15-18$ мкм, по Л. Г. Билык (1966) — 750×25 мкм.

Тепловая инаktivация вируса *in vitro* происходит после десятиминутного нагревания при 55° (Соболева, 1966), $55-60^\circ$ (Косимидзу, Индзука, 1963), 58° (Якимович, 1938), 60° (Билык, 1966), 61° (Heinze. Köhler, 1940), 62° (Галвец, 1963), $64-66^\circ$ (Коповер, 1948).

Одни исследователи (Гейнце, Келер, 1940; Нарини, Пингали, 1960) считают, что он способен сохранять инфекционность в неочищенном экстрагированном соке при комнатной температуре 3 дня, а другие (Билык, 1966; Соболева, 1966) — 4 дня. В высушенном материале вирус остается инфекционным в течение 7 дней (Нарини, Пингали, 1960). Галвец (1963) нашел, что при содержании вируса при температуре 4° устойчивость к выстайванию достигает 2 недели, а при замораживании — 4 месяцев.

В определениях большинства исследователей предельное разведение вируса 10^5 (Гейнце, Келер, 1940; Галвец, 1963; и др.). Некоторые авторы указывают другие цифры — 10^3 (Нарини и Пингали, 1960), $1:2000$ (Билык, 1966), 10^4 (Соболева, 1966).

В пораженных тканях вирус образует включения типа X-тел (Косимидзу, Индзука, 1963; Соболева, 1966; Билык, 1966). Он легко передается механически (Гарднер, Кендрик, 1921, 1924 и др.). При натирании листьев здоровых проростков сои соком больных растений симптомы появляются через 7—15 дней. Молодые листья более восприимчивы к заражению соком (Гейнце, Келер, 1940). Косимидзу и Индзука (1963) получали заражение механическим натиранием в 80—100% случаев.

Вопрос о круге растений-хозяев для вируса мозаики сои окончательно не решен. Одна группа исследователей считает, что круг этот достаточно широк. Так, Гейнце и Келер (1941) при инокуляции вируса отмечали местные некрозы и бессимптомную инфекцию у некоторых сортов фасоли. Через 10—11 дней на листьях фасоли (сорт Wachsdattell) появлялись светлые пятна, занимающие четверть или половину листа. Сетка жилок отчетливо выделялась в посветлевшем районе, жилки делались красноватыми; наиболее резкими симптомами становились через 17 дней. Кванц (1961) нашел несколько новых хозяев для вируса мозаики сои. Сорта фасоли Сакса и Бека поражались местно, а сорт Топкроп, белый люпин и тригонелла — системно.

Галвец (1963) получил системную реакцию при механической передаче на *Phaseolus lathyroides* L., *Cassia occidentalis* L. и *Sesbania exaltata* (Rat.) Cory. Бессимптомно заражались некоторые сорта фасоли, а вигна, долихос, марь белая проявляли местные поражения. Невосприимчивыми к вирусу сои оказались лю-

церна, белый донник, желтый донник, горох, клевер гибридный, клевер красный, клевер белый, бобы (Галвец, 1963).

Уолтерсом (Walters, 1963) найдено еще семь новых видов растений, которые реагируют системной инфекцией на вирус мозаики сои: *Canavalia ensiformis*, *Cyamopsis tetragonoloba*, *Glycine ussuriensis*, *Lespedeza stipulacea* (сорта Кореан и Климакс), *Phaseolus lunatus* (сорт Henderson Bush Lima), *Lespedeza striata* (сорт Кобе) *Stizolobium deeringianum*, *Lupinus albus*. *Phaseolus lathyroides* и *Vigna sinensis* при заражении вирусом мозаики давали местные некрозы.

А. Б. Соболева (1966) установила способность вируса мозаики сои, распространенного в Средней Азии, заражать *Cyamopsis tetragonoloba*, *Dolichos biflorus*, *Phaseolus acutifolius*, *Chenopodium amaranticolor*, *Chenopodium album*.

Однако ряд исследователей оспаривают мнение о том, что вирус мозаики сои имеет широкий круг растений-хозяев. Кендрик и Гарднер (1924), идентифицируя вирус мозаики сои, установили невосприимчивость к нему растений фасоли и вигны. Нарнани и Пингали (1960) получили отрицательный результат при попытке заразить вирусом мозаики сои 65 видов из 10 семейств: среди исследуемых видов были бобы обыкновенные, долихос лаблаб, фасоль обыкновенная — сорта Ред Кидней, Стринглес, Плентифул, циамопсис тетрагонолоба, люцерна посевная, белый донник, клевер малиновый, горох посевной, горошек душистый. Косимидзу и Иидзука (1963) инокулировали сок больных растений 24 видам семейства бобовых и 5 видам семейства пасленовых и пришли к выводу, что круг растений-хозяев для данного вируса ограничивается родом *Glycine*. Согласно их выводам не заражались виды: горошек душистый, люпин желтый, люцерна посевная, донник белый, горох посевной, фасоль обыкновенная, клевера малиновый, гибридный, красный, белый, подземный, горошек посевной, бобы обыкновенные. Для СССР Л. Г. Билык (1966) и А. Е. Проценко (1966) указывают в качестве растения-хозяина для вируса мозаики только сою.

Передача мозаики сои осуществляется различными путями. Гарднером и Кендриком (1924) показано, что первоначальная инфекция на полях сои возникает в результате передачи вируса мозаики сои семенами. Количество больных проростков зависит от того, какой вид имеет семенной материал. Оно увеличивается, если внешние признаки явно свидетельствуют, что семена получены от больных растений. Посев мелкой фракцией семян или пигментированными семенами повышает передачу вируса через семена (Соболева, 1966). Косимидзу и Иидзука (1963), однако, отмечают, что значительная пигментация не всегда соответствует высокой степени передачи вируса мозаики сои через семена. Случается, что со слабой пигментацией или без нее семена, собранные от больных растений, могут содержать большое количество зараженных.

Для мозаики сои считается, что возбудитель в семени локализуется в эндосперме, в кожуре и зародыше его совсем нет или содержится очень мало. У прорастающих семян вирус обнаруживается и в зародыше (Соболева, 1965). Имеется мнение, что переход вируса в семя осуществляется лишь в том случае, если материнское растение заражается до цветения. При заражении в более поздние сроки возбудитель потомству не передается (Душин, 1936; Косимидзу, Иидзука, 1963).

Кендрик и Гарднер (1924) установили, что мозаика сои передается через семена в 10—25% случаев. Гейнце и Келер (1940) обнаружили тли на посевах до $\frac{3}{4}$ больных проростков, Коновер (1948) отметил от 2 до 75% больных проростков.

Гораздо шире осуществляется передача инфекции насекомыми. Гейнце и Келер (1940) провели опыты по передаче мозаики сои тлями и впервые установили, что она передается восьмью видами тлей: *Doralis frangulae* Koch., *Doralis rhamni* Bover, *Doralis fabae* Scop., *Macrosiphum solanifolii* Ashm., *Aulacorthum pseudosolani* Theob., *Myzus ornatus* Laing, *Myzodes persicae* Sulz., *Neomysus circumflexus* Buckt. Коновером (1948) проверялась передача вируса мозаики сои тлями и трипсами (*Macrosiphum pisi* Kalt., *Myzus persicae* Sulz. и *Trips tabaci* Linderman.) Оказалось, что вирус мозаики сои передают тли *Macrosiphum pisi* Kalt. и *Myzus persicae* Sulz., а трипсы не передают.

По данным Косимидзу и Иидзука (1963), Такахаси, Иидзука (1965), вирус мозаики сои передается тлями пятью видами: *Aphis laburni* Kalt., *Aphis glycines* Matsumura, *Myzus persicae* Sulz., *Macrosiphum solani* Matsumura, *Rhopalosiphum prunifoliae* Fitch; Нариани и Пингали (1960) показали способность передавать вирус мозаики сои тлями *Myzus persicae* Sulz., *Lipaphis erysini* Kalt., *Aphis craccivora* Koch, *Aphis gossypii* Glov.

А. Б. Соболевой (1966) также установлено, что вирус мозаики сои передается тлями: большой хлопковой, люцерновой, бобовой.

Различия в круге растений-хозяев и физических свойствах вируса мозаики сои, очевидно, объясняются различными штаммами или наличием сопутствующих вирусов, возможно, разными методами определений.

До 1963 г. в литературе не было данных о штаммах вируса мозаики сои. В последние годы японские исследователи выделили 4 штамма — А, В, С, Д, которые различаются по степени вирулентности и набору поражающихся ими сортов сои. Были выделены и новые вирусы — SV-5, SV-115, относящиеся к группе вируса мозаики сои, но отличающиеся кругом растений-хозяев и некоторыми физическими свойствами.

Работа по выделению штаммов вируса мозаики сои проведена пока только в Японии, но ее следует вести и в других странах, возделывающих сою.

Вирус мозаики сои на Дальнем Востоке

Обследования посевов сои в производственных условиях, на сортоучастках и на сельскохозяйственных опытных станциях, проведенные в Амурской области, Приморском и Хабаровском краях, показали повсеместное значительное распространение вируса мозаики сои.

Все сорта сои, возделываемые на Дальнем Востоке, поражаются этим заболеванием (табл. 1). Степень и форма заражения

Таблица 1

Пораженность районированных сортов сои на Дальнем Востоке
в производственных условиях

Сорт	Край, область	Пораженность, %
Амурская 41	Хабаровский	29—62
Находка		5—72
Приморская 529	Приморский	54—90
Приморская 494		55—87
Приморская 762		45—83
Юбилейная		66
Салют 216	Амурская	36—66,0
Амурская 41		28—83
Хабаровская 4		85
Амурская 154		69

сои в Амурской области отличается от степени и формы заражения в Приморском крае. Пораженность районированных сортов в области несколько ниже, чем в Приморье. Степень пораженности районированных сортов в Хабаровском крае установлена М. Ф. Муравьевой (1967).

На сортоучастках пораженность сортов также очень высока (табл. 2).

Мозаикой сои заражены и перспективные сорта. На Приморской и Амурской опытных станциях было проверено 36 перспективных сортов, среди которых не обнаружено устойчивых. По данным М. Ф. Муравьевой (1967), в предварительном сортоиспытании ДВ НИИСХ число вирусных растений составило 27,5—94%, в конкурсном — 34,5—62%. На Амурской сельскохозяйственной опытной станции в конкурсном сортоиспытании насчитывался 21 перспективный сорт, пораженность которых составила 47—89%. Менее других оказались пораженными ранние сорта Северная 4 и Северная 5 (47—49%). На Приморской сельскохозяйственной опытной станции обследовано 15 сортов, 45—87% растений оказались зараженными.

Среди районированных сортов Амурской области во всех местах обитания более пораженным является сорт Хабаровская 4 и менее — Салют 216. В Приморском крае пораженность районированных

Пораженность сортов сои мозанкой на сортоучастках

Сортоучасток	Край, область	Пораженность, %
Вяземский		62—77
Биробиджанский	Хабаровский	65
Амурский		30—99
Анучинский		18—90
Черниговский		46—78
Октябрьский	Приморский	26—74
Пограничный		77
Иманский		67—91
Белогорский	Амурская	63—70
Мазановский		73
Октябрьский		68
Тамбовский		67—86

рованных сортов несколько варьирует. Так, в хозяйствах Анучинского и Октябрьского районов, например, сорт Приморская 529 поражен несколько в меньшей степени, чем в Черниговском и Спасском.

Симптомы заболевания, вызываемого вирусом мозанки сои, на Дальнем Востоке весьма разнообразны. Уже на семядольных листьях можно различить темные и светлые участки. Листочки искривлены, поверхность негладкая. На примордиальных листьях нередко проявляется мозаика (рис. 1). Чаще всего по краям листьев и между жилок возникают желтовато-зеленые пятна. Окраска вдоль жилок остается зеленой. Не всегда на примордиальных листьях видна мозаика; в большинстве случаев они в той или иной мере скрученные. На распускающихся молодых тройчатых листьях заметны более темно-зеленые участки ткани (рис. 2). Нередко на примордиальных и молодых тройчатых листьях проявляется посветление жилок. Этот симптом болезни исчезает через 2—3 дня.

Отмечается различного рода деформация: большие растения ниже здоровых, или, наоборот, вытянутые, слабые; листья, скрученные только у основания или по всей длине, превращаются в трубочку (рис. 3); жилки второго порядка сближаются с главной жилкой и листочки принимают узкую ланцетовидную форму.

Проявление симптомов у сортов сои неодинаково. У сортов Приморская 529 и Приморская 494 редко можно наблюдать мозаичность тройчатых листьев, но очень ярко выражена морщинистость (рис. 4). Сорта Приморская 762 и Уссурийская 154 проявляют яркую мозаику: вдоль жилок по обеим сторонам проходит темно-зеленые полосы, остальная часть листа имеет светло-зеленую окраску. Мозаика сопровождается гофрированностью ткани вдоль жилок или появляются вздутия (рис. 5). У сортов амурской селекции редко встречается ярко выраженная мозаика с

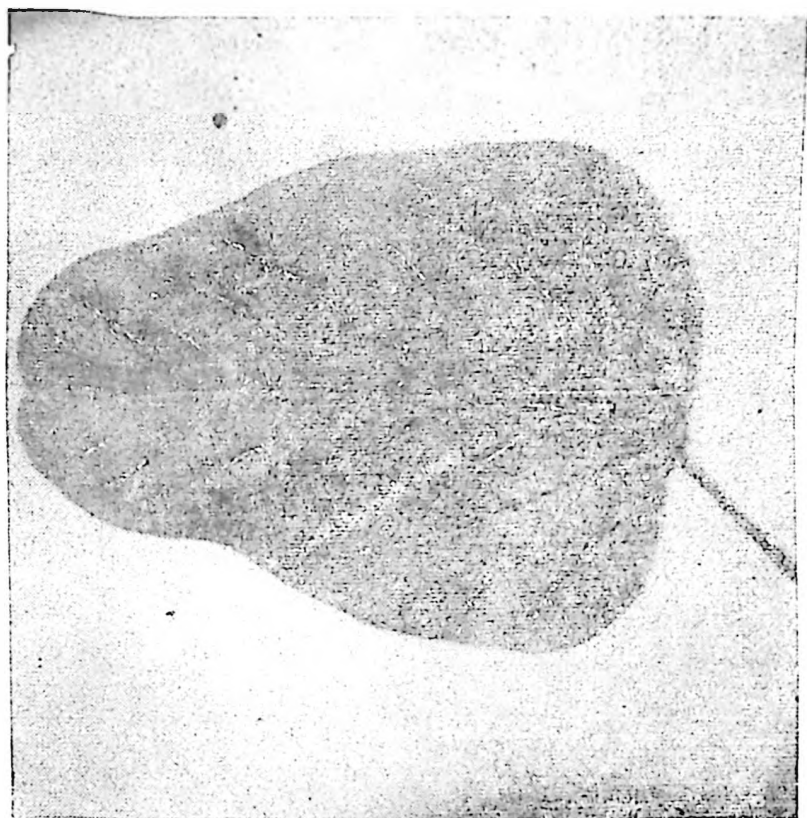


Рис. 1. Мозаика примордиальных листочков, вызванная вирусом мозаики сои.

крупными вздутиями ткани листа. Сорты Хабаровская 4, Амурская 41 проявляют морщинистость. Такие, как Амурская 283, Амурская 314, Амурская 310 реагируют появлением мелких осповидных вздутий по всей поверхности листа.

Изучая вирусные болезни в Хабаровском крае, М. Ф. Муравьёва (1967) выделила три формы мозаики: 1) мозаичная расцветка листьев сопровождается слабой морщинистостью; больные растения несколько отстают в росте; 2) растения резко отстают в росте; междоузлия сближенные, черешки укороченные, доли листа мелкие, округлые со слабой крапчатостью и мелкой морщинистостью; 3) первые признаки болезни обнаруживаются на втором — третьем сложном листе; доли листа у пораженных растений морщинистые, деформированные (неравномерно округлые серповидные), темно-зеленые, но со слабой крапчатостью и иногда с небольшими некрозами; жилки листа сближены; листья толстые, кожистые на ощупь; растения отстают в росте; узлы бывают вздутыми; завязь часто засыхает и опадает; бобов

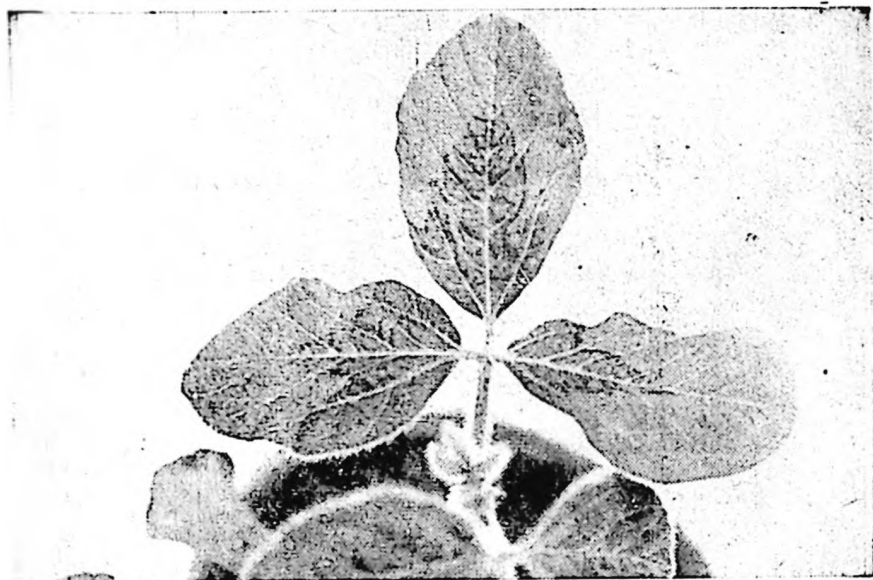


Рис. 2. Мозаика тройчатых листьев (вирус мозаики сои).

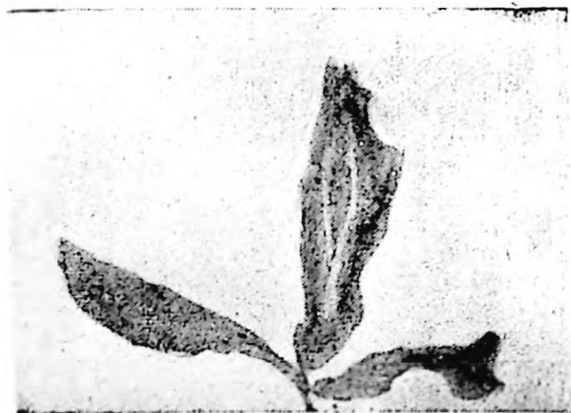


Рис. 3. Тройчатые листья скручиваются в трубочку (вирус мозаики сои)

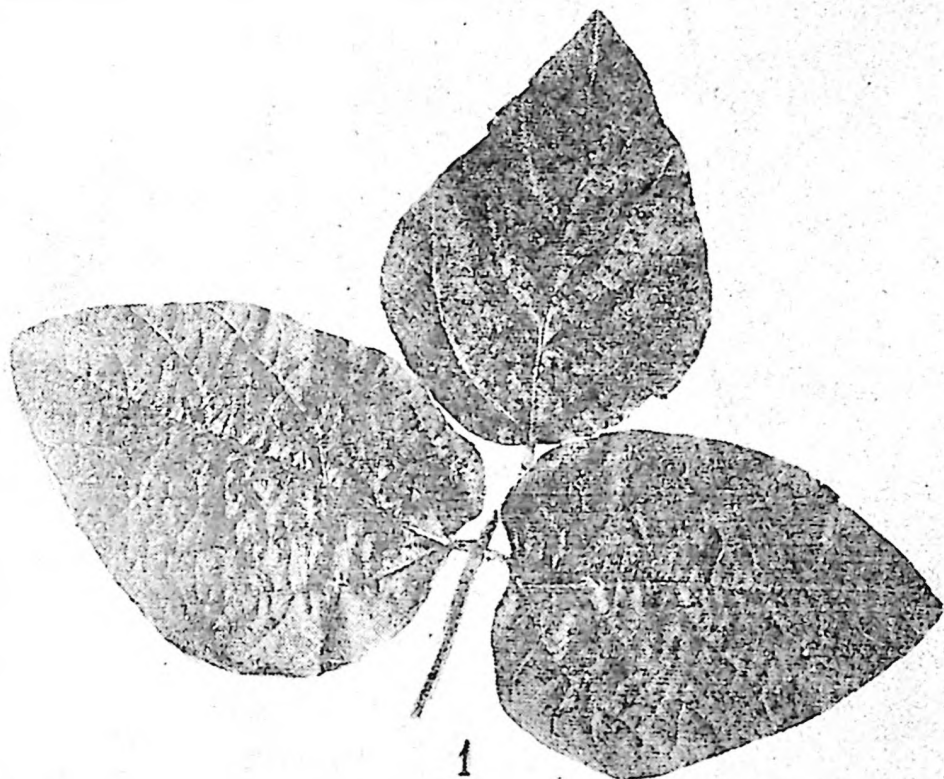


Рис. 4. Мозаика сои у сорта Приморская 529

образуется мало, они недоразвитые: одно-двухсемянные или без семян, деформированные (крючковатые). Пораженные растения созревают намного позднее здоровых; листья и стебли долго остаются зелеными.

Возбудитель мозаики на Дальнем Востоке — вирус мозаики сои представляет собою извитую палочку, размером $680-840 \times 15$ мкм, большинство частиц имеет размер 750×15 мкм (рис. 6). В соке вирус сохраняется в течение 3—4 дней при комнатной температуре и способен заражать еще при разведении 1 : 1000—1 : 10 000.

Вирус мозаики сои передается семенами. Количество больных растений в стадии всходов определяет процент семенной передачи вируса. В начале вегетационного периода посевы обычно поражены в незначительной степени (на 5—10%). Широкое же распространение вируса к концу вегетационного периода объясняет-

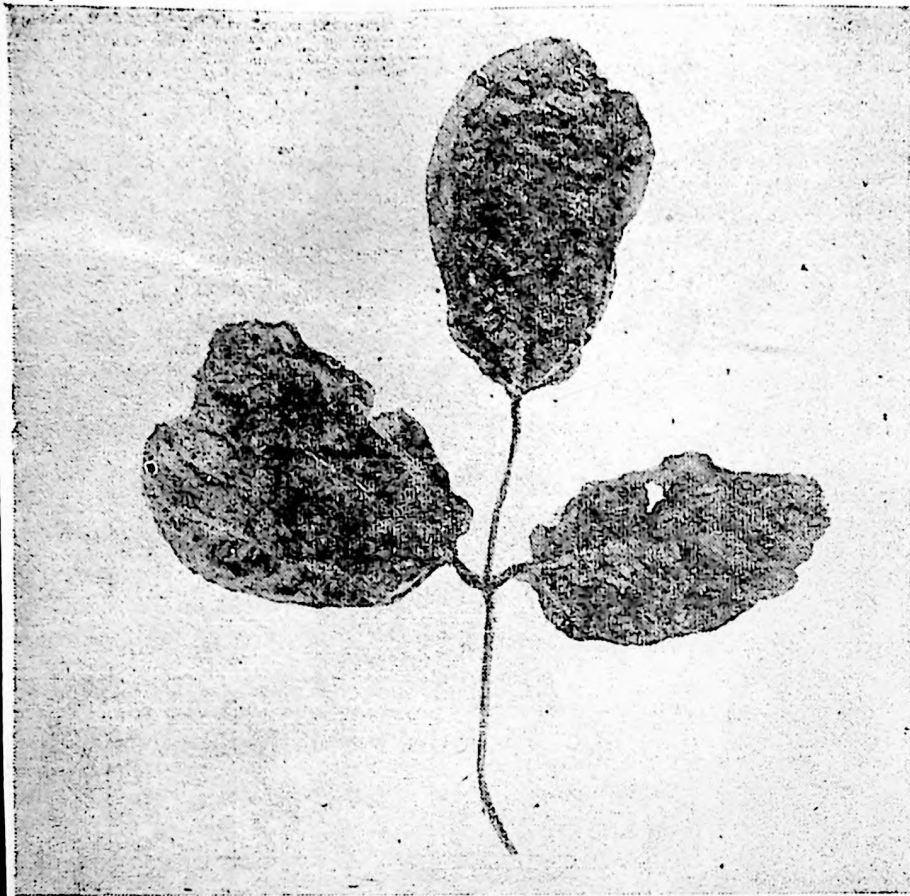


Рис. 5. Мозанка сои у сорта Уссурийская 154

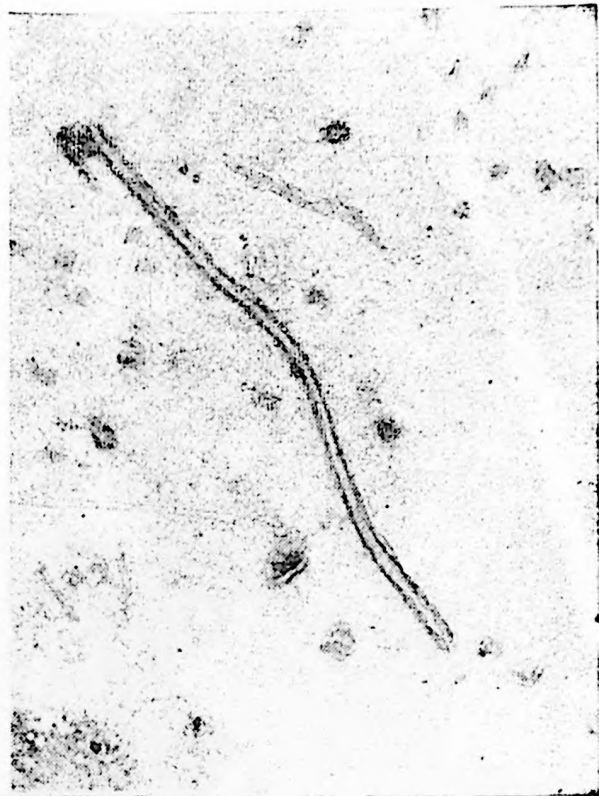


Рис. 6. Вирус мозанки сои

ся переносом вируса насекомыми — тлями, которых на растениях сои бывает множество (Голаюда, 1967).

В условиях Приморья вирус мозаики сои не имеет других растений-хозяев, кроме сои. Источник его в начале вегетационного периода — лишь больные проростки, выросшие из зараженных семян. При том огромном количестве тлей, которое отмечено на полях сои, незначительного числа зараженных проростков достаточно, чтобы к концу лета инфекция была распространена на 80—100% растений.

Вирус мозаики сои легко передается и механически. Особенно восприимчивы к заражению молодые проростки. При искусственном заражении симптомы заболевания появляются через 7—15 дней. На инокулированных листьях вдоль жилок обнаруживается посветление ткани, иногда некрозы. На листьях, развернувшихся после инокуляций, хорошо различается посветление жилок с последующей мозаикой, пузырчатостью или морщинистостью.

Установлено, что вирус мозаики сои крайне вредоносен и может снижать урожай зерна на 30—70% (табл. 3): снижается высота растений, уменьшается количество ветвей, зерен в бобах.

Для определения вредоносности вируса были отобраны растения сорта Приморская 529 с хорошо выраженными резкими симптомами заболевания.

Таблица 3
Влияние вирусной мозаики на урожайность (сорт Приморская 529)

Показатели	Здоровые	Больные
Высота, см	52,0±1,71	46±0,71
Число ветвей	3,0±0,26	1,3±0,20
» зерен	45,9±2,50	22,5±1,76
Вес зерен, г	12,3±1,06	5,8±0,42
Урожайность, %	100	47,6

При определении влияния вирусной мозаики на урожайность сортов Приморская 494 и Приморская 762 оказалось, что общая картина совпадает с той, которая получена ранее для сорта Приморская 529. В данном случае отбор больных растений осуществлялся с помощью серологического анализа, а не по внешним признакам. Были отобраны растения с сильной и слабой формой проявления болезни. Урожайность падает у всех сортов (табл. 4). При этом существенное значение имеет суровость проявившихся симптомов.

Сорта сои, районированные в Приморском крае, имеют очень высокий процент пигментированных зерен (табл. 5), что ухудшает не только их товарный вид, но и продуктивность. Так, оказалось, что пигментированные семена содержат меньше жира.

Таблица 4

Влияние вируса мозанки сои на продуктивность растений

Сорт	Число растений	Высота растений, см	Количество		Вес зерен, г	Урожайность, %	
			ветвей	зерен			
Приморская 529	здоровые	100	$59 \pm 0,75$	$1,7 \pm 0,22$	$20,7 \pm 0,54$	3,9	100
	больные	80	$52 \pm 0,91$	$1,7 \pm 0,14$	$14,8 \pm 0,51$	2,6	66,6
Приморская 494	здоровые	100	$46 \pm 0,98$	$1,7 \pm 0,24$	$21,2 \pm 0,54$	$5,5 \pm 0,29$	100
	больные	100	$50 \pm 0,9$	$0,9 \pm 0,16$	$19,2 \pm 0,65$	$3,6 \pm 0,17$	65,4
Приморская 762	здоровые	75	$36 \pm 0,06$	$1,3 \pm 0,12$	$19,6 \pm 0,98$	$3,5 \pm 0,14$	100
	больные	51	$39 \pm 0,81$	$0,8 \pm 0,09$	$8,3 \pm 0,44$	$2,2 \pm 0,14$	62,9

Т а б л и ц а 5

Количество пигментированных семян, полученных от растений,
зараженных вирусом мозаики сои

Сорт	Общее число семян	Пигментированных	
		шт.	%
Приморская 529	500	100	20
Приморская 494	500	190	38
Приморская 762	500	365	73

Т а б л и ц а 6

Содержание масла в семенах сои, %

Сорт	Номер образца	Семена	
		без пигментации	пигментированные
Приморская 529	1	17,9	15,5
	2	18,1	16,0
	3	18,4	16,0
	4	18,7	16,1
	5	18,0	16,1
	6	18,9	16,7
Среднее		18,3	16,1
Приморская 762	1	17,8	16,2
	2	17,9	16,4
	3	18,2	16,0
	4	18,6	16,3
	5	17,6	16,1
	6	17,4	16,7
Среднее		17,9	16,3

Т а б л и ц а 7

Содержание белка в семенах здоровых и больных растений сои

Сорт	Семена получены из:	Содержание белка, % к сухому веществу	
		здоровые	больные
Амурская 41		45,83	42,76
Хабаровская 4	Хабаровского края	45,87	41,01
Амурская 154		42,58	37,32
Приморская 762		42,10	37,84
Приморская 529	Приморского края	43,78	39,60
Капитал		44,62	39,32
Оттава Мандарин		46,95	40,94
Салют 216		46,56	42,59
Хабаровская 4	Амурской области	45,21	40,70
Амурская 42		46,49	39,57
Юбилейная		46,74	38,86

Как видно из табл. 6, пигментированные семена сорта Приморская 529 содержат в среднем на 2,2%, а сорта Приморская 762 на 1,6% жира меньше, чем семена без пигментации.

При определении содержания белка в семенах больных и здоровых растений оказалось, что у первых белка накапливается меньше (табл. 7) на 3,07—6,91%. Таким образом, вирусная мозаика не только уменьшает урожайность растений сои, но ухудшает и продуктивность и качество зерна.

Желтая мозаика

Коновером (1948) установлено, что на посевах сои в США встречается заболевание, несколько отличающееся от мозаики, вызванной вирусом мозаики сои. На листьях заболевших растений появляется желтая крапчатость. Желтые участки разбросаны по всему листу или образуют полосы вдоль главной жилки листа. Пораженные растения мало отличаются от здоровых, листья не деформируются. Заболевание получило название желтой мозаики в отличие от обычной. Она отмечена и в других странах, возделывающих сою.

В Японии желтая мозаика проявляется в виде мелких желто-зеленых пятен, которые остаются на листьях без изменения до созревания (Косимидзу, Иидзука, 1963).

В СССР желтую мозаику на сое описали Л. Г. Билык (1966) и А. Б. Соболева (1966). По сообщениям Л. Г. Билык (1966), желтая мозаика на Украине проявляется в виде желтой крапчатости листьев, иногда вокруг желтых участков наблюдается незначительная морщинистость. Отставание в росте больных растений незначительное, укорочение междоузлий и черешков не характерно.

А. Б. Соболева (1966) отмечает, что при искусственном заражении сои в условиях теплицы обнаруживалась светло-зеленая крапчатость, которую легко перепутать с обычной мозаикой, вызываемой вирусом мозаики сои. В полевых условиях симптомы желтой мозаики более яркие и характерные.

Возбудитель желтой мозаики на сое — вирус мозаики фасоли 2 (*Phaseolus virus 2*, Смит, 1960). По мнению большинства авторов, он представляет собою палочки с преобладающим размером частиц 750 мкм (Брандес, Кванц, 1955; Билык, 1966; Косимидзу, Иидзука, 1963). Температура инактивации вируса: 54—56° (Коновер, 1948), 55—60° (Косимидзу, Иидзука, 1963), 58° (Билык, 1966); 58—60° (Пайрс, 1934), 60—65° (Порембская, 1964).

Устойчивость вируса к выстаиванию *in vitro* — 24 часа (Косимидзу, Иидзука, 1963), 48 часов (Билык, 1966), 3—4 дня (Коновер, 1948).

Пайрс (1934) установил, что инфекционность сохраняется при разведении 1 : 1000. Косимидзу, Иидзука (1963) подтвердили эти

данные. Однако Л. Г. Билык (1966) приводит более высокую цифру — 1 : 4000. Н. Б. Порембская (1964) считает, что предельное разведение составляет не менее, чем 1 : 20 000. По мнению Коновера (1948), вирус может оставаться инфекционным при разведении 1 : 100 000. Различия в свойствах вируса объясняются наличием штаммов.

А. Б. Соболевой (1967) в условиях Узбекистана выделены 3 изолята, идентифицированные как разные штаммы желтой мозаики. Два штамма, идентичные по свойствам, инактивируются при температуре 62°, выдерживают разведение 1 : 5000, сохраняют активность в соке в течение 3 дней. Третий штамм отличается по свойствам от двух других. Температура инактивации — 60°, предельное разведение — 1 : 4000, сохранение в соке — 2 дня.

М. И. Гольдин (1954, 1963), Рубио и Слогтерен (Rubio, Slogteren, 1956), Косимидзу, Иидзука (1956), А. Б. Соболева (1966) в ядрах и протоплазме клеток больных растений обнаружили вирусные включения. Х-тела встречаются почти во всех клетках эпидермиса листьев и стебля. Внутрядерные включения представляют собой пластинки 2—4 мкм (Гольдин, 1963).

Вирус желтой мозаики заражает большой круг растений, в отличие от вируса мозаики сои.

Впервые вирус желтой мозаики фасоли выделен из больных растений фасоли сорта Red Valentine (Пайрс, 1934), но поражает и другие сорта фасоли. Пайрс (1934) обнаружил, что к желтой мозаике восприимчивы донник белый, люпин белый, клевер малиновый. Коновер (1948) передавал желтую мозаику на донник белый, донник желтый, большинство сортов фасоли, гороха, бобы, клевер малиновый. Порембская (1964) указывает, что к желтой мозаике восприимчивы различные сорта белого, желтого и узколистного люпинов. С. Н. Московец и П. Ф. Баратова (1967) в числе растений-хозяев отмечают душистый горошек, мари, клевер гибридный. А. Б. Соболевой (1966) отмечена восприимчивость к желтой мозаике белой мари, люцерны, вигны, петунии, перца, циамопсиса, долихоса.

Желтая мозаика имеет распространение на посевах сои в США (Пайрс, 1934; Коновер, 1948; Hampton, 1966), где процент зараженных растений не превышал 1, в Японии (Косимидзу, Иидзука, 1963; Такахаси, 1965) также поражается около 1% посевов.

В СССР вирус встречается на Украине (Билык, 1966), где поражает от 3 до 58%, в Узбекистане — до 12% растений (Соболева, 1967).

Влияние желтой мозаики на развитие растений сои не так сильно, как мозаики сои, но все же оно является значительным. В Средней Азии урожайность зерна с больных растений падает на 63,6%, а количество зеленой массы уменьшается вдвое (Соболева, 1967). По данным Л. Г. Билык (1966), на Украине урожай-

ность семян снижается на 28—33%. Пигментированных семян у растений, зараженных желтой мозаикой, не обнаружено.

Желтая мозаика не имеет такого широкого распространения на посевах сои, как мозаика, так как не передается семенами (Коновер, 1948; Косимидзу, Индзука, 1963; Билык, 1966; Соболева, 1966). Однако желтая мозаика передается семенами люпинов, клеверов, гороха.

Видовой состав тлей, способных переносить этот вирус, довольно большой. Пайрс (1934) получил передачу вируса желтой мозаики фасоли тлями *Illinoa pisi* Kalt. и *Macrosiphum solanii* Ashni. Коновер (1948) только в одном из девяти опытов получил передачу при помощи *Macrosiphum pisi* Kalt. от бобов к бобам, попытки передавать вирус от растений сои к бобам, от бобов к сое оказались безуспешными. Свенсон (1957) сообщал о передаче вируса тлями *Aphis fabae* Scop., *Macrosiphum pisi* Kalt., *Macrosiphum gei*. Косимидзу и Индзука (1963) считают, что для вируса желтой мозаики основным переносчиком является *Muzus persicae* Sulz.

Как указано, вирус желтой мозаики не передается семенами. На посевах сои нет тех больных проростков, которые могли бы служить первоначальным источником инфекционного материала. Естественно, возникает вопрос, откуда в этом случае инфекция попадает на сою. Выяснено, что источником заболевания служат посевы гороха, клеверов, бобов, донников и люпинов (Порембская, 1964; Hampton, 1966; Краев, 1966).

Желтая мозаика в Приморском крае

На листьях сои сортов Приморская 529, Приморская 494, Уссурийская 154 проявляется желто-зеленая крапчатость, которая становится ярче по мере старения листьев. Она разбросана равномерно по всей поверхности листовой пластинки (рис. 7). В первый период заражения растений желтой мозаикой трудно отличить симптомы от тех, которые вызываются вирусом мозаики сои, но они не сопровождаются другими изменениями листьев: морщинистостью, пузырчатостью, скручиванием, — так характерных для вируса мозаики сои. Растения не отстают в созревании, форма бобов не изменяется. Различные сорта сои реагировали на заражение желтой мозаикой одинаковыми симптомами.

Сок растений, проявляющих описанные симптомы, нами инокулировался 24 видам растений. Получено заражение на кормовых бобах, белом и узколистом люпинах, белом доннике, некоторых сортах фасоли, клеверах луговом и гибридном, марикиноа и гигантской.

У кормовых бобов возникала нечеткая мозаика. Затем листья становились слегка морщинистыми. Растения отставали в росте и развитии.

На молодых листьях зараженных проростков белого люпина

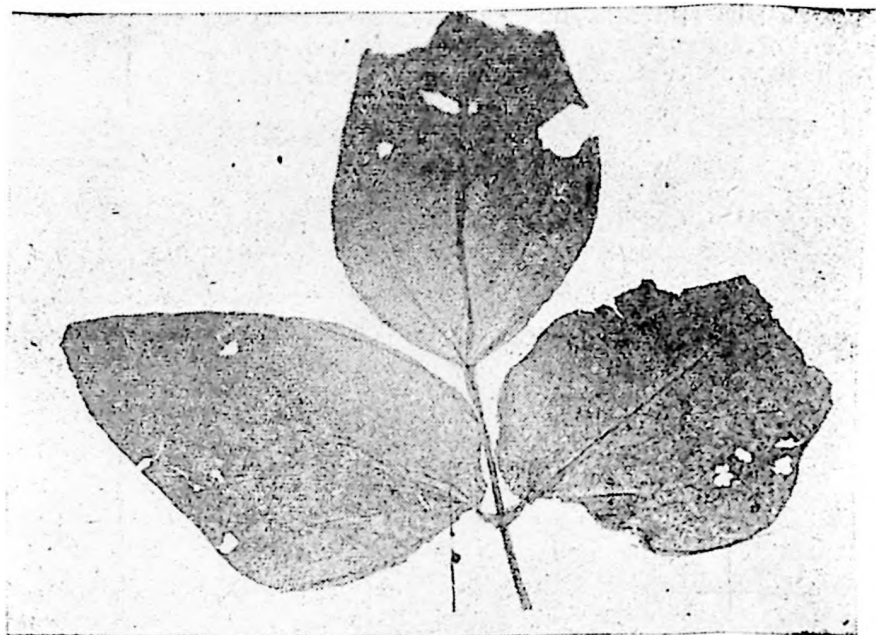


Рис. 7. Желто-зеленая крапчатость сои, вызванная вирусом желтой мозаики фасоли 2

развивалась желтая крапчатость. В дальнейшем на натертых листьях можно было наблюдать некрозы и деформацию. Часто листочки сморщивались. Растение образовывало мало бобов, отставало в росте и развитии. У узколистного люпина натертые листочки скручивались в колечки. Через 10—15 дней после натирания верхушка растения наклонялась, затем растение увядало. Натертые экземпляры белого донника проявляли точечную желтую крапчатость на инокулированных листьях только через 20—30 дней. Постепенно желтая крапчатость превращалась в общее пожелтение листа. Наблюдалась и системная крапчатость. У фасоли на натертых листьях появлялись хлорозы с некротизацией сеточки жилок. На 2—3 отрастающих листьях возникали желтые пятна, которые, по мере старения листа, разрастались и становились ярче. Больные растения развивались плохо, бобов, как правило, не образовывали. На клеверах появлялась ярко-желтая мозаика по жилкам листьев, иногда она была выражена слабо, но появлялись некрозы. Вирусные частицы представляют собою палочки (рис. 8) 750—850 мкм длины (от 640 до 980 мкм).

Вирус теряет инфекционность при разведении 1 : 10 000, выстаивании при комнатной температуре в течение 3 дней при 56—60° в течение 10 мин.

В эпидермисе зараженных листьев бобов, люпина, клевера

Н. В. Агоева (Биолого-почвенный институт ДВФ АН) обнаружила X-тела, в ядрах клеток — кристаллические включения (рис. 9). Вирус желтой мозаики не передавался семенами сои.



Рис. 8. Вирус желтой мозаики фасоли 2.



Рис. 9. Внутриядерные включения и X-тела в клетках сои, репродуцированные вирусом желтой мозаики фасоли.

В полевых условиях вирус обнаруживался на растениях сои только во второй половине лета. Так как семенами он не передавался, то, очевидно, резерваторм служит другая культура. Установлено, что в Приморье вирус перезимовывает на клевере луговом и клевере гибридном. На клеверах инфекция обнаруживалась через 25—30 дней после отрастания листьев. С появлением переносчиков (тлей) вирус разносится на посевы сои.

В тех районах, где обнаружена желтая мозаика, поражено 43—47% растений. Заболевание обнаружено в совхозе им. Сун Ят-сена Михайловского района, Корниловском совхозе Анучинского района, колхозе «Коммунар» Уссурийского района, а также на Приморской сельскохозяйственной опытной станции. Оно отрицательно сказывалось на развитии растений, приводило к уменьшению количества бобов, зерен в бобах и урожайности зерна (табл. 8).

Таблица 8

Влияние вируса желтой мозаики фасоли на развитие растений сои сорта Приморская 529 (на 1 растение)

Условия опыта	Здоровое	Больное
Высота растения, см	52±1,71	47±0,81
Количество ветвей	3,0±0,26	1,5±0,25
» зерен	45,9±0,5	31,0±2,37
Вес зерен, г	12,3±1,06	7,8±0,18
Урожайность, %	100	60,6

Некрóz верхушечной почки

В США на сое широко распространено вирусное заболевание, которое получило название болезни бутонов, вызывающее увядание растений.

Характерный симптом заболевания — верхушечная почка растения буреет, становится хрупкой и сухой, лист непосредственно под почкой покрывается ржавыми пятнами, рост растения задерживается. Наблюдаются побурения внутри стебля в области узлов. Кан и Латтерел (Kahn and Latterell, 1955) описывали следующие симптомы: пролиферация цветочных почек и бесплодность стручков, пролиферация тройчатых листьев, ненормально темно-зеленая окраска листовых пластинок, набухание узлов.

Хилдебрантом и Кохом (Hildebrand, Koch, 1947) отмечалось характерное искривление и некрóz верхушки, желтое обесцвечивание листьев с тенденцией к морщинистости, закручивание и посветление листочков, образование некротического рисунка и бронзовости на листьях пораженных растений, отмирание почек и цветков. При искусственном заражении на 5—6 день после инокуляции на растениях сои появляются хлоротичные пятна. Отра-

стающие листья желтоватого цвета с мелкими некротическими пятнами. Рост растений угнетается, листья измельчаются. Наиболее характерный признак — засыхание и опадение верхушечной почки (Горбунова, 1966).

Возбудитель — Ringspot virus of tobacco (Аллингтон, 1946), *Nicotiana virus 12* (Смит, 1960). Вирус имеет сферическое строение частиц, диаметр которых 22 мкм (Проценко, 1966); по данным Стира (Steege, 1956), частицы вируса полиэдрической формы с диаметром 25 мкм.

По Такахаси и Индзука (1965), вирус инактивируется прогреванием в течение 10 минут при температуре 55—60°, по другим авторам — при температуре 60°.

Устойчивость к выстыванию в определении разных исследователей неодинакова — 3—4 дня (Такахаси, 1965), 6 дней (Горбунова, 1966), 7—9 дней (Гендерсон, Уингард, 1931). Предельное разведение 1 : 10 000 (Athow, Bancroft, 1959).

По данным Вудса (Woods, 1933), в некрозах и тканях, прилегающих к некрозам, обнаруживались Х-тела. В неповрежденных тканях листьев они отсутствуют. Х-тела имеют удлиненную форму, иногда палочковидную. По размерам крупнее ядер.

Внутриклеточные включения наблюдала Н. И. Горбунова (1966). Х-тела образовывались в клетках эпидермиса листьев, в волосках и мезофилле. Они представляли собой зернистые тела различной формы, примыкающие к ядрам.

Вирус кольцевой пятнистости табака (ВКПТ) передается через семена. Степень передачи, отмеченная в работах отдельных авторов, различна — 50% (Горбунова, 1966), 54—78% (Desjardins et al., 1954), 93% (Athow, Laviolette, 1962), 100% (Athow, Bancroft, 1959). Легко передается и инокуляцией сока на большинство восприимчивых к нему растений-хозяев (Гендерсон, Уингард, 1931; Кан и Латтерел, 1955; Tuite, 1960). Н. И. Горбунова (1966) сообщает о легкой передаче вируса многим растениям-хозяевам при натирании соком с карборундом.

Вирус кольцевой пятнистости табака имеет широкий круг растений-хозяев, им поражаются виды 38 родов из 17 семейств (Смит, 1960).

Табак — один из основных растений-хозяев кольцевой пятнистости табака. При заражении на табаке образуются четко очерченные некротические кольца с пятном в середине (Смит, 1960; Горбунова, 1966). Иногда вместо них образуется зигзагообразный рисунок вдоль жилок — «дубовидный узор» (Горбунова, 1966). При высокой температуре воздуха симптомы маскируются.

На мари гигантской развиваются четко очерченные локальные пятна, системной инфекции не возникает (Смит, 1960; Горбунова, 1966). Вигна китайская поражается местно (Кан, Латтерел, 1955). Смит (1960) описывает на вигне местные некротиче-

ческие пятна с дальнейшим развитием системных некрозов и отмиранием растений. Н. И. Горбунова (1966) наблюдала различную реакцию сортов вигны на заражение ВКПТ. У черносемянных сортов развиваются красновато-коричневые некрозы 2—3 мм в диаметре. Отрастающие листья мозанчные. Бело- и желто-семянные сорта реагируют появлением мелких двух-трех колец со светлым центром.

На зараженных растениях фасоли возникают некротические пятна, которые имеют светлый центр, окруженный кольцом темно-коричневой ткани (Кан, Латтерел, 1955; Смит, 1960; Горбунова, 1966). Н. И. Горбунова отмечала некротизацию верхушки растений фасоли, иногда она встречалась у зараженных растений гороха.

Данный вирус поражает многие сельскохозяйственные культуры: картофель — «букетная» болезнь, томаты, табак, махорку, фасоль, горох, вигну, огурцы, арбузы.

Вирусное заболевание, вызывающее некроз верхушечной почки растений, встречается не во всех странах, возделывающих сою.

В Соединенных Штатах Америки это заболевание встречается повсеместно, где есть посевы сои (Джонсон, 1943; Джонсон и Чемберлен, 1956). Нередко пораженность посевов составляет 100%. Джонсон и Чемберлен (1956) отметили распространение данного заболевания в Канаде. Аттоу и Банкрофт (1959) наблюдали стопроцентное поражение посевов сои в 1955—1957 гг. в Индии, однако в 1958 г. болезнь отмечалась на очень малом количестве растений.

Вирус кольцевой пятнистости табака широко распространен, так как передается семенами сои до 80% (Джонсон, Чемберлен, 1956).

Передача вируса тлями не обнаружена. Возможна передача трипсами (Valleau, 1951), кузнечиками — до 1,2% (Dunleavy, 1957) и видами нематод из родов *Xiphinema*, *Longiodorus* и *Trichodorus*. Зараженность нематод вида *Xiphinema americana* этим вирусом составляет 10—40% (Hendrix, 1961; Fulton, 1962). Однако Бергензон с соавторами (Bergenson et al., 1964) считают, что передача ВКПТ нематодами ограничена, и должны преобладать воздушные переносчики, которые пока не установлены. Смит и Брайерли (1955) сообщили о передаче ВКПТ с гладнолуca тлями *Muzus persicae* Sulz. (цит. по Смигу, 1960).

О распространении вируса кольцевой пятнистости табака на сое в СССР сообщений нет. Но встречается на табаке во всех табачководческих районах (Худына, 1941; Горбунова, 1966).

Вирус кольцевой пятнистости табака в Приморье

Среди растений сои сорта Приморская 529 обнаружены растения с сильно замедленным ростом. Листья имели светло-желтую

окраску, доли листа были вытянутыми. На листьях появлялись коричневые точечные некрозы, окруженные кольцом посветлевшей ткани. Позднее листья становились хлоротичными между жилок. Наблюдалась пролиферация цветков. Бобы не развивались.

Сок больших растений инокулировался растениям табака, вигны, дурмана, некоторым сортам фасоли и гороха. На инокулированных листьях табака (*Nicotiana tabacum*) и вигны (*Vigna sinensis*, сорт Гибридная 7) сначала появлялись белые точки, затем вокруг образовывались некротические кольца (одно или несколько), позже — концентрические линии вдоль жилок. Симптомы на табаке и вигне были типичными для вируса кольцевой пятнистости (рис. 10 и 11).

При механическом натирании вирус легко передавался сор-

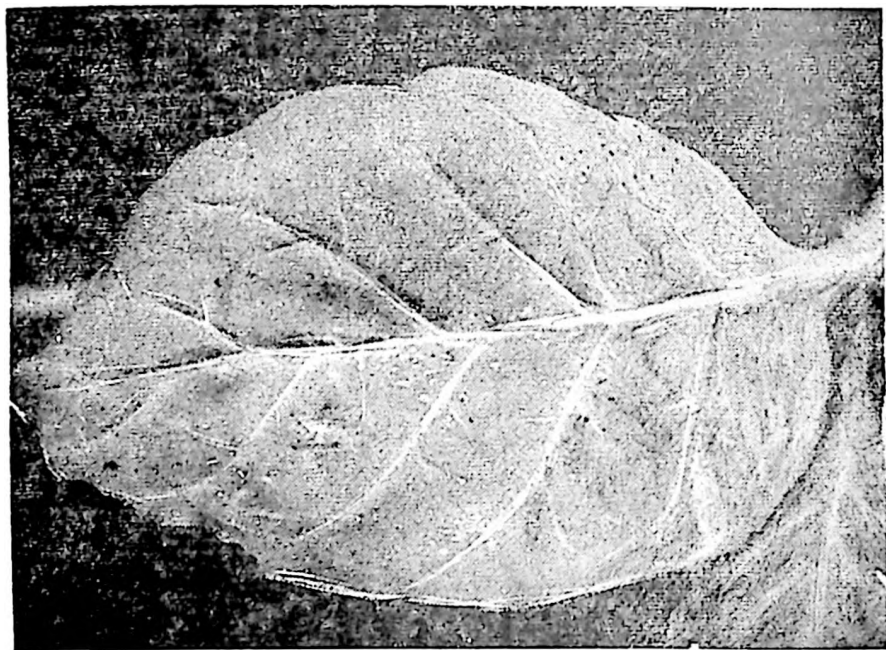


Рис. 10. Некротические кольца и линии на табаке, вызванные вирусом кольцевой пятнистости табака

там сор Приморская 494 и Приморская 762. У заболевших растений обнаруживалась задержка роста и развития. Листья становились мелкими, жесткими. Цветочные почки опадали. Бобов почти не образовывалось. У сорта Приморская 762 листья проявляли светлую округлую крапчатость. Листочки сморщивались и слегка скручивались. Проростки, выросшие из семян от больных

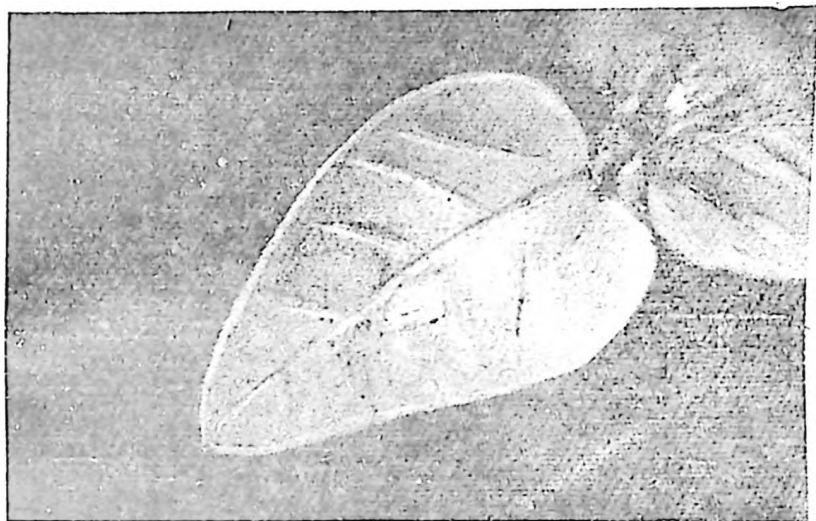


Рис. 11. Концентрические кольца, вызванные вирусом кольцевой пятнистости табака, у вилны сорта Гибридная 7.

растений, имели светлую крапчатость, жилки листьев просвечивали (рис. 12).

В Приморье вирус кольцевой пятнистости табака не имеет широкого распространения и, очевидно, только единичные растения поражены им. Но он может стать реальной опасностью для посевов. На опытных станциях и сортоучастках края немало американских сортов: Капитал, Оттава Мандарин, Чиппева, Хордоум, — которые подвержены заражению вирусом кольцевой пятнистости табака. Так как вирус передается семенами сои в большом проценте, то не исключена возможность проникновения его с семенами этих сортов на наши посевы. Следовательно, необходимо осуществлять строгий вирусологический карантинный осмотр вновь поступающих американских сортов сои.

Задержка роста сои

Японские исследователи Космидзу и Индзука (1963), Такахаси, Танака, Инда (1963), Индзука (1965), Такахаси, Индзука (1965), изучая вирусные болезни, поражающие сою, обратили внимание на заболевание, которое по большинству симптомов напоминает мозаику сои, но по некоторым свойствам, несомненно отличается от нее. Исследования производственных посевов этой культуры показали, что вирусное заболевание, наряду с мозаикой, является одним из основных в Японии.

Признаки его на сое появляются сразу после прорастания семян. На поверхности семядолей возникает пятнистость, состоя-

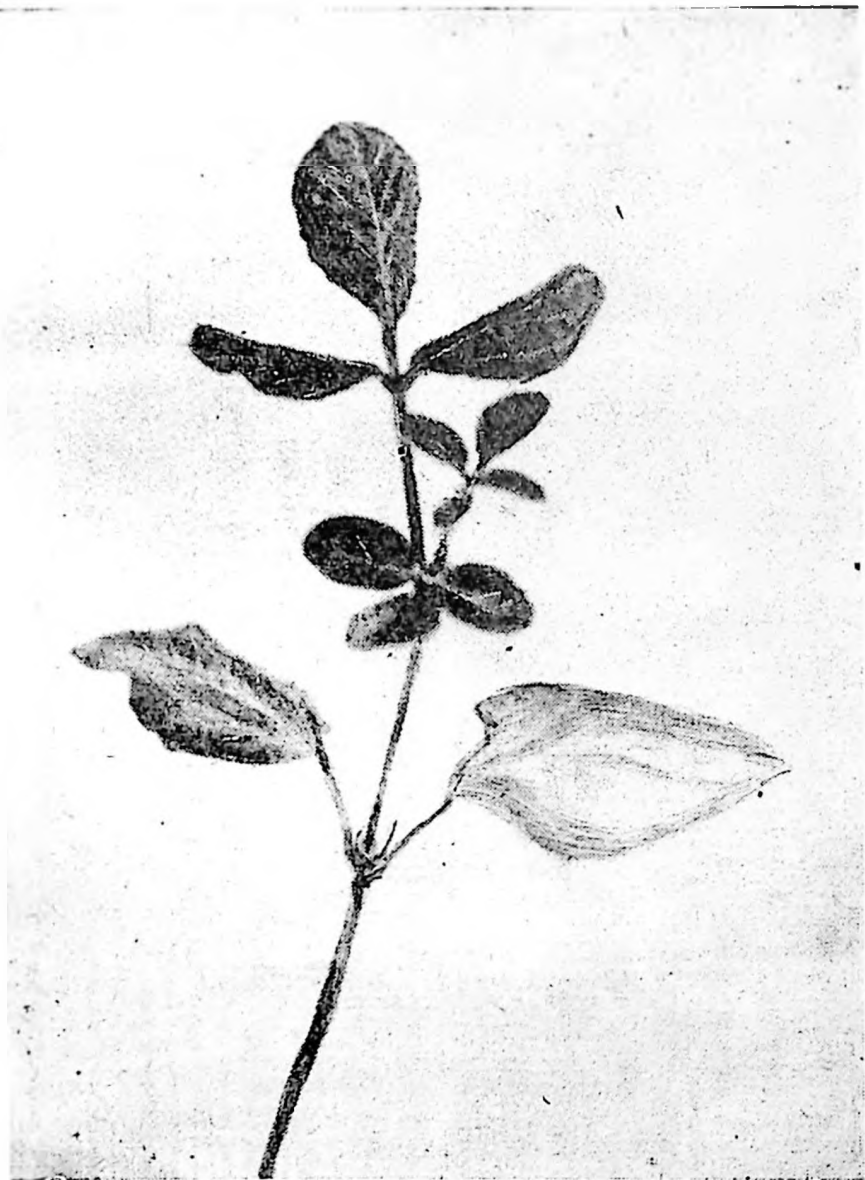


Рис. 12. Просвечивающая пятнистость листьев сон, вызванная вирусом кольцевой пятнистости табака

шая из темно- и светло-зеленых участков, но в большинстве случаев характерным симптомом служит образование мелких серых пятен на разворачивающихся первичных листьях (рис. 13). У больных проростков листья меньшего размера и их края (чаще у основания листа) закручены вниз.

При естественном заражении наблюдается посветление жилок и наклон верхней части стебля (рис. 14). При инокуляции сока первичным листьям проростков сои через 4—5 дней одновременно с посветлением жилок на первом листе, развившемся после инокуляции, возникает такое же опускание верхушки, и растение выглядит поникшим. У чувствительных сортов, по мере развития заболевания, отмечали карликовость; высота стебля при этом не достигала и половины здорового растения. Междоузлия и черешки листьев становились короткими, развивалось много мелких боковых ветвей. Листья мелкие и продолговатые. На них возникали пузыревидные вздутия темно-зеленого цвета. Они очень схожи с креповой морщинистостью при заболевании мозаикой сои. Отличие состоит в том, что вздутия крупные и располагаются нерегулярно и непараллельно жилкам листа. Листья при данном заболевании становятся темно-зелеными.

Более устойчивые сорта не проявляют резких симптомов, на молодых листьях возникают лишь незначительные вздутия. Такие растения часто бывает трудно отличить от здоровых. У чувствительных сортов может развиваться только несколько бобов без семян. Созревание больных растений значительно запаздывает, и они остаются около месяца зелеными после того, как созрели здоровые. Один из характерных симптомов этой болезни — образование кольцевой коричневой пигментации на созревших и высохших семенах (рис. 15).

Возбудитель болезни — *Soybean stunt virus* (Космидзу, Индзука, 1963; Такахаси, Индзука, 1965). Вирусные частицы сферической формы — диаметр 27 мкм (Такахаси, Такака, Инда, 1963). Вирус теряет инфекционность в течение 10 минут при 55—60°.

In vitro вирус может сохраняться 2—3 дня, но не более (Космидзу, Индзука, 1963; Такахаси, Индзука, 1965). Разведение, при котором он теряет свою инфекционность, 1 : 1000—1 : 10 000. Космидзу, Индзука (1963), Такахаси, Индзука (1965) отмечают, что вирус задержки роста не образует вирусных включений в клетках пораженных растений. Легко инокулируется на здоровые растения сои. Скрытый период продолжается от четырех до девяти дней.

Системная реакция, кроме сои, развивается у клевера малинового (*Trifolium incarnatum* L.). Поражается и клевер подземный (*Trifolium subterraneum* L.), у которого реакция проявляется на третий год. Зараженные растения приобретают светлую окраску листьев. Появляются крапинки из светло- и темно-зеленых участков. Растения принимают поникший вид, листья закручиваются.



Рис. 13. Вирус задержки роста (по Косимидзу, Индзука, 1963).
Серая пятнистость на примордиальных листьях сои

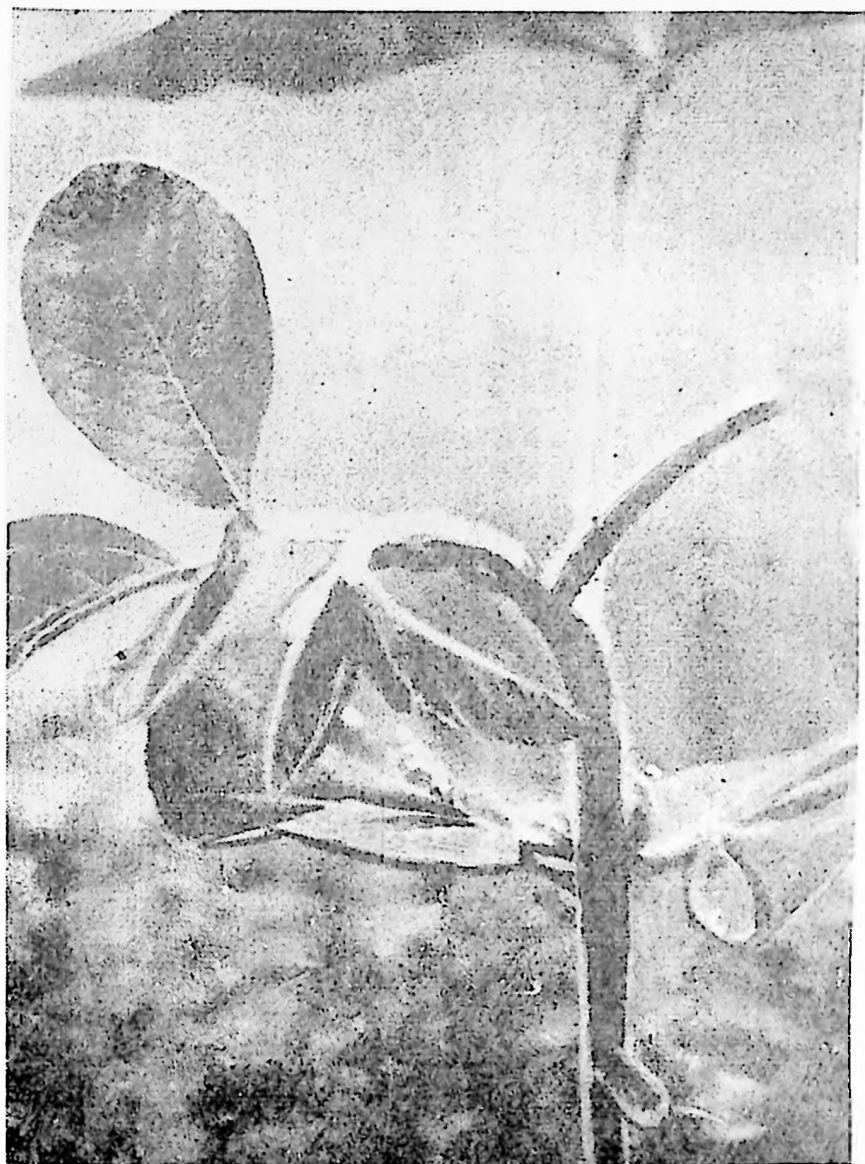


Рис. 14. Вирус задержки роста (по Косимидзу, Индзука, 1963). Наклон верхушки проростков сои

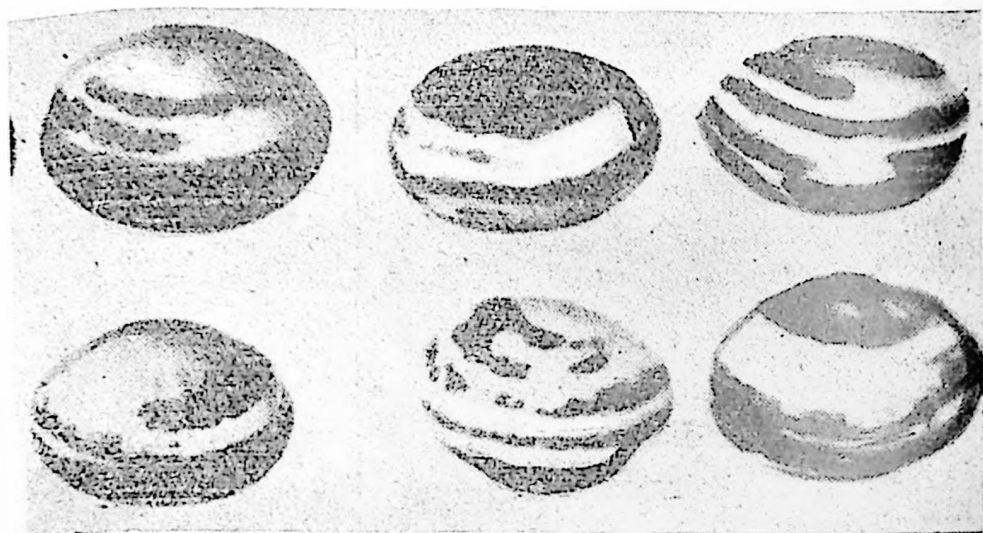


Рис. 15. Вирус задержки роста (по Косимидзу, Индзука, 1963). Кольцевая пятнистость семян сои (увеличено)

Косимидзу и Индзука (1963) полагают, что горох тоже поражается этим вирусом.

Такахаси, Индзука (1965) в качестве растения-хозяина приводят *Lathyrus odoratus* L. (сорта Рекуто и Акарао). На шикулированных листьях появлялись некрозы и пятнистость. Позже Такахаси установил несколько других растений-хозяев.

Вирус задержки роста, описанный Косимидзу, Индзука (1963), Такахаси, Индзука (1965), Такахаси, Танака, Инда (1965), распространен в Японии не так широко, как вирус мозаики сои, но встречается в обширном районе и может поражать до 60% растений. Косимидзу и Индзука (1963) отмечают, что вирус задержки роста при сильной форме поражения растений оказывает более резкое влияние, чем вирус мозаики сои. Высота больных растений может быть вдвое меньше здоровых. Бобов развивается не более $\frac{1}{3}$ или они вообще не образуются. Число семян уменьшается на 50—80%.

Вирус задержки роста, как и мозаика сои, передается семенами, но в большем проценте. Такахаси (1965) отмечал 80—100% семенной передачи этого вируса. Как установлено Косимидзу и Индзука, он передается тлями *Rhopalosiphum prunifolii* Fitch, *Myzus persicae* Sulz., *Aphis glycines* Matsumura.

Вирус задержки роста в Приморье

На посевах сорта Приморская 529 отмечены растения, кото-

рые проявляли симптомы, похожие на те, какие вызываются вирусом мозаики сои (слабые в одних случаях и резкие — в других), но которые давали отрицательную реакцию с антисывороткой к *Soja virus I*. Такие растения сильно отставали в развитии, листья и бобы оставались зелеными в то время, когда основная масса растений уже не имела листьев. Как правило, бобов у больных растений было не более двух — трех на верхушке стебля. Зачастую они совсем не образовывались.

У некоторых растений отмечалось укорочение и утолщение черешков листьев и междоузлий. Листья были толстыми и кожистыми. Все растение было низким и казалось курчавым вследствие развития боковых ветвей. При резкой форме заболевания характерно появление на листьях крупных округлых выпуклых участков ткани. При этом листья от места прикрепления к черешкам направлены вниз и края их слегка закручены. У таких растений бобы оставались плоскими и не вызревали. Вызревшие семена имели пигментацию кольцевого типа.

Удалось получить небольшое количество семян от больных растений. Часть из них была высеяна в теплице. У некоторых проростков отмечены следующие симптомы: на примордиальных листьях появлялась серая пятнистость. Верхушка стебля изгибалась вниз. Тройчатые листья развивали мозанку. Затем, по мере созревания растения, симптомы маскировались. Можно было наблюдать неясную мозанку и морщинистость листьев. Резкой формы заболевания в теплице не отмечено. Наблюдаемые симптомы схожи с теми, которые указаны Косимидзу и Иидзука для вируса задержки роста. В связи с этим мы предположили о наличии в посевах сои в Приморье вируса задержки роста (*Soybean stunt virus*, 1963), что позднее подтвердилось серологическими анализами.

Инокулюмом от растений сои, проявляющих мозанку, но не дающих реакции агглютинации с антисывороткой к вирусу мозаики сои, натирались проростки *Trifolium incarnatum* и *Nicotiana glutinosa*. Из каждых пяти натертых растений *Trifolium incarnatum* у двух — трех через 7 дней после инокуляции появлялась мозаика на молодом распустившемся листе. Инфекция носила системный характер в виде посветления и выпячивания жилок, уменьшения размеров, обесцвечивания и легкой морщинистости листочков. Доли листочков отклонялись вниз, края становились волнистыми. При более позднем натирании в жаркое время (20 июля) на икарнатном клевере мозаика не развивалась, но листья сморщивались, становились хлоротичными, все растения имели поникший вид. *Nicotiana glutinosa* реагировала сильной задержкой роста, посветлением жилок. На одном из пяти инокулированных растений развивалась неяркая мозаика. Перекрестное натирание на *Tr. incarnatum* вызвало на последнем характерную мозаику молодых листьев.

Серологические анализы, проведенные с антисывороткой к ви-

рису задержки роста, показали, что этот вирус поражает незначительное количество растений сои Приморская 529, Приморская 494, Уссурийская 154.

Вирус задержки роста на посевах сои в Приморье имеет ограниченное распространение и поражает лишь единичные растения. Больные растения дают 1—2 боба, а чаще их не образуют совсем. Зерна не вызревают вследствие сильной задержки развития больных растений, которые погибают от заморозков.

Другие вирусы, поражающие сою

Среди них более часто встречается вирус мозаики люцерны. В США; Японии в полевых условиях на листьях растений сои наблюдаются перистые ярко-желтые пятна или верхушечные листья приобретают оранжево-желтую окраску. Эти симптомы сопровождаются заметной карликовостью и курчавостью растений (Косимидзу, Иидзука, 1963; Такахаси, 1965). Зумейер (Zumeier, 1953) отмечал на больных растениях сои системную желтую крапчатость.

В СССР вирус мозаики люцерны распространен на сое в Средней Азии (Соболева, 1967; Горбунова и др., 1967). А. Б. Соболева (1967) в полевых условиях отмечала на сое симптомы заболевания: хлороз и некротическую крапчатость, редукцию листовой пластинки, гибание верхушки и засыхание се, отсутствие плодоношения. Симптомы могут сильно варьировать в зависимости от сорта.

При инокуляции сока больных растений сои первичным листьям наблюдается посветление жилок первого настоящего листа, при этом изгибается верхушка стебля. В дальнейшем посветлевшие жилки принимают оранжево-желтую окраску. Нередко наблюдается некроз жилок и закручивание листьев вниз. Последующие симптомы появляются на четвертом листе в виде ярко-желтых нерегулярных пятен или же по периферии жилок образуется перистая штриховатость. Иногда появляются пятна в виде полос на стебле и жилках. Возбудитель заболевания — вирус мозаики люцерны (*Alfalfa mosaic virus 2*, Смит, 1960), по мнению большинства исследователей, имеет сферическую форму с диаметром частиц 16 мкм.

Относительно температуры инаktivации вируса при 10-минутном прогревании в литературе нет единого мнения: 50° (Соболева, 1967), 55—60° (Косимидзу, Иидзука, 1963), 62—70° (Смит, 1960), 65—70° (Зумейер, 1953). Нет единого мнения и относительно устойчивости вируса к выстыванию: 2—3 дня (Косимидзу, Иидзука, 1963; Соболева, 1967), 3—10 дней (Такахаси, Иидзука, 1965).

Предельное разведение следующее: 1 : 1000—1 : 10 000 (Косимидзу, Иидзука, 1963; Соболева, 1967); 1 : 4000—1 : 5000 (Зумейер 1953), 1 : 1000—1 : 100 000 (Такахаси, Иидзука, 1965). Ви-

рус передается инокуляцией сока, тлями (Косимидзу, Иидзука, 1963; Такахаси, Иидзука, 1965; Соболева, 1967).

Круг растений-хозяев широк и включает не только представителей из семейства бобовых. На люцерне (*Medicago sativa* L.) вирус образует крапчатость и морщинистость листьев. Растения карликовые (Смит, 1960). Косимидзу и Иидзука (1963) получали бессимптомное заражение люцерны. Вирус поражает бобы (*Vicia faba* L.). На инокулированных листьях образуются некрозы. Иногда развиваются некрозы сосудов, что приводит к гибели растения (Смит, 1960). Косимидзу и Иидзука (1963), помимо некрозов, на натертых листьях бобов наблюдали системные некротические пятна и крапчатость.

Сорта вигны используются в качестве индикаторов для вируса мозаики люцерны. Реакция варьирует от мелких или крупных черных без окаймления локальных пятен до некротических колец (Смит, 1960). Джонсон (1946) установил поражаемость данным вирусом красного и белого клеверов. На них развивалась системная реакция. Системно поражался также горох, при этом возникла крапчатость, растения искривлялись. Вдоль стебля и черешков образовывались полосы. У фасоли при заражении мозаикой люцерны на инокулированных листьях развивались некротические пятна.

Вирус мозаики люцерны, идентифицированный Косимидзу и Иидзука (1963), поражал системно горох, клевер малиновый, клевера гибридный, красный, белый. На листьях растений возникала крапчатость. Без симптомов заражались кукуруза, люцерна. Фасоль поражалась с проявлением некротических пятен на инокулированных листьях. Чувствителен к мозаике люцерны также табак (*Nicotiana tabacum*). Смит (1960) описывает реакцию на табаке следующим образом: на инокулированных листьях возникают «желтые пятна с некротическим центром или без него, а также серовато-белые некротические кольца или пятнышки. Затем следует системное поражение в виде посветления жилок и крапчатости».

Вирус мозаики люцерны поражает дурман, петунию, циннию, перец, горошек (Смит, 1960).

Зумсейер (1953) выделил штамм мозаики люцерны (*Marmor medicaginis* var. *feaveragians*), который на сое обуславливает системную инфекцию в виде желтой крапчатости. Этот штамм, в отличие от других, на фасоли дает системную инфекцию — желтоватые хлоротичные пятна, в то время как все другие дают некрозы.

Описано около 20 штаммов вируса мозаики люцерны; очевидно, этим объясняются различия в физических свойствах и широкий круг растений-хозяев.

Вирус мозаики люцерны не передается семенами сои, но передается тлями. Джонсон (1946) установил передачу его картофельной тлей (*Macrosiphum solanifolii* Kalt.). Свенсон (Swenson,

1952) передавал штаммы вируса мозаики люцерны тлями *Macrosiphum pisi* Kalt., *Aphis gossypii*. Смит (1960) в качестве переносчиков вируса мозаики люцерны указывает *Aphis medicaginis*, *Aphis fabae*, *Myzus persicae*.

Описанный для Узбекистана штамм вируса желтой мозаики люцерны (Соболева, 1967) передается люцерновой тлей. На Дальнем Востоке на посевах сои он пока не зарегистрирован, но на посевах клеверов распространен. Так как у нас распространены картофельная тля (*Macrosiphum solanifolii* Kalt.), *Aphis gossypii*, *Aphis fabae*, то возможна передача вируса мозаики люцерны с посевов клеверов на сою.

Вызывать заболевания сои могут около 20 вирусов (Косимидзу, Иидзука, 1963), но одни встречаются лишь в определенных районах возделывания сои, не имея широкого распространения, а для Дальнего Востока и СССР не отмечены, другие не обнаружены в посевах сои, но поражают ее при искусственном заражении.

Меры борьбы с вирусными болезнями сои

Наиболее надежным методом борьбы явилось бы использование для посевов устойчивых сортов. Однако специально проведенные исследования (Соболева, 1967) показали, что в нашей стране устойчивых сортов нет. Сорта по степени устойчивости можно разделить на слабопоражаемые, сравнительно устойчивые, среднеустойчивые и сильно восприимчивые. К слабопоражаемым отнесены черносемянные сорта. В группу сравнительно устойчивых вошли Узбекская 1, Виккинг 5003, Линкольн 8. В числе крайне неустойчивых оказались Местная желтая, разновидность Сили-хуан, ВНИИМК 9186, Приморская 529 — основной районированный сорт в Приморье и используемый в качестве родителя при выведении новых сортов.

При изучении коллекции сортов в районе Тохоку (Япония) Косимидзу и Иидзука (1963) было выделено 27 устойчивых сортов. Используя восприимчивые сорта Каварию и Норин 4 и иммунные сорта Оу 13 и Норин 2, авторы провели 12 вариантов скрещивания, а затем изучили гибридное потомство. Результаты показали, что все растения первого поколения обладают иммунитетом, во втором — отношение устойчивых к восприимчивым растениям составило 3 : 1. При скрещивании сортов Китамитеха (восприимчивый) и Линкольн (иммунный) растения первого потомства показали высокую степень устойчивости. Эти примеры говорят об эффективности и перспективности селекции на иммунитет к вирусу мозаики сои.

Позднее было обнаружено, что сорта, устойчивые к вирусу мозаики сои в одном районе, оказываются восприимчивыми к нему в другом. Так, 27 устойчивых сортов, выделенные Косимидзу и Иидзука (1963) в районе Тохоку, были восприимчивы к вирусу в районе Ямагата (Такахаси, Иидзука, 1965). По данным А. Б. Со-

Болевой (1967), сорт Уссурийская 154 в условиях Узбекистана сравнительно устойчив, а в условиях Приморского края оказывается сильно восприимчивым. Описанное явление предполагает существование штаммов у вируса мозаики сои.

Многолетняя работа японских исследователей завершилась выделением четырех штаммов вируса мозаики сои (Такахаси, Танака, Иида, 1965). Выяснено, что каждый сорт может быть иммунен не к вирусу, а только к отдельному штамму его (Такахаси, 1965). Это открытие имеет важное значение, поскольку до сих пор во всех работах по иммунитету и селекции речь шла об устойчивости к вирусу, а не его штаммам. Перечисленные работы имеют несомненный интерес для практики.

Поскольку пока мы не имеем еще устойчивых к вирусным заболеваниям сортов сои, основное значение отводится мерам, направленным на получение здорового семенного материала и противодействие распространению вирусов переносчиками.

Для проведения мер борьбы необходимо изучение распространения вирусных болезней на посевах, способов передачи вирусов. При обследовании посевов в разные сроки вегетационного периода выяснено, что в фазе примордиальных листьев болеет только 5—6 процентов растений, а в фазе цветения пораженность возрастает до 62—63% (табл. 9). Больные растения, обнаруженные в момент распускания первичных листьев, появляются вследствие семенной передачи вируса. В дальнейшем играют роль другие способы передачи. Резкое повышение зараженности посевов, наблюдаемое в июле — августе, обычно связывают с массовым распространением переносчиков вирусов.

Терапевтических мер борьбы с вирусами сои не найдено. Об-

Таблица 9

Количество больных растений в разные сроки вегетации сои, %

Сорт	Дата	Место произрастания	Фаза развития	Кол-во больных растений
Приморская 529	5.VI	опытный участок	примордиаль- ные листья	5,3
	23.VI	производственный посев		6,2
	7.VIII	опытный участок	цветение	63
	7.VIII	производственный посев		62
Приморская 494	5.VI	опытный участок	примордиаль- ные листья	3,5
	23.VI	производственный посев		6,3
	7.VIII	опытный участок	цветение	60
	7.VIII	производственный посев		65
Приморская 762	5.VI	опытный участок	примордиаль- ные листья	5,1
	23.VI	производственный посев		9,6
	7.VIII	опытный участок	цветение	62,5
	7.VIII	производственный посев		63

работка семян химическими веществами и физическими методами оказалась для сои не эффективной. Сейчас для борьбы с вирусными болезнями сои используются только профилактические методы.

Установлено, что у больных растений семена мельче, чем у здоровых, абсолютный вес их ниже на 50—60 г. Если произвести сортировку, то в крупную фракцию попадает большинство семян от здоровых растений, а в мелкую — от больных. Посев семенами крупной фракции должен уменьшить число зараженных проростков. Помимо этого, крупные семена отличаются повышенной биологической активностью: энергией роста, всхожестью, энергией прорастания (Громова, 1967).

В наших исследованиях выявлена корреляция между крупностью семян и лучшим развитием растений сои (табл. 10).

Характерным симптомом некоторых вирусных заболеваний является пигментация семян (Космидзу, Иидзука, 1963; Такахаси,

Таблица 10

Влияние крупности семян на зараженность вирусами и развитие растений сои (1968)

Фракция семян	Пораженность, %	Кол-во листьев	Кол-во ветвей	Кол-во бобов
Крупная	15,0	16,5	2,7	16,7
Средняя	15,2	17,2	1,5	13,8
Мелкая	18,9	11,2	0,6	7,8

1965; Соболева, 1966). А. Б. Соболева (1966) установила связь между числом пигментированных зерен в семенном материале и количеством больных проростков (табл. 11). Отсюда следует, что одним из способов снижения семенной передачи вируса может явиться посев непигментированными семенами.

Известную пользу может принести ранний посев. Оптималь-

Таблица 11

Корреляция между количеством пигментированных семян и числом больных проростков, % (по А. Б. Соболевой, 1966)

Сорт	Количество пигментированных семян в образце	Количество больных проростков
Разные Сы-ли-хуан	89,6	56,7
Те-зя-хуан	81,0	44,4
Гурийская 565	80,0	67,5
Гурийская популяция	47,7	45,0
ВНИИСК-7	37,0	34,4
Ху ан-энь-си-эрдянь	37,0	33,3
Сяо-цзинь-хуан	31,0	25,7
Гибрид 29	23,0	17,0
Кубанская 276	16,8	11,2

ные сроки сева для разных местностей подбираются в соответствии с климатическими особенностями и находятся в зависимости от времени массового лёта тлей. В условиях Узбекистана массовый лёт тлей приходится на июнь; в это же время отмечается наибольшее количество больных растений. Оптимальными сроками сева являются апрель и июль. Апрельские посевы успевают завязать бобы до массового появления тлей, а июльские вегетируют, когда уже наступает спад численности переносчиков (Соболева, 1966). В Приморском крае максимум тлей на посевах сои приходится на август, минимум — на июнь (Голаюда, 1968). При позднем посеве молодые проростки подвергаются усиленному заселению тлями и происходит заражение большого числа растений. При более ранних сроках сева цветение наступает раньше массового лёта тлей, и большинство семян — здоровые. Согласно нашим наблюдениям, для Приморья оптимальными сроками сева являются 15—25 мая (табл. 12).

Таблица 12

Пораженность растений разных сроков сева, %

Сроки сева	Сорт		
	Приморская 494	Приморская 529	Салют 216
15 мая	15	18	—
20 мая	—	20	36
25 мая	14	20	—
5 июня	20	26	—
10 июня	28	43	73

Для борьбы с переносчиками в СССР испытывались многочисленные инсектициды контактного действия, которые оказались малоэффективными. И все же, как отмечено А. Б. Соболевой (1967), обработка посевов сои инсектицидами, а также предпосевное опудривание семян сайфосом, в значительной степени препятствует распространению мозаики.

В последние годы за рубежом стали применять инсектициды системного действия. В Японии в борьбе с вирусными болезнями повсеместно используется афидан. В ФРГ синтезирован системный инсектицид дисистон. Сравнительное исследование афидана и дисистона показало, что первый из них более эффективен для борьбы с тлями и менее вреден для человека.

В условиях Приморья, где численность тлей — переносчиков вирусов — на посевах сои и других культур достигает тысячи экзemplаров, применение инсектицидов системного действия оказалось бы действенной мерой борьбы с распространением вирусной инфекции. А сочетание борьбы с переносчиками и проведение противовирусных прополок позволит избавиться от вирусных заболеваний. Прочистка посевов или противовирусная прополка

заключается в том, что в определенные сроки больные растения выпалываются и удаляются с поля. Первая прополка должна проводиться после того, как появятся примордиальные листья. В условиях Приморья — до 15—20 июня. Вторую прочистку необходимо произвести в фазе 1—2 настоящих листьев, так как не у всех больных растений инфекция проявляется на первичных листьях. Третью — за 7—10 дней до цветения.

Подводя итог сказанному, необходимо отметить, что только совокупность всех мероприятий позволит получить существенные результаты по оздоровлению сои от вирусов.

ЛИТЕРАТУРА

- Абрамов И. Н., 1931. Болезни и вредители соевых бобов на Дальнем Востоке. Владивосток.
- Билык Л. Г., 1966. Вирусные болезни сои на Украине. В кн.: Вирусные болезни с.-х. растений и меры борьбы с ними, Киев, «Наукова думка».
- Буйлин Д., 1931. О пятнистости соевых бобов. «Семеноводство», № 11—12.
- Владимирский С. В., 1939. Болезни сои в северной зоне ее культивирования. Зап. Ленингр. с.-х. ин-та, вып. 3, Л.
- Голаяда Е. П., 1967. К видовому составу тлей, обитающих на сое, в связи с изучением ее вирусных болезней. Всесоюз. совещ. по вопросам биологии и воздел. сои в СССР (реф. докл.). Владивосток.
- Гольдин М. И., 1954. Вирусные включения в растительной клетке. М., Изд. АН СССР.
- Гольдин М. И., 1963. Вирусные включения в растительной клетке и природа вирусов. М., Изд. АН СССР.
- Горбунова Н. И., 1966. Кольцевая пятнистость табака в СССР. В кн.: Вирусные болезни с.-х. растений и меры борьбы с ними. Киев, «Наукова думка».
- Джонсон Х. и Чемберлен Д., 1956. Бактериальные, грибные и вирусные болезни сои. Ежегод. Министер. земледелия США.
- Дуниш М. С., 1936. Вирусные болезни зернобобовых культур. В кн.: Вирусные болезни, Тр. ВАСХНИЛ, М.
- Жданов Л. А., 1935. Пигментация семян сои. Тр. ВНИИМК, вып. № 1 (9).
- Заяичковская М. С., 1938. Болезни сои на Украине. Тр. Всесоюз. и.-и. ин-та северного зерн. хоз-ва и зернобобов. культур, вып. 3, М.
- Козлова В. И., 1938. Вирусные болезни овощных и зернобобовых культур в Орджоникидзском крае. В кн.: Вирусные болезни растений, М.
- Краев В. Г., 1966. Мозаика кормовых бобов на Украине. Автореф. канд. диссерт., Киев.
- Момот Я. Г., 1933. Пигментация зерен сои. «Социалистическое растениеводство», № 5—6.
- Муравьева М. Ф., 1967. Мозаика сои в Приморском крае. «Защита растений», № 2.
- Муравьева М. Ф., 1967. Вирусные болезни сои в Хабаровском крае. Всесоюз. совещ. по вопросам биологии и воздел. сои в СССР (реф. докл.), Владивосток.
- Порембская Н. Б., 1964. Вирусные болезни люпина. Тр. IV Всесоюз. совещ. по вирусным болезням растений, М., «Колос».
- Порембская Н. Б., 1964. Передача семенами вирусных болезней люпина. Тр. ВИЗР, т. 20, вып. 1.
- Проценко А. Е., 1966. Морфология и классификация фитопатогенных вирусов. М., «Наука».
- Рейфман В. Г., Полыванова Т. А. и Степаненко В. И., 1967. Вирус мозаики сои на Дальнем Востоке. В кн.: Наука — сельскому хозяйству, Хабаровск.

- Соболева А. Б., 1965. Вирус передается семенами (о борьбе с мозанкой сои). «Защита растений», № 5.
- Соболева А. Б., 1966. Вирусные болезни сои в Узбекистане. В кн.: Вирусные болезни с.-х. растений и меры борьбы с ними. Киев, «Наукова думка».
- Соболева А. Б., 1966. Об устойчивости сои к вирусной мозанке. В кн.: Селекция, агротехника зерновых в Средней Азии. Ташкент, Изд. «ФАН».
- Соболева А. Б., 1967. О пигментации семян у сои. Всесоюзн. совещ. по вопросам биологии воздел. сои в СССР, Владивосток.
- Смит К., 1960. Вирусные болезни растений. М., Изд. ИЛ.
- Гуликowa Т. П., 1930. Соя. Л., Изд. ВИПБ.
- Филимонов А. А., 1930. Соя. Сводный отчет Ставрополь-Кавказской с.-х. опыт. станции за 1901—1928 гг., вып. 2.
- Худына И., 1941. Вирусные болезни табака и махорки в СССР и меры борьбы с ними. Тр. совещ. по вирусным болезням растений. М.
- Якимович Е. Д., 1938. Вирусные болезни сои. Тр. Всесоюзн. н.-и. ин-та северн. зернового хоз-ва и зернобоб. культур, вып. 3, М.
- Allington W. B., 1946. Bud blight of soybean caused by the tobacco ringspot virus. *Phytopathology*, vol. 36, N 4.
- Athow K. G. and Bancroft J. B., 1959. Development and transmission of tobacco ringspot virus in soybean. *Phytopathology*, vol. 49, N 11.
- Athow K. G. and Laviolette F. A., 1962. Relation of seed position and pod location to tobacco ringspot virus seed transmission in soybean. *Phytopathology*, vol. 52, N 7.
- Bergeson G. B., Athow K. G., Laviolette F. A. and Thomasine M., 1964. Transmission, movement and vector relationship of tobacco ringspot virus in soybean. *Phytopathology*, vol. 54, N 6.
- Brandes J. and Quantz L., 1955. Electronmikroskopische Untersuchungen über Buschbohnenviren (Phaseolus virus 1, Phaseolus virus 2). *Naturwissenschaften*, Bd. 42: 588.
- Clinton G. P., 1915. Notes on plant diseases of Connecticut. Connecticut state Agr. Ann. Repr.: 446—447.
- Conover R. A., 1948. Studies of two viruses causing mosaic diseases of soybean. *Phytopathology*, vol. 38, N 9.
- Desjardins P. R., Latterell R. L. and Mitchell J. E., 1954. Seed transmission of tobacco ringspot virus in Lincoln variety of soybean. *Phytopathology*, vol. 44, N 2.
- Dunleavy J. M., 1957. A previously undercribed virus disease of soybean. *Phytopathology*, vol. 47, N 1.
- Fulton J. P., 1962. Factors related to soil transmission to tobacco ringspot virus. *Phytopathology*, vol. 52, N 4.
- Galvez G. E., 1963. Host-range, purification and electronmicroscopy of soybean mosaic virus. *Phytopathology*, vol. 53, N 4.
- Garber R. J. and Odland T. E., 1926. Nature crossing in soybean. *Journ. Ann. Soc. Agron.*, vol. 18, N 11.
- Gardner M. W. and Kendrick J. B., 1921. Soybean mosaic. *Journ. Agr. Res.*, N 22.
- Hampton R. O., 1966. Nature of bean yield by bean yellow mosaic virus. *Phytopathology*, vol. 56, N 2.
- Hampton R. O., 1966. Bean yellow mosaic field spread from red clover. *Phytopathology*, vol. 56, N 2.
- Henderson R. G. and Wingard S. A., 1931. Further studies on tobacco ringspot in Virginia. *Journ. Agric. Res.*, vol. 43, N 2.
- Hendrix J. W., 1961. Soil transmission of tobacco ringspot virus. *Phytopathology*, vol. 51, N 3.
- Heinze K. und Köhler E., 1940. Die Mosaikkrankheit der Sojabohne und ihre Übertragung durch Insekten. *Phytopathol. Z.*, Bd. 13, H. 3.
- Hildebrand A. A. and Koch L. W., 1947. Observation on bud blight of soybeans in Ontario. *Scientific Agr.*, vol. 27, N 7.
- Hollowell E. A., 1924. Factors influencing on the mottling of the soybean seed coat. Iowa State College, Ames, USA.

- Индзика И., 1965. Передача семенами вирусом сои. «Ниппон сёкубуцу бёга-куайхо», том 31, № 2 (японск.).
- Johnson E. M., 1946. Two legume viruses transmissible to tobacco. *Phytopathology*, vol. 36, N 2.
- Kahn R. P. and Latterell F. M., 1955. Symptoms of bud-blight of soybean caused by the tobacco and tomato ringspot viruses. *Phytopathology*, vol. 45, N 9.
- Kendrick J. B. and Gardner M. W., 1924. Soybean mosaic seed transmission and effect on yield. *Journ. Agr. Res.*, vol. 27, N 2.
- Köhler E. und Heinze K., 1941. Übertragungsversuche mit dem Mosaic virus der Sojabohne. *Landw. Jahrb.*, Bd. 90: 233.
- Koshimizu Y. and Iizuka N., 1956. Origins and formation of intracellular inclusion associated with two Leguminous virus diseases. *Protoplasma*, Bd. 48, H. 1.
- Косимидзу Ю. и Индзика И., 1963. Изучение вирусных болезней сои в Японии. «Тохоку ногэ сикандзё кэнкю хококу», № 27 (японск.).
- Nariani T. K. and Pingaley K. V., 1960. A mosaic disease of soybean. *Indian Phytopathology*, vol. 13, N 2.
- ▲
- Nicolic V. and Stakic D., 1964. Mosaic soja u Jugoslaviji. *Savremena poljoprivreda*, G. 12, N 9.
- Nakata K., 1940. Report of diseases of agricultural and horticultural crops in North China and Mongolia. *Agr. Exp. Sta. North China Survey*, 1.
- Owen F. V., 1928. Seed coat color and summary of all other mendelian characters thus far reported. *Genetics*, vol. 13: 50—75.
- Pierce W. H., 1934. Viroses of the bean. *Phytopathology*, vol. 24, N 2.
- Piper C. V. and Morse W. J., 1923. The soybean. N.-Y., L.
- Quantz L., 1961. Untersuchungen über das dewonliche Bohnenmosaikvirus und Sojamosaik Virus. *Phytopathol. Z.*, Bd. 49, H. 1.
- Rubio D. A. and Slogteren H., 1956. Light and electron microscopy of X-bodies associated with broad bean mottle virus and Phaseolus virus 2. *Phytopathology*, vol. 46, N 7.
- Smith F. F. and Brierly P., 1955. Aphid transmission of tobacco virus in gladiolus. *Plant Dis. Repr.*, vol. 39, N 3.
- Steer R. L., 1956. Purification and properties of tobacco ringspot virus. *Phytopathology*, vol. 46, N 7.
- Swenson K. G., 1952. Aphid transmission of a strain of alfalfa mosaic. *Phytopathology*, vol. 42, N 5.
- Swenson K. G., 1957. Aphid transmission of a bean yellow mosaic virus. *Journ. Entom.*, vol. 47: 1121—1123.
- Такахаси К., 1965. Устойчивость к вирусным болезням сортов сои шести префектур Тохоку «Тохоку ногэ сикандзё кэнкю хококу», № 5.
- Такахаси К. и Индзика И., 1965. Дифференциация вирусных болезней сои. «Сёкубуцу бёки», том 19, № 8 (японск.).
- Такахаси К., Танака Т. и Инда В., 1963. О штаммах вирусов мозаики сои и задержки роста, выделенных в районе Тохоку. «Кита шонн бёгайси Кэнкю Кэмпо», № 15, (японск.).
- Tuite J., 1960. The natural occurrence of tobacco ringspot virus. *Phytopathology*, vol. 50, N 4.
- Valleau W. D., 1951. Tobacco ringspot virus the cause of eggplant yellows. *Phytopathology*, vol. 41, N 3.
- Vasconcelos F. A., 1963—1964. Contribuicao para o estudo do virus do mosaico do soja. *Annals do Instituto Superior de Agronomia*, vol. 26: 181—221.
- Walters H. I., 1963. Leguminous hosts of soybean mosaic virus. *Plant Dis. Repr.*, vol. 47, N 8.
- Woods M. W., 1933. Intracellular bodies associated with ringspot. *Contrib. of Boyce Thompson Inst.*, vol. 5, N 3.
- Zaunmeyer W. J., 1953. Alfalfa yellow mosaic virus systemically infections to beans. *Phytopathology*, vol. 43, N 1.