



ISSN 1727-1320 (Print),
ISSN 2308-6459 (Online)

ВЕСТНИК ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ

PLANT PROTECTION NEWS

2026 TOM 109 ВЫПУСК 2
 VOLUME ISSUE



Санкт-Петербург
St. Petersburg, Russia

ФУНГИЦИДЫ ДЛЯ ЗАЩИТЫ ОТ ООМИЦЕТОВ

Н.А. Крупенько

ООО «Франдеса», Минск, Беларусь

e-mail: krupenko_natalya@mail.ru

Оомицеты являются обширной группой гетеротрофных организмов, ведущих свободноживущий или паразитический образ жизни. Среди последних большое экономическое значение имеют возбудители болезней сельскохозяйственных растений. Оомицеты вызывают такие вредоносные заболевания, как фитофтороз картофеля, ложную мучнистую росу (пероноспороз) винограда, овощных и крестоцветных культур. Они также поражают корневую систему многих растений, вызывая черную ножку, корневую гниль, корневые гнили. Высокая вредоносность заболеваний, вызываемых оомицетами, обуславливает поиск химических фунгицидов, обеспечивающих защиту от данных фитопатогенов. Учитывая существенные различия между истинными грибами и оомицетами, не все из известных в настоящее время соединений эффективны в отношении последних. В статье рассмотрены фунгициды разных химических классов, применяемые для защиты от оомицетов, проанализирована литература по механизмам и спектру их действия.

Ключевые слова: механизм действия фунгицидов, химические классы фунгицидов, действующее вещество, болезни растений, оомицеты

Поступила в редакцию: 17.02.2026

Принята к печати: 04.08.2026

Оомицеты (Oomycetes) – гетеротрофные организмы, обладающие некоторыми чертами грибов, но значительно от них отличающиеся (Cavalier-Smith, Chao, 2006). Они имеют вегетативное тело в виде неклочкового (ценоцитного) многоядерного мицелия, состоящего из диплоидных гиф. В их жизненном цикле присутствуют подвижные споры бесполого размножения (зооспоры) с двумя жгутиками разной формы (гетероконт) (Latijnhouwers et al., 2003; Deacon, 2006).

На клеточном и молекулярном уровне оомицеты также значительно отличаются от истинных грибов (таблица 1). Они содержат клеточные стенки, состоящие из целлюлозы и β -глюканов (у грибов в составе присутствует хитин), диплоидные ядра и растительные стеролы в мембранах. Митохондрии имеют трубчатые кристы, тогда как у истинных грибов они плоские (Буга, Крупенько, 2022; Bartnicki-Garsia, Wang, 1983; Triganò et al., 2004; Deacon, 2006). Такие отличия между оомицетами и истинными грибами говорят о том, что набор фунгицидов для борьбы с ними также должен заметно отличаться.

За последние двадцать лет были проведены филогенетические исследования, позволившие лучше понять эволюцию оомицетов, однако их классификация, особенно таксонов высших рангов, все еще является предметом обсуждения (Thines, Spring, 2005; Thines et al., 2015; Beakes, Thines, 2017).

Разные взгляды ученых порождают расхождения в терминологии и некоторую путаницу, особенно для специалистов, которые не погружены детально в особенности систематики данной группы организмов. Так, согласно одним данным, оомицеты входят в состав царства Chromista (Beakes et al., 2012; Cavalier-Smith, Chao, 2006). В то же время другие ученые относят их к царству Straminipila надцарства SAR (Straminipila, Alveolata, Rhizaria), куда

входят также бурые и диатомовые водоросли, являющиеся близкими родственниками оомицетов (Baldauf et al., 2000; Cavalier-Smith, 2018; Latijnhouwers et al., 2003; Beakes et al., 2012). Таксономические ранги таксонов более низкого уровня также разнятся в работах разных ученых (Beakes et al., 2012; Judelson, 2012; Beakes et al., 2014; Thines, 2014; Kamoun et al., 2015; Beakes, Thines, 2017).

Оомицеты часто называют псевдогрибами (грибоподобными организмами) (Cavalier-Smith, Chao, 2006), однако термин «псевдогрибы» достаточно широкий и включает в себя также такие таксоны как Haptophyta и Labyrinthulomycota (Tong, 1995; Kühn et al., 2004).

Ввиду разных точек зрения в отношении классификации оомицетов, в данной работе мы будем придерживаться номенклатуры, представленной в базе данных MycoBank (mycobank.org). Так, согласно данному ресурсу, виды *Phytophthora*, *Albugo*, *Peronospora* и др. не относятся к Oomycetes, а выделены в класс Peronosporomycetes. Оба класса составляют отдел Oomycota. Тем не менее, во избежание путаницы в данной работе мы будем придерживаться более привычного термина «оомицеты».

Отдел Oomycota насчитывает более 1200 видов, обитающих в воде и на суше (Thines, 2018). Многие из них являются возбудителями болезней растений и животных.

Сельскохозяйственное значение имеют представители классов Oomycetes и Peronosporomycetes (таблица 2), поражающие более 70 культур (Granke et al., 2012; Kamoun et al., 2015; Kousik et al., 2021). Наиболее вредоносные виды в мире – возбудители фитофтороза картофеля (*Phytophthora infestans* (Mont.) de Bary); ложной мучнистой росы (пероноспороза) многих культур: винограда (*Plasmopara viticola* (Berk. & M.A. Curtis) Berl. & De Toni), тыквенных (*Pseudoperonospora cubensis* (Berk. & M.A. Curtis) Rostovzev), крестоцветных (*Hyaloperonospora brassicae*

Таблица 1. Основные признаки оомицетов

Мицелий	Диплоидный (2n), ценоцитный (неклеточный, без перегородок)
Вегетативное тело	Неклеточный мицелий, плазмодий
Половой процесс	Оогамия
Половые споры	Ооспоры
Бесполое размножение	Зооспоры и спорангии для распространения, хламидоспоры для выживания, конидии (<i>Peronosporales</i>)
Состав клеточной стенки	Целлюлоза и β -глюканы
Состав плазматической мембраны	Фукостерол
Митохондрии	Кристы трубчатые
Запасание энергии	В виде миколаминина, сходного с ламинарином красных водорослей
Бесполое размножение	Зооспоры, у некоторых – конидии

Table 1. Main features of Oomycetes

Mycelium	Diploid (2n), coenocytic (non-cellular, without septa)
Vegetative body	Non-cellular mycelium, plasmodium
Sexual reproduction	Oogamy
Sexual spores	Oospores
Asexual spores	Zoospores and sporangia for distribution, chlamydospores for survival, conidia (<i>Peronosporales</i>)
Cell wall composition	Cellulose and β -glucans
Plasmalemma composition	Fucosterol
Mitochondria	Tubular cristas
Energy storage	In the form of mycolaminarin, similar to laminarin of red algae
Asexual reproduction	Zoospores, conidia

Таблица 2. Основные возбудители болезней сельскохозяйственных культур из отдела Oomycota

Класс	Порядок	Семейство	Род	Болезнь
Oomycetes	Saprolegniales	Leptolegniaceae	<i>Aphanomyces</i>	Корневая гниль, корнед, черная ножка
	Pythiales	Pythiaceae	<i>Globisporangium</i> , <i>Pythium</i>	
Peronosporomycetes	Peronosporales	Peronosporaceae	<i>Phytophthora</i>	Фитофтороз
			<i>Hyaloperonospora</i> , <i>Peronospora</i> , <i>Pseudoperonospora</i> , <i>Plasmopara</i> , <i>Bremia</i>	Ложная мучнистая роса (пероноспороз)
	Albuginales	Albuginaceae	<i>Albugo</i>	Белая ржавчина

Таблица 2. Main Oomycota causal agents of plant diseases

Class	Order	Family	Genera	Disease
Oomycetes	Saprolegniales	Leptolegniaceae	<i>Aphanomyces</i>	Root rot, black root, black leg
	Pythiales	Pythiaceae	<i>Globisporangium</i> , <i>Pythium</i>	
Peronosporomycetes	Peronosporales	Peronosporaceae	<i>Phytophthora</i>	Late blight
			<i>Hyaloperonospora</i> , <i>Peronospora</i> , <i>Pseudoperonospora</i> , <i>Plasmopara</i> , <i>Bremia</i>	Downy mildew
	Albuginales	Albuginaceae	<i>Albugo</i>	White rust

(Gäum.) Göker, Voglmayr, Riethm., M. Weiss & Oberw.), салата латук (*Bremia lactucae* Regel), лука (*Peronospora destructor* (Berk.) Casp. ex Berk. и др.; корневой гнили (*Globisporangium ultimum* (Trow) Uzuhashi, Tojo & Kakish.); белой ржавчины (*Albugo candida* (Pers. Ex J.F. Gmel.) Roussel) и др.

Следует также отметить, что существенную ревизию за последнее время претерпел также род *Pythium* sensu lato (в широком смысле). Так, Uzuhashi et al. (2015) разделили его на пять отдельных родов: *Pythium* sensu stricto (в узком смысле), *Globisporangium*, *Elongisporangium*, *Ovatisporangium* и *Pilasporangium*. С другой стороны, некоторые исследователи относят род *Pythium* sensu lato к неформальной группе базальных оомицетов (Thines, 2014).

Защита от болезней, вызываемых оомицетами, основывается главным образом на химическом методе. Однако, учитывая различия между ними и истинными грибами, не все из известных действующих веществ эффективны в отношении оомицетов. Поэтому выбор фунгицида для проведения защитных мероприятий в посевах различных сельскохозяйственных культур предполагает знание механизмов и спектра действия фунгицидов.

Перечень соединений, применяемых для защиты от оомицетов, достаточно обширен и включает фунгициды, ингибирующие многие клеточные процессы (таблица 3).

Таблица 3. Фунгициды для защиты сельскохозяйственных культур от оомицетов (FRAC code list, 2026)

Механизм действия	Мишень действия	Химический класс	Химическая группа	Действующие вещества	Риск развития резистентности
Ингибирование метаболизма нуклеиновых кислот	РНК-полимераза 1	Фениламины	Ацилаланины	Беналаксил, беналаксил-М (киралаксил), металаксил, металаксил-М (мефеноксам), фуралаксил, Оксадиксил, Офукас	Высокий
			Оксазолидиноны	Оксадиксил	Неизвестен
			Бутиролактоны	Офукас	
Ингибирование цитоскелета и моторных белков	Синтез ДНК/РНК (предположительно)	Гетероароматические соединения	Изоксазолы	Гимексазол	Неизвестен
	Полимеризация тубулина	Бензамины	Толуамины	Зоксамид	От низкого до среднего
	Делокализация спектриноподобных белков	Тиазол-карбоксамиды	Этиламино-тиазол-карбоксамиды	Этабуксам	
Ингибирование дыхания	Комплекс III: цитохром <i>bc1</i> (убихинон оксидаза) в сайте Qo	Стробилурины (QoI-фунгициды)	Пиридинилметил-бензамины	Флуопиколит, флуопимомид	Высокий
			Метокси-акрилаты	Азоксистробин, пироксистробин	
			Метокси-карбаматы	Пиракlostробин	
			Оксимино-ацетаты	Крезоксим-метил, трифлуксистробин	
			Оксимино-ацетамиды	Метоминостробин	
	Комплекс III: цитохром <i>bc1</i> (убихинон редуктаза) в сайте Qi	QiI-фунгициды	Оксазолидин-дионы	Фамоксадон	От среднего до высокого
			Имидазолиноны	Фенамидон	
			Циано-имидазолы	Циазофамид	
	Разобщители окислительного фосфорилирования	QioSI-фунгициды	Сульфамойл-триазолы	Амисульбром	Низкий
	Комплекс III: цитохром <i>bc1</i> (убихинон редуктаза) в сайте Qi и Qo (способ связывания стигмателлина)		2,6-динитроанилины	Флуазинам	
Ингибирование синтеза или транспорта липидов / целостности или функционирования мембран	Комплекс III: цитохром <i>bc1</i> (убихинон редуктаза) в сайте Qi и Qo (способ связывания стигмателлина)	QioSI-фунгициды	Триазоло-пиримидиламины	Аметоктрадин	От среднего до высокого
	Перекисное окисление клетки (предположительно)	Гетероароматические соединения	1,2,4-тиадиазолы	Этридиазол	От низкого до среднего
	Проницаемость мембран, жирные кислоты (предположительно)	Карбаматы	Карбаматы	Пропамоккарб, пропикоккарб	От низкого до среднего
Ингибирование биосинтеза клеточной стенки	Гомеостаз липидов и их перемещение/хранение	OSBPI-фунгициды	Пиперидинил-триазол-изоксазолины	Оксатиапипролин, флуоксапипролин	От среднего до высокого
	Синтез целлюлозы	Амиды карбоновых кислот	Амиды коричной кислоты	Диметоморф, флуморф, пириморф	От низкого до среднего
			Валинамид карбаматы	Бентиаваликарб, ипроваликарб, валифеналат	
			Амиды миндальной кислоты	Мандипропамид	
Запуск защитных реакций растения		Фосфонаты	Этил фосфонаты	Фосэтил алюминия	Низкий
Неизвестный механизм действия	Неизвестен	Цианоацетамид-оксимы	Цианоацетамид-оксимы	Цимоксанил	От низкого до среднего
		Тетразолилоксимы	Тетразолилоксимы	Пикарбутразокс	Неизвестен
Мультисайтовое активное действие	Мультисайтовое контактное действие	Неорганические соединения	Неорганические соединения	Медь (различные соли)	Низкий
		Дитиокарбаматы и производные	Дитиокарбаматы и производные	Манкоцеб, манеб, метирам, пропинеб, тирам, цинеб, цирам	
		Фталимины	Фталимины	Каптан, каптафол, фолпет	
		Хлоронитрилы	Хлоронитрилы	Хлороталонил	
		Хиноны	Хиноны	Дитианон	

Table 3. Fungicides against Oomycetes (FRAC code list, 2026)

Mode of action	Target site	Group name	Chemical group	Active ingredient	Resistance risk
Nucleic acids metabolism inhibitors	RNA polymerase I	Phenylamides	Acylalanines	Benalaxyl, benalaxyl-M (kiralaxyl), metalaxyl, metalaxyl-M (mefenoxam), furalaxyl	High
			Oxazolidinones	Oxadixyl	
			Butyrolactones	Ofurace	
	DNA/RNA synthesis (proposed)	Heteroaromatics	Isoxazoles	Hymexazole	Unknown
Cytoskeleton and motor proteins inhibitors	Tubulin polymerization	Benzamides	Toluamides	Zoxamide	Low to medium
		Thiazole carboxamide	Ethylamino-thiazole-carboxamide	Ethaboxam	
	Delocalization of spectrin-like proteins	Benzamides	Pyridinylmethyl-benzamides	Fluopicolide, fluopimomide	Medium
Respiration inhibitors	Complex III: cytochrome <i>bc</i> 1 (ubiquinol oxidase) at Qo site	Strobilurines (QoI-fungicides)	Methoxy-acrylates	Azoxystrobin, pyraoxystrobin	High
			Methoxy-carbamates	Pyraclostrobin	
			Oximino-acetates	Kresoxim-methyl, trifloxystrobin	
			Oxazolidine-diones	Famoxadone	
	Complex III: cytochrome <i>bc</i> 1 (ubiquinone reductase) at Qi site	QiI-fungicides	Imidazolinones	Fenamidone	Medium to high
			Cyano-imidazole	Cyazofamid	
	Uncouplers of oxidative phosphorylation		Sulfamoyl-triazole	Amisulbrom	Low
	Complex III: cytochrome <i>bc</i> 1 (ubiquinol reductase) at Qi and Qo site (stigmatellin binding mode)	QioSI-fungicides	2,6-dinitro-anilines	Fluazinam	Medium to high
Lipid synthesis or transport / membrane integrity or function inhibitors	Cell membrane permeability, fatty acids (proposed)	Heteroaromatics	1,2,4-thiadiazoles	Etridiazole	Low to medium
		Carbamates	Carbamates	Propamocarb, prothiocarb	
	Lipid homeostasis and transfer/storage	OSBPI-fungicides	Piperidinyl-thiazole-isoxazolines	Oxathiapiprolin, fluoxapiprolin	Medium to high
Cell wall biosynthesis inhibitors	Cellulose synthase	Carboxylic acid amides	Cinnamic acid amides	Dimethomorph, flumorph, pyrimorph	Low to medium
			Valinamide carbamates	Benthiavalicarb, iprovalicarb, valifenalate	
			Mandelic acid amides	Mandipropamid	
Host plant defense inducers		Phosphonates	Ethyl phosphonates	Fosetyl-Al	Low
Unknown mode of action	Unknown	Cyanoacetamide-oxime	Cyanoacetamide-oxime	Cymoxanil	Low to medium
	Unknown	Tetrazolyloxime	Tetrazolyloximes	Picabutrazox	Unknown
Chemicals with multi-site activity	Multi-site contact activity	Inorganic	Inorganic	Copper (different salts)	Low
		Dithiocarbamates and relatives	Dithiocarbamates and relatives	Mancozeb, maneb, metiram, propineb, ziram, zineb	
		Phthalimides	Phthalimides	Captan, captafol, folpet	
		Chloronitriles	Chloronitriles	Chlorothalonil	
		Quinones	Quinones	Dithianon	

Ингибиторы метаболизма нуклеиновых кислот

Генетическая информация у всех живых организмов закодирована в виде последовательности нуклеотидов в дезоксирибонуклеиновой кислоте (ДНК). Первый этап реализации этой информации состоит в образовании родственной ДНК молекулы – рибонуклеиновой кислоты (РНК), которая в свою очередь участвует в синтезе специфических белков (Сингер, Берг, 1998).

Синтез нуклеиновых кислот сходен у всех живых организмов, поэтому немногие из известных фунгицидов способны избирательно действовать на этот процесс у оомицетов.

В процессах репликации, транскрипции и трансляции участвуют многие ферменты, некоторые из которых, например, РНК-полимераза I, являются мишенями действия фунгицидов.

Фенилами́ды. В состав класса входят беналаксил, беналаксил-М (киралаксил), металаксил, металаксил-М (мефеноксам), фураляксили, оксадиксил, офурас.

Данные фунгициды хорошо растворимы в воде (за исключением беналаксила и беналаксила-М (киралаксила)). Они проявляют хорошее лечущее и искореняющее (антиспорангиальное) действие, т. к. наиболее эффективны в постинфекционные стадии развития: блокируют рост гиф, а также формирование гаусторий и спорангиев (Farh et al., 1981; Quaranta, 2016). Фенилами́ды не действуют на прорастание спор и конидий, образование зооспор, а также проникновение мицелия в растение (Fisher, Hayes, 1982; Matheron, Porchas, 2000; Oliver, Beckman, 2022). Это обусловлено тем, что споры содержат множество рибосом для обеспечения начального роста, следовательно, основной синтез РНК происходит после их прорастания (Gisi,

2002; Oliver, Beckman, 2022). Фенилами́ды нарушают функционирование РНК-полимеразы I – фермента, который осуществляет синтез молекул РНК на матрице ДНК (Quaranta, 2016).

Фунгициды из данного класса используются для защиты растений от возбудителей болезней из родов *Albugo*, *Bremia*, *Peronospora*, *Plasmopara*, *Pseudoperonospora*, *Pythium* и др., однако они неэффективны в отношении *Aphanomyces* (Gisi, 2002; Quaranta, 2016).

Внутри класса соединения различаются по действию на возбудителей болезней. Так, металаксил состоит из 2 энантиомеров (R и S). R-энантиомер (мефеноксам) *in vivo* примерно в 3–10 раз эффективнее по сравнению с металаксилем (Zadra et al., 2002) и характеризуется более продолжительным действием (Wang et al., 2014).

Гетероароматические соединения (химическая группа изоксазолы). Среди соединений данного класса для защиты от оомицетов применение нашел только гимексазол. Его механизм действия заключается в ингибировании синтеза нуклеиновых кислот (ДНК и РНК), однако мишень действия не ясна (Nakanishi, Sisler, 1983). Фунгицид перемещается акропетально, а также проявляет некоторую ростостимулирующую активность на растения (Захарычев, 2022). Он более эффективен в отношении начальных стадий роста мицелия, прорастания спор (Gisi, 2002).

Гимексазол обладает специфической активностью в отношении возбудителей корневой гнили – *Aphanomyces* spp., *Pythium* spp., однако не действует на виды *Phytophthora* (Kato et al., 1990; Harveson et al., 2007). Помимо оомицетов гимексазол эффективен в отношении *Fusarium* spp., *Rhizoctonia solani* J.G. Kühn (Kamimura et al., 1976).

Ингибиторы цитоскелета и моторных белков

Цитоскелет представляет собой сеть внутри цитоплазмы, обеспечивающую поддержание формы клетки и различные морфогенетические процессы. У грибов, оомицетов и дрожжей он представлен микротрубочками и актиновыми микрофиламентами (Raudaskoski et al., 1988; Heath, 1994).

Актиновые микрофиламенты – это две спирально закрученные цепочки из мономеров актина. В основном они сконцентрированы у внешней мембраны клетки, т. к. отвечают за ее форму, участвуют в межклеточном взаимодействии, передаче сигналов.

Микротрубочки представляют собой полые цилиндры, состоящие из димерного белка с субъединицами α - и β -тубулина (Raudaskoski et al., 1988). Они поддерживают форму клеток, участвуют во внутриклеточном транспорте органелл, формируют веретено деления, которое обеспечивает расхождение хромосом в делящейся клетке. Микротрубочки цитоплазмы могут образовываться или распадаться в зависимости от метаболических условий в клетке (Тютерев, 2010; Захарычев, 2022).

В настоящее время установлено, что в состав цитоскелета в клетках животных также входит белок спектрин, выстилающий внутреннюю сторону плазматической мембраны и формирующий своеобразный мост между цитоскелетом и плазмалеммой, что обеспечивает структурную целостность последней (Bennett, 1990; An et al., 2004). Впоследствии у растений, грибов, оомицетов и дрожжей

были открыты спектриноподобные белки (Degousée et al., 2000; Braun, 2001), которые локализованы на верхушках растущих гиф и обеспечивают поддержание стабильности мембран в процессе роста мицелия (De Matteis, Morrow, 2000).

Фунгициды, нарушающие функционирование цитоскелета, могут действовать на микротрубочки, стабилизируя их и препятствуя распаду, либо блокируя агрегацию тубулина. Ингибируя функционирование спектриноподобных белков, некоторые соединения нарушают стабильность плазматической мембраны.

Бензамиды (химическая группа толуамиды). В состав класса входит зоксамид. Это контактный фунгицид с длительной активностью в газовой фазе, обладает хорошей дождеустойчивостью (Gisi, 2002).

Зоксамид блокирует сборку β -тубулина, ковалентно связываясь с ним во время митоза, что нарушает клеточное деление у патогенов (Young, Lewandowski, 2000; Young, Slawewski, 2001). Он препятствует удлинению ростковых трубок и росту мицелия, формированию зооспор и их прорастанию (Young, Slawewski, 2001).

Фунгицид проявляет активность в отношении оомицетов (*Phytophthora*, *Peronospora*), грибов (*Botrytis*, *Cercospora*) (Gisi, 2002; Young et al., 2011), а также простейших (*Plasmodiophora brassicae* Woronin) (Young, 2012).

Тиазол карбоксами́ды. Среди соединений данного класса применяется только этабоксам. Он нарушает

сборку микротрубочек за счет связывания с β -тубулином (Uchida et al., 2005). Фунгицид эффективен в отношении оомицетов (*Phytophthora*, *Pythium*, *Pseudoperonospora*, *Plasmopara*), а также грибов *Cladosporium*, *Corynespora* (Kim et al., 1999; Kim et al., 2004; Zhang et al., 2005; Islam et al., 2018).

Бензамиды (химическая группа пиридинилметил бензамиды). В состав класса входят действующие вещества флуопиколид и флуопимомид. Они нарушают функционирование спектриноподобных белков, обеспечивающих стабильность мембраны за счет закоривания с белками цитоскелета (Захарычев, 2022). Так, в течение нескольких минут после обработки флуопиколидом спектриноподобный белок покидает примембранную область и формирует

в цитоплазме сферические образования. Это приводит к лизису мицелия преимущественно на верхушках гиф (Toquin et al., 2007; Toquin et al., 2019). Флуопиколид эффективен в отношении нескольких стадий развития оомицетов: роста мицелия, образования спорангиев, высвобождения и прорастания зооспор и др. (Toquin et al., 2007; Lazzari et al., 2008; Jackson et al., 2010; Toquin et al., 2019). Он используется для защиты от *Phytophthora*, *Pythium*, *Plasmopara*.

Флуопимомид имеет более широкий спектр действия и эффективен в отношении оомицетов, а также грибов *Rh. solani*, *Botrytis cinerea* Pers. и нематод (Zhang et al., 2013; Jingjing et al., 2020; Jiang et al., 2022; Liu et al., 2023).

Ингибиторы дыхания

На внутренней мембране митохондрий расположена дыхательная электрон-транспортная цепь, сопряженная с синтезом энергии (в виде аденозинтрифосфата – АТФ). Она состоит из четырех белковых комплексов, которые осуществляют перенос электронов на кислород, и пятого (АТФ-синтазы), участвующего только в переносе протонов (Захарычев, 2022).

Комплекс I (НАДН-убихинон оксидоредуктаза) принимает электроны от восстановленного никотинамидадениндинуклеотида (НАДН) и передает их на убихинон (Q). В это время происходит перенос 4 протонов из матрикса митохондрий через их внутреннюю мембрану в межмембранное пространство.

Комплекс III (убихинон-цитохром *c* оксидоредуктаза, или *bc1*-комплекс) принимает электроны от убихинона и передает их на цитохром *c*. При этом происходит перемещение протонов на наружную поверхность внутренней мембраны митохондрий.

В комплексе III на противоположных сторонах мембраны находятся два хиноновых реакционных центра: на внешней (*outside*) стороне – хинон-окисляющий (Qo), на внутренней (*inside*) – хинон-восстанавливающий (Qi). В Qo-центре происходит окисление 2-х молекул убигидрохинона (QH₂), что сопровождается переносом 4-х протонов в межмембранное пространство. Высвободившиеся при этом 4 электрона разделяются на два потока: 2 из них продолжают путь по высокопотенциальному пути дыхательной цепи, 2 других направляются по низкопотенциальному пути в Qi-центр на внутренней стороне, где происходит восстановление одной молекулы убихинона, для чего из матрикса выкачиваются 2 протона.

Первые два электрона тем временем передаются через железо-серный белок на цитохром *c1* комплекса, а с него – на цитохром *c* и далее к комплексу IV (Захарычев, 2022; Hunte et al., 2003).

Комплекс IV (цитохром *c* оксидаза) передает электроны от цитохрома *c* на молекулярный кислород, который восстанавливается до воды. В результате протоны переносятся на наружную поверхность внутренней митохондриальной мембраны.

Комплекс II (сукцинат-убихинон оксидоредуктаза) расположен на внутренней стороне внутренней мембраны митохондрий. Его выделение в отдельный комплекс условно, поскольку он функционирует как часть цикла трикарбоновых кислот, окисляя сукцинат до фумарата.

Как компонент дыхательной цепи он восстанавливает убихинон.

При работе комплексов I, II, III и IV происходит энергетически затратное закачивание протонов в межмембранное пространство посредством переносчика протонов и электронов – убихинона, растворенного в мембране.

Комплекс V, АТФ-синтаза, обеспечивает синтез АТФ за счет использования энергии, выделяющейся при перемещении через него протонов в сторону их низкой концентрации (против градиента) (Захарычев, 2022).

Упрощенная схема дыхательной цепи представлена на рисунке.

Каждый из комплексов является мишенью действия различных фунгицидов, многие из которых универсально токсичны для всех эукариот. Фунгициды, действующие на оомицеты, ингибируют работу комплекса III в различных его локусах, а также препятствуют синтезу АТФ, выступая в роли разобщителей окислительного фосфорилирования.

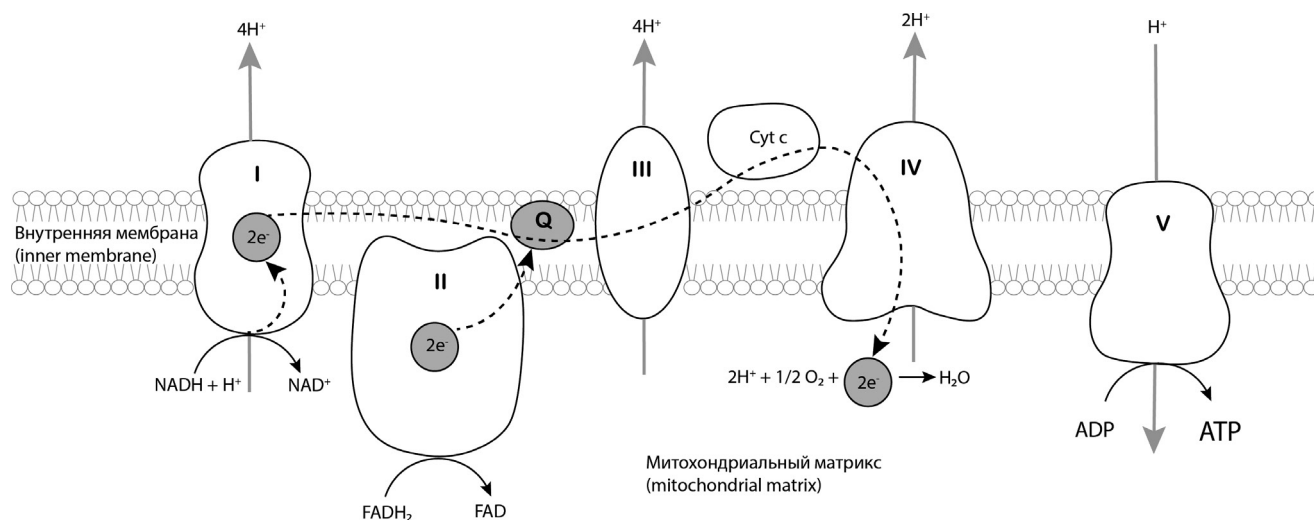
Стробилурины (*quinone outside inhibitors*, QoI – ингибиторы хинона на внешней мембране). Для защиты от оомицетов среди фунгицидов класса применяют азоксистробин, пираоксистробин, пираклостробин, крезоксим-метил, трифлостробин, метоминостробин, фамоксадон, фенамидон.

Фунгициды QoI обладают преимущественно защитным (профилактическим) действием и блокируют начальное проникновение фитопатогенов в ткани растения (Bartlett et al., 2002; Balba, 2007). При обработке после заражения данные соединения препятствуют появлению споронии на пораженных тканях (Тютерева, 2010; Bartlett et al., 2002).

Стробилурины связываются с сайтом окисления хинона (Qo) в комплексе III. Это нарушает перемещение электронов между цитохромом *b* и цитохромом *c1*, препятствует восстановлению хинона до убигидрохинона и прерывает цепь переноса электронов (Leroux, 1996; Sauter et al., 1999; Bartlett et al., 2002). В результате не образуется АТФ и клетки патогена погибают.

Обработка ингибиторами Qo увеличивает скорость фотосинтеза, препятствует старению листьев, что способствует повышению урожайности (Glaab, Kaiser, 1999; Venancio et al., 2003; Vincelli, 2012).

В пределах класса активность в отношении оомицетов варьирует в зависимости от действующего вещества. Так, крезоксим-метил, метоминостробин и трифлостробин



Условные обозначения (symbols):

-----> путь двух электронов (two electrons path); Q – убихинон (ubiquinone); Cyt c – цитохром c (cytochrome c)

Рисунок. Дыхательная цепь митохондрий (рис. автора)

Figure. Mitochondrial respiratory chain (drawing by the author)

проявляют среднюю активность в отношении ложной мучнистой росы. В то же время азоксистробин и пираклостробин характеризуются высокой эффективностью в отношении *P. viticola* и *Pythium aphanidermatum* (Edson) Fitzp. (Bartlett et al., 2002).

На основании механизма действия в состав класса относят также действующие вещества фамоксадон и фенамидон, которые по химической структуре не являются стробилуринами. Данные фунгициды используют в основном для защиты от оомикетов (Тютереv, 2010), хотя, например, фамоксадон ингибирует также развитие *Alternaria solani* Sorauer и *Parastagonospora nodorum* (Berk.) Quaedv., Verkley & Crous (Knight et al., 1997).

QiI (quinone inside inhibitors, OiI – ингибиторы хинона на внутренней мембране). Среди фунгицидов данного класса для защиты от оомикетов используют циазофамид и амисульбром.

Биохимический механизм действия фунгицидов QiI аналогичен таковому у стробилуринов, поскольку они ингибируют перенос электронов на участке *bc1* в митохондриях грибов (комплекс III), но нарушают восстановление хинона, расположенного на внутренней мембране митохондрий в сайте Qi (Тютереv, 2010; Захарычев, 2022).

QiI-фунгициды эффективны в отношении оомикетов, а также простейших (*P. brassicae*) (Yu et al., 2004). Они ингибируют все стадии жизненного цикла оомикетов, включая образование ооспор, подвижность зооспор и рост мицелия (Mitani et al., 2001a; Mitani et al., 2001b; Honda et al., 2009; Fontaine et al., 2019).

2,6-динитроанилины. В состав класса входит флуазинам. Механизм действия 2,6-динитроанилинов заключается в ингибировании синтеза АТФ за счет разобщения окислительного фосфорилирования, т. е. нарушения связи

между окислением субстрата и синтезом АТФ (Guo et al., 1991; Vitoratos, 2014). Это снижает протонный градиент через внутреннюю мембрану митохондрий. В результате протоны транспортируются обратно в митохондрии, минуя АТФ-синтазу (Захарычев, 2022).

Флуазинам – контактный фунгицид с длительным защитным действием. Он подавляет процесс образования зооспор, формирование аппрессориев, внедрение и рост гиф патогена. Обладает широким спектром активности в отношении грибов (виды *Botrytis*, *Alternaria*, *Rhizoctonia*, *Bipolaris*, *Fusarium*, *Monilinia*, *Venturia*, *Sclerotinia*, *Colletotrichum*), оомикетов (*Phytophthora*, *Pseudoperonospora*, *Plasmopara* и др.) и плазмодиофоромицетов (Mitani et al., 1996; Smith et al., 2008; Wang et al., 2016; Chen et al., 2018; Qu et al., 2018; Schepers et al., 2018; Li et al., 2020; Liu et al., 2021).

QioSI (quinone inside and outside inhibitor, stigmatellin binding mode – ингибиторы хинона на внутренней и внешней мембране, способ связывания стигмателлина). В состав класса входит аметоктрадин. Он действует на комплекс III в дыхательной цепи митохондрий, связываясь с сайтами Qo и Qi в зависимости от редокс статуса митохондриальной цепи (Oliver, Beckerman, 2022). Механизм действия аметоктрадина сходен с таковым у антибиотика стигмателлина (Gurung et al., 2008), который представляет собой производное хромона и имеет структурное сходство с убихиноном, поэтому в классификации FRAC в механизме действия фунгицида указан способ связывания стигмателлина (FRAC code list, 2024).

У *Ph. infestans* аметоктрадин действует преимущественно на образование, высвобождение и подвижность зооспор и прорастание цист (Töfoli et al., 2016).

Ингибиторы синтеза или транспорта липидов / целостности или функционирования мембран

Липиды играют важную роль в жизнедеятельности клеток. Они являются компонентами клеточных мембран, запасают энергию и участвуют в передаче клеточного сигнала. Синтез большинства липидов происходит в основном в эндоплазматическом ретикулуме (ЭПР), а затем

они транспортируются в другие клеточные компартменты с помощью везикул – везикулярный транспорт (Fagone, Jackowski, 2009). Такое перемещение возможно потому, что клетки эукариот характеризуются сложной системой связанных с мембраной органелл (ЭПР, аппарат Гольджи,

эндосомы, лизосомы, пероксисомы и плазматическая мембрана).

Однако некоторые органеллы, например, митохондрии не являются частью эндомембранной системы, поэтому перемещение к ним липидов происходит с помощью не-везикулярного транспорта, который происходит в местах контакта между органеллами – так называемых сайтах контакта мембран, находящихся между ЭПР и почти каждой другой связанной с мембраной органеллой (Wong et al., 2017). Сайты контакта мембран способствуют взаимодействию и коммуникации между органеллами, а также облегчают липидный обмен для белков-переносчиков липидов (Prinz et al., 2020). Последние содержат гидрофобную полость, которая изолирует молекулы липидов от цитозоля и таким образом осуществляют их транспорт между мембранами (Wong et al., 2017).

Одним из важных семейств белков-переносчиков липидов являются оксистерол-связывающие белки (**oxysterol-binding proteins – OSBPs**). Оксистеролы представляют собой производные стерола. В клетках они содержатся в небольших количествах и обеспечивают сигнальные функции, а также являются частью многих клеточных процессов (Russell, 2000; Björkhem, Diczfalussy, 2002; Olkkonen, Levine, 2004).

Фунгициды, относящиеся к данной группе, нарушают синтез, функционирование или транспорт липидов, что приводит к их окислительной деградации, нарушению проницаемости мембран или функционирования клеточных процессов с участием липидов (передача клеточного сигнала и др.).

Гетероароматические соединения (химическая группа 1,2,4-тиадиазолы). В состав класса входит этридиязол. Он вызывает перекисное окисление и гидролиз фосфолипидов мембран до свободных жирных кислот, разрушение митохондрий и подавляет сукцинатдегидрогеназу (Захарычев, 2022). Фунгицид применяют для защиты от *Pythium* spp., а также грибов *Rhizoctonia* spp., *Fusarium* spp. (Mittlehner et al., 1998).

Карбаматы. В качестве фунгицидов для защиты от оомицетов применяют протиокарб, пропамокарб гидрохлорид (пропамокарб). Синтетическим путем получают

пропамокарб, однако для повышения растворимости и стабильности затем используется его соль (пропамокарб гидрохлорид) (PPDB: Pesticide Properties DataBase, 2025).

Несмотря на продолжительный период использования пропамокарба, механизм его действия до сих пор не совсем ясен. Фунгицид препятствует синтезу фосфолипидов и жирных кислот, нарушая проницаемость мембран (Захарычев, 2022; Oliver, Beckerman, 2022). Пропамокарб гидрохлорид влияет на рост мицелия, образование и прорастание спор. Действует на оомицеты (виды *Pythium*, *Phytophthora*, *Aphanomyces*) (Englander et al., 1980; Reilly, 1980; Rapp, Richter, 1982; Cohen, Coffey, 1986; Hu et al., 2007).

OSBPI (oxysterol binding protein homologue inhibition – ингибиторы связывания оксистерол-связывающего гомолога). В состав класса входят оксатиапипролин и флуоксапипролин.

Ингибиторы OSBP нарушают гомеостаз липидов и их транспорт за счет взаимодействия с оксистерол-связывающим белком (OSBP), который локализован в контактных сайтах ЭПР с комплексом Гольджи (Saheki, De Camilli, 2017) и участвует в перемещении липидов. Ингибирование OSBP нарушает также другие клеточные процессы: сигналинг, поддержание целостности клеточных мембран, синтез липидов, жизненно важных для функционирования клетки (Weber-Boyvart et al., 2013; Cohen, 2015; Cohen et al., 2018).

Оксатиапипролин эффективно подавляет виды *Pseudoperonospora*, *Phytophthora*, *Plasmopara*, *Peronospora* (Cohen, 2015; Ji, Csinos, 2015; Qu et al., 2016; Cohen et al., 2017; Belisle et al., 2019), но не действует на *Pythium* spp. (Pasteris et al., 2016). Фунгицид ингибирует выход зооспор из спорангия, развитие спорангиофор и образование спорангиев, но слабо влияет на подвижность зооспор. При постинфекционном применении ингибирует рост мицелия и проявляет хорошие антиспорулянтные свойства (искореняющая активность) (Cohen, 2015; Pasteris et al., 2016; Cohen et al., 2018; Miao et al., 2018).

Флуоксапипролин имеет молекулярную структуру, близкую к таковой у оксатиапипролина, а также аналогичный механизм действия (Miao et al., 2021).

Ингибиторы биосинтеза клеточной стенки

Основной компонент клеточной стенки оомицетов – целлюлоза (Bartnicki-Garsia, 1968; Helbert et al., 1997), тогда как у настоящих грибов – хитин (Bartnicki-Garcia, 1968; Hardham, 2007). У *Phytophthora* spp. она составляет 32–35% от содержимого клеточной стенки (Mélida et al., 2013).

Ингибиторы биосинтеза клеточной стенки нарушают работу фермента целлюлозо-синтазы (Blum et al., 2012). Поскольку настоящие грибы не синтезируют целлюлозу, по отношению к ним данные фунгициды неактивны.

Амиды карбоновых кислот. В состав класса входят диметоморф, флуморф, пириморф, бентиаваликарб, ипроваликарб, валифеналат, мандипропамид.

Амиды коричной кислоты и валинамид карбаматы ингибируют синтез целлюлозы за счет блокирования фермента целлюлозо-синтазы (CesA3) (Blum et al., 2012).

Мишенью действия амидов миндальной кислоты (мандипропамид) является целлюлозо-синтазоподобный фермент PiCesA3 (Blum et al., 2010). В результате нарушается синтез клеточной стенки.

Амиды карбоновых кислот эффективны в отношении видов *Plasmopara*, *Phytophthora*, *Bremia*, *Pseudoperonospora*, но неэффективны к *Pythium* (Wang et al., 2009; Gisi, Sierotzki, 2015). Данные фунгициды не влияют на высвобождение зооспор из спорангия, подвижность и жизнеспособность зооспор, а также формирование цист, но подавляют прорастание вторичных зооспор, рост мицелия (Cohen et al., 1995; Huggenberger et al., 2005; Knauf-Beiter, Hermann, 2005; Wang et al., 2009; Blum et al., 2010). Высокая эффективность наблюдается при профилактическом применении, но некоторые соединения обладают лечебным действием (Cohen, Gisi, 2007; Wang et al., 2009).

Индукторы защитных реакций растения

Клетки растений обладают иммунитетом, который обеспечивает защиту от патогенов. Сначала происходит распознавание вредного организма по его отдельным метаболитам. Затем в растении запускается каскад последовательных биохимических реакций и включаются ответные реакции, составляющие неспецифическую устойчивость. Это приводит к накоплению фитогормонов, этилена, абсцизовой, жасмоновой, салициловой кислоты или других соединений (Третьякова и др., 2015). В результате растение изолирует вредный организм с помощью фитоалексинов и гидролитических ферментов (Илларионов, Деркач, 2022; Benhamou, 1996).

Фунгициды из данной группы запускают в растении защитные реакции, как правило, системную приобретенную устойчивость (*systemic acquired resistance – SAR*), в основном проявляющуюся в виде локального некроза в ответ на заражение фитопатогеном либо реакции гиперчувствительности (Третьякова и др., 2015). SAR защищает растения не только от оомицетов и грибов, но также от бактериальных, вирусных болезней и нематод (Третьякова и др., 2015; Захарычев, 2022). Помимо этого, соединения из данного класса могут обладать также прямым фунгицидным действием, которое проявляется в подавлении роста фитопатогенов.

Фосфонаты. В состав класса входит фосэтил алюминия. Фосфонаты встраиваются в растения в виде фосфитных ионов (HPO_3^{2-}), которые по химической структуре отличаются от фосфатов (PO_4^{3-}), и поэтому не оказывают действия на растения как удобрения (Oumette, Coffey, 1989; Thao, Yamakawa, 2009).

Фунгициды с неизвестным механизмом действия

Несмотря на интерес к изучению механизмов действия фунгицидов, не для всех соединений они известны в настоящее время. Согласно классификации FRAC, такие фунгициды выделены в отдельную группу.

Цианоацетамид-оксимины. В состав класса входит цимоксанил. Он активен в отношении видов *Phytophthora*, *Peronospora*, *Plasmopara* и др. (Klöppling, Delp, 1980; Захарычев, 2022). В лабораторных условиях фунгицид также подавляет рост гриба *B. cinerea* (Schwinn, Staub, 1995). Цимоксанил более эффективен в отношении роста гиф, чем высвобождения зооспор из спорангия и их прорастания (Ziogas, Davidse, 1987). Фунгицид ингибирует синтез РНК, ДНК и белков у *Phytophthora cinnamomi* Rands и *B. cinerea* (Ziogas, Davidse, 1987; Oliver, Beckerman, 2022). Не обнаружено влияния цимоксанила на синтез нуклеиновых

Фунгициды с мультисайтовой активностью

Белковые цепи ферментов часто содержат сульфгидрильные (SH), тиольные (R–SH) или аминогруппы (NH_2), которые жизненно необходимы для их каталитической активности.

Фунгициды с мультисайтовой активностью связываются с такими группами ферментов и препятствуют их нормальному функционированию, нарушая сразу несколько биохимических процессов у фитопатогенов. К мультисайтовым относятся неорганические и органические соединения. Они практически не проникают внутрь растения и

Фосэтил алюминия активен в отношении оомицетов (виды *Phytophthora*, *Pythium*, *Plasmopara*, *Bremia*), грибов и бактерий (Coffey, Joseph, 1985; Cohen et al., 1987; Afek, Sztejnberg, 1989; Chase, 1993; Lobato et al., 2010; Singh et al., 2021). Он передвигается в растении акропетально и базипетально (Cohen, Coffey, 1986; Coffey, 1987; Oumette, Coffey, 1990; Johnson et al., 2004;).

Действие фосфонатов может быть прямым и непрямым. В первом случае высокие концентрации фосфитов способствуют снижению роста и спороношения оомицетов *in vitro* (Garbelotto et al., 2009). Это связано с нарушением многих биохимических процессов (Martin et al., 1998; Stehmann, Grant, 2000; Garbelotto et al., 2007; Dann, McLeod, 2021). При этом установлено, что эффективность фосфонатов прямо пропорциональна их концентрации в тканях (Cohen, Coffey, 1986; Dolan, Coffey, 1988; Fenn, Coffey, 1989; Stehmann, Grant, 2000). Механизм прямого действия данных фунгицидов связан с нарушением фосфатного метаболизма в клетках патогенов, что препятствует синтезу АТФ. В результате не происходит прорастания спор и проникновения патогена в растение (Fenn, Coffey, 1984; Amiri, Bompeix, 2011).

Непрямое действие фосфонатов заключается в стимулировании защитного ответа растения – реакции гиперчувствительности (Smilie et al., 1989; Dunstan et al., 1990; Guest, Bompeix, 1990; Guest, Grant, 1991). Фосфонаты способствуют накоплению фитоалексинов и фенольных соединений, способствуют лигнификации и др. (Guest, Grant, 1991; Singh et al., 2021). Фенольные соединения токсичны для фитопатогена и препятствуют проникновению фитопатогенов в ткани.

кислот, белка, процесс дыхания. Механизм его действия остается неизвестным (Захарычев, 2022; Schwinn, Staub, 1995; Hillebrand, Zundel, 2007; Gisi, Sierotzki, 2008).

Тетразолилоксимы. В состав класса входит пикарбутразокс – новое действующее вещество. Это системный фунгицид, активный в отношении *Pythium*, *Globisporangium*, *Phytophthora*, *Peronospora* и др. (Ireland, 2019; Olaya et al., 2024).

Пикарбутразокс неэффективен в отношении подвижности зооспор (Olaya et al., 2024). Обработка фунгицидом приводит к набуханию и усиленному ветвлению мицелия, ингибирует образование зооспор, формирование цист и их прорастание (Watanabe et al., 2019). Механизм действия фунгицида в настоящее время неизвестен.

не накапливаются в его клетках, обладают широким спектром действия в отношении представителей различных систематических групп – грибов, оомицетов (La Torre et al., 2018), а некоторые соединения – также бактерий (La Torre et al., 2018; Scariot et al., 2018; Oliver, Beckerman, 2022). Для обеспечения высокой эффективности контактных фунгицидов требуется их наличие на поверхности защищаемых органов.

Неорганические соединения меди. Все препараты на основе солей меди являются контактными фунгицидами с

защитным действием. Они подавляют прорастание спор и конидий фитопатогенов, поэтому для обеспечения высокой эффективности должны быть нанесены на растения до заражения. Продолжительность защитного действия зависит от качества препаративной формы (прилипаемость, размер частиц), метеорологических условий и скорости роста растения и обычно не превышает 10 дней (Попов и др., 2003).

После обработки ионы меди (Cu^{++}) растворяются в воде, содержащейся на поверхности растений, проникают внутрь клеток и нарушают ряд ферментативных реакций за счет взаимодействия с ферментами, содержащими карбоксильные, имидазольные и тиольные группы. В результате происходит денатурация белков, изменяется проницаемость мембран, блокируется дыхательная активность и др. (Попов и др., 2003; La Torre et al., 2018).

Ионы меди действуют на оомицеты, грибы и бактерии (La Torre et al., 2018; Singh et al., 2021).

Один из недостатков препаратов меди – их фитотоксичность, которая особенно проявляется в годы с повышенной влажностью воздуха и продолжительным периодом выпадения осадков (Singh et al., 2021).

Дитиокарбаматы. Это контактные фунгициды, в состав которых входят атомы металлов. Например, манеб содержит марганец, цирам и цинеб – цинк, а манкоцеб – марганец и цинк. Тирам представляет собой фунгицид без металла в составе (Campanale et al., 2023). Дитиокарбаматы неспецифично действуют на клетки фитопатогена и ингибируют различные биохимические процессы, в которых участвуют сульфгидрильные группы ферментов. В результате нарушается биосинтез веществ, транспорт энергии и другие биохимические процессы в клетках, что приводит к гибели фитопатогенов (Campanale et al., 2023).

Дитиокарбаматы характеризуются защитным действием, они наиболее эффективны при использовании непосредственно перед заражением или сразу после него. Данные фунгициды обладают широким спектром действия в

отношении грибов, оомицетов и бактерий (Gullino et al., 2010).

Фталимиды. В состав класса входят каптан, каптафол, фолпет. Данные фунгициды взаимодействуют с тиольными и аминокислотными группами ферментов (Захарычев, 2022).

Они характеризуются защитными свойствами в отношении оомицетов (*P. viticola*, *Ph. infestans*), а также аскомицетов (*Venturia*, *Botrytis* и др.) (Oliver, Beckerman, 2022).

Каптан, каптафол и фолпет обладают тератогенной активностью и вызывают образование злокачественных новообразований почек при попадании на кожу, а также при употреблении обработанных ими овощей и фруктов. В связи с этим их применение строго регламентировано, а в ряде стран запрещено (Захарычев, 2022).

Хлоронитрилы. В состав класса входит хлороталонил. Это контактный фунгицид неспецифического (широкого) спектра действия. Он взаимодействует с сульфгидрильными группами ферментов, блокируя окисление глюкозы (Gallagher et al., 1992; Sherrard et al., 2003; Jintao et al., 2020). В результате нарушаются процессы гликолиза и выработки энергии, а также ингибируется полимеризация микротрубочек (Захарычев, 2022).

Хлороталонил эффективен в отношении грибов (*Rhizoctonia*, *Sclerotinia*) и оомицетов (*Pythium*) (Sherrard et al., 2003).

Хиноны. В состав класса входит дитианон. Это контактный фунгицид защитного действия, подавляющий прорастание спор патогенов на поверхности листьев. Дитианон взаимодействует с тиольными группами ферментов, участвующих в клеточном дыхании (Stammli et al., 2014). Фунгицид эффективен в отношении ложно-мучнисторосяных патогенов, а также аскомицетов (*Colletotrichum*, *Elsinoe*, *Venturia*, *Exobasidium* и др.) (Mustafee et al., 2007; Scariot et al., 2018). Он нарушает рост мицелия и прорастание конидий (Amponsah et al., 2012; Mirković et al., 2015).

Заключение

Оомицеты представляют собой таксономическую группу гетеротрофных организмов, которые, несмотря на наличие некоторых схожих с грибами признаков, существенно от них отличаются. Многие оомицеты являются возбудителями болезней сельскохозяйственных растений, вызывая фитофтороз, пероноспороз (ложную мучнистую росу), корневую гниль, белую ржавчину и др. Основным методом защиты посевов остается применение фунгицидов. Учитывая различия между грибами и оомицетами,

не все из известных действующих веществ эффективны в отношении последних. В настоящее время перечень фунгицидов для защиты от оомицетов достаточно обширен и насчитывает 21 химический класс. Они ингибируют метаболизм нуклеиновых кислот, цитоскелет и моторные белки, дыхание, синтез или транспорт липидов, биосинтез клеточной стенки и др., а также запускают защитные реакции в растении-хозяине.

Библиографический список (References)

- Буга СФ, Крупенько НА (2022) Сельскохозяйственная фитопатология с основами микологии. Минск: Коллоград. 284 с.
- Захарычев ВВ (2022) Грибы и фунгициды. СПб.: Лань. 272 с.
- Илларионов АИ, Деркач АА (2022) Иммунологический метод защиты растений: современное состояние и перспективы его практического использования. *Вестник Воронежского государственного аграрного университета* 15(3):65–78
- Попов СЯ, Дорожкина ЛА, Калинин ВА (2003) Основы химической защиты растений. М.: Арт-Лион. 208 с.
- Сингер М., Берг П. (1998) Гены и геномы: в 2-х т. Т. 1. Пер. с англ. – М.: Мир. 373 с.
- Третьякова ОМ, Третьякова ЕМ, Евтушенков АН (2015) Природа устойчивости растений к фитопатогенам. *Земледелие и защита растений* 4:61–64
- Тютюрев СЛ (2010) Механизмы действия фунгицидов на фитопатогенные грибы. СПб.: ИПК «Нива». 172 с.
- Afek U, Sztejnberg A (1989) Effects of fosetyl-Al and phosphorous acid on scoparone, a phytoalexin associated with

- resistance of citrus to *Phytophthora citrophthora*. *Phytopathol* 79(7):736–739
- Amiri A, Bompeix G (2011) Control of *Penicillium expansum* with potassium phosphite and heat treatment. *Crop Protect* 30(2): 222–227. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2010.10.010>
- Amponsah NT, Jones E, Ridgway HJ, Jaspers MV (2012) Evaluation of fungicides for the management of *Botryosphaeria* dieback diseases of grapevines. *Pest Manag Sci* 68:676–683. <https://doi.org/10.1002/ps.2309>
- An X, Guo X, Sum H, Morrow J et al (2004) Phosphatidylserine binding sites in erythroid spectrin: location and implication for membrane stability. *Biochem* 43:310–315. <https://doi.org/10.1021/bi035653h>
- Balba H (2007) Review of strobilurin fungicide chemicals. *J Environ Sci Health, Part B*. 42(4):441–451. <https://doi.org/10.1080/0360123070131646>
- Baldauf SL, Roger AJ, Wenk-Siefert I, Doolittle WF (2000) A kingdom-level phylogeny of eukaryotes based on combined protein data. *Science* 290:972–977. <https://doi.org/10.1126/science.290.5493.972>
- Bartlett DW, Clough JM, Godwin JR, Hall AA et al (2002) Review the strobilurin fungicides *Pest Manag Sci* 58:649–662. <https://doi.org/10.1080/03601230701316465>
- Bartnicki-Garsia S (1968) Cell wall chemistry morphogenesis and taxonomy of fungi. *Annu Rev Microbiol* 22:87–108. <https://doi.org/10.1146/annurev.mi.22.100168.00511>
- Bartnicki-Garsia S, Wang MC (1983) Biochemical aspects of morphogenesis in *Phytophthora*. In: Erwin DC, Bartnicki-Garsia S, Tsao PH (eds) *Phytophthora: its biology, taxonomy, ecology, and pathology*. Amer Phytopathol Soc. St Paul, MN. 121–137
- Beakes D, Honda D, Thines M (2014) Systematics of the Straminipila: Labyrinthulomycota, Hyphochytriomycota, and Oomycota. In: McLaughlin DJ, Spatafora JW (eds) *The Mycota*. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg. 39–97. https://doi.org/10.1007/978-3-642-55318-9_3
- Beakes GW, Glockling SL, Sekimoto S (2012) The evolutionary phylogeny of the oomycete ‘fungi’. *Protoplasma* 249:3–19. <https://doi.org/10.1007/s00709-011-0269-2>
- Beakes GW, Thines M (2017). Hyphochytriomycota and Oomycota. In: Archibald JM, Simpson AGB, Slamovits C (eds) *Handbook of the Protists*. Springer, Germany. 435–505. https://doi.org/10.1007/978-3-319-28149-0_26
- Belisle RJ, Hao W, Mckee B, Arpaia ML et al (2019) Baseline sensitivities of new fungicides for *Phytophthora cinnamomi* causing avocado root rot in California. *Plant Dis* 103(8):2024–2032. <https://doi.org/10.1094/PDIS-09-18-1698-RE>
- Benhamou N (1996) Elicitor-induced plant defence pathways. *Trends Plant Sci* 1(7):233–240. [https://doi.org/10.1016/1360-1385\(96\)86901-9](https://doi.org/10.1016/1360-1385(96)86901-9)
- Bennett V (1990) Spectrin-based membrane skeleton: a multipotential adaptor between plasma membrane and cytoplasm. *Physiol Rev* 70:1029–1065. <https://doi.org/10.1152/physrev.1990.70.4.1029>
- Björkhem I, Diczfalussy U (2002) Oxysterols: friends, foes, or just fellow passengers? *Arterioscler Thromb Vasc Biol* 22(5):734–742. <https://doi.org/10.1161/01.atv.0000013312.32196.49>
- Blum M, Boehler M, Randall E, Young V et al (2010) Man-dipropamid targets the cellulose synthase-like PiCeA3 to inhibit cell wall biosynthesis in the oomycete plant pathogen *Phytophthora infestans*. *Mol Plant Pathol* 11:227–243. <https://doi.org/10.1111/j.1364-3703.2009.00604.x>
- Blum M, Gamper HA, Waldner M, Sierotzki H et al (2012) The cellulose synthase 3 (*CesA3*) gene of oomycetes: structure, phylogeny and influence on sensitivity to carboxylic acid amide (CAA) fungicides. *Fungal Biol* 116:529–542. <https://doi.org/10.1016/j.funbio.2012.02.003>. Epub 2012 Feb 13
- Braun M (2001) Association of spectrin-like proteins with the actin-organized aggregate of endoplasmic reticulum in the Spitzenkörper of gravitropically tip-growing plant cells. *Plant Physiol*. 125: 1611–1619. <https://doi.org/10.1104/pp.125.4.1611>
- Campanale C, Triozzi M, Ragonese A, Losacco D (2023) Dithiocarbamates: properties, methodological approaches and challenges to their control. *Toxics* 11:851. <https://doi.org/10.3390/toxics1100851>
- Cavalier-Smith T (2018) Kingdom Chromista and its eight phyla: a new synthesis emphasising periplastid protein targeting, cytoskeletal and periplastid evolution, and ancient divergence. *Protoplasma* 255:297–357. <https://doi.org/10.1007/s00709-017-1147-3>
- Cavalier-Smith T, Chao EE-Y (2006) Phylogeny and megasystematics of phagotrophic heterokonts (kingdom Chromista). *J Mol Evol* 62:388–420. <https://doi.org/10.1007/s00239-004-0353-8>
- Chase AR (1993) Efficacy of fosetyl-Al for control of some bacterial diseases on ornamentals. *Plant Dis* 77:771–776
- Chen Y-L, Mao X-W, Wang J-X, Wu L-Y et al (2018) Activity of the dinitroaniline fungicide fluazinam against *Bipolaris maydis*. *Pestic Biochem Physiol* 148:8–15. <https://doi.org/10.1016/j.pestbp.2018.03.005>
- Coffey M, Joseph M (1985) Effects of phosphorous acid and fosetyl-Al on the life cycle of *Phytophthora cinnamomi* and *P. citricola*. *Phytopathol* 75(9):1042–1046. <https://doi.org/10.1094/Phyto-75-1042>
- Coffey MD (1987) *Phytophthora* root rot of avocado – an integrated approach to control in California. *Plant Dis* 71:1046–1052
- Cohen E, Shalom Y, Axelrod Y, Adato I et al (1987) Control and prevention of contact infection of brown rot disease with fosetyl-aluminium, and residue levels in post-harvest-treated citrus fruits. *Pestic Sci* 20(2):83–91. <https://doi.org/10.1002/ps.2780200202>
- Cohen Y (2015) The novel oomicide oxathiapiprolin inhibits all stages in the asexual life cycle of *Pseudoperonospora cubensis* – causal agent of cucurbit downy mildew. *PLoS ONE* 10(10):e0140015. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0140015>
- Cohen Y, Baider A, Cohen B-H (1995) Dimethomorph activity against oomycete fungal plant pathogens. *Phytopathol* 85:1500–1506. <https://doi.org/10.1094/Phyto-85-1500>
- Cohen Y, Ben Naim Y, Falach L, Rubin AE (2017) Epidemiology of basil downy mildew. *Phytopathol* 107(10):1149–1160. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-01-17-0017-FI>
- Cohen Y, Coffey MD (1986) Systemic fungicides and the control of Oomycetes. *Annu Rev Phytopathol* 24:311–338. <https://doi.org/10.1146/annurev.py.24.090186.001523>

- Cohen Y, Gisi U (2007) Differential activity of carboxylic acid amide fungicides against various developmental stages of *Phytophthora infestans*. *Phytopathol* 97:1274–1283. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-97-10-1274>
- Cohen Y, Rubin AE, Galperin M (2018) Oxathiapiprolin-based fungicides provide enhanced control of tomato late blight induced by mefenoxam-insensitive *Phytophthora infestans*. *PLoS ONE* 13(9): e0204523. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0204523>
- Dann E, McLeod A (2021) Phosphonic acid: a long standing and versatile crop protectant. *Pest Management Sci* 77:2197–2208. <https://doi.org/10.1002/ps.6156>
- De Matteis MA, Morrow J (2000) Spectrin tethers and mesh in the biosynthetic pathway. *J Cell Sci* 113:2331–2343. <https://doi.org/10.1242/jcs.113.13.2331>
- Deacon JW (2006) Fungal Biology. Fourth edition. Edinburgh, UK: Blackwell Publishing. 371 p.
- Degoussée N, Gupta GD, Lew BR, Heath IB (2000) A putative spectrin-containing membrane skeleton in hyphal tips of *Neurospora crassa*. *Fung Genet Biol* 30:33–44. <https://doi.org/10.1006/fgbi.2000.1201>
- Dolan TE, Coffey MD (1988) Correlative *in vitro* and *in vivo* behavior of mutant strains of *Phytophthora palmivora* expressing different resistances to phosphorous acid and fosetyl-Na. *Phytopathol* 78:974–978
- Dunstan RH, Smilie RH, Grant BR (1990) The effects of sub-toxic levels of phosphonate on the metabolism and potential virulence factors of *Phytophthora palmivora*. *Physiol Mol Plant Pathol* 36:205–220. [https://doi.org/10.1016/0885-5765\(90\)90026-t](https://doi.org/10.1016/0885-5765(90)90026-t)
- Englander L, Merlino JA, McGuire JJ (1980) Efficacy of two new systemic fungicides and ethazole for control of *Phytophthora* root rot of rhododendron, and spread of *Phytophthora cinnamomi* in propagation benches. *Phytopathol* 70:1175–1179. <https://doi.org/10.1094/Phyto-70-1175>
- Fagone P, Jackowski S (2009) Membrane phospholipid synthesis and endoplasmic reticulum function. *J Lipid Res* 50 Suppl: 5311–5316. <https://doi.org/10.1194/jlr.R800049-JLR200>
- Farih A, Tsao PH, Menge JA (1981) *In vitro* effects of metalaxyl on growth, sporulation, and germination of *Phytophthora parasitica* and *P. citrophthora*. *Plant Dis* 65:651–654. <https://doi.org/10.1094/PD-65-651>
- Fenn ME, Coffey MD (1984) Studies on the *in vitro* and *in vivo* antifungal activity of fosetyl-Al and phosphorous acid. *Phytopathol* 74:606–611.
- Fenn ME, Coffey MD (1989) Quantification of phosphonate and ethyl phosphonate in tobacco and tomato tissues and significance for the mode of action of two phosphonate fungicides. *Phytopathol* 79:76–82. <https://doi.org/10.1094/Phyto-79-76>
- Fisher DJ, Hayes AL (1982) Mode of action of the systemic fungicides furalaxyl, metalaxyl and ofurace. *Pestic Sci* 13:330–339. <https://doi.org/10.1002/ps.2780130316>
- Fontaine S, Remuson F, Caddoux L, Barrès B (2019) Investigation of the sensitivity of *Plasmopara viticola* to amisulbrom and ametoctradin in French vineyards using bioassays and molecular tools. *Pest Manag Sci* 75:2115–2123. <https://doi.org/10.1002/ps.5461>
- FRAC Code List 2024: Fungal control agents sorted by cross-resistance pattern and mode of action (including coding for FRAC Groups on product labels. <https://www.frac.info/media/s1zfrjqa/frac-code-list-2026.pdf> (03.09.2026)
- Gallagher EP, Canada AT, Di Giulio RT (1992) The protective role of glutathione in chlorothalonil-induced toxicity to channel catfish. *Aquat Toxicol* 23:155–168. [https://doi.org/10.1016/0166-445X\(92\)90049-S](https://doi.org/10.1016/0166-445X(92)90049-S)
- Garbelotto M, Harnik TY, Schmidt DJ (2009) Efficacy of phosphonic acid, metalaxyl M and copper hydroxide against *Phytophthora ramorum* *in vitro* and *in planta*. *Plant Pathol* 58: 111–119. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2008.01894.x>
- Garbelotto M, Schmidt DJ, Harnik TY (2007) Phosphite injections and bark application of phosphite + Pentrabark™ control sudden oak death in coast live oak. *Arboricult Urb Forest* 33:309. <https://doi.org/10.48044/jauf.2007.035>
- Gisi U (2002) Chemical control of downy mildews. In: Spencer-Phillips PTN et al (eds) *Advances in Downy Mildew Research*. https://doi.org/10.1007/0-306-47914-1_4
- Gisi U, Sierotzki H (2008) Fungicide modes of action and resistance in downy mildews. *Eur J Plant Pathol* 122:157–167. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8973-2_12
- Gisi U, Sierotzki H (2015) Oomycete fungicides: phenylamides, quinone outside inhibitors, and carboxylic acid amides. In: Ishii H, Hollomon DW (eds) *Fungicide resistance in plant pathogens*. 145–174. https://doi.org/10.1007/978-4-431-55642-8_10
- Glaab J, Kaiser WM (1999) Increased nitrate reductase activity in leaf tissue after application of the fungicide kresoxim-methyl. *Planta* 207:442–448. <https://doi.org/10.1007/s004250050503>
- Granke LL, Quesada-Ocampo L, Lamour K, Hausbeck MK (2012) Advances in research on *Phytophthora capsici* on vegetable crops in the United States. *Plant Dis* 96:1588–1600. <https://doi.org/10.1094/PDIS-02-12-0211-FE>
- Guest D, Bompeix G (1990) The complex mode of action of phosphonates. *Australas Plant Pathol* 19:113–114. <https://doi.org/10.1071/APP9900113>
- Guest D, Grant B (1991) The complex mode of action of phosphonates as antifungal agents. *Biol Rev* 66:159–187. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1991.tb01139.x>
- Gullino ML, Tinivella F, Garibaldi A, Kemmitt GM et al (2010) Mancozeb. Past, present, and future. *Plant Dis* 94(9):1076–1086. <https://doi.org/10.1094/PDIS-94-9-1076>
- Guo Z-J, Miyoshi H, Komyoji T, Haga T et al (1991) Uncoupling activity of a newly developed fungicide, fluazinam [3-chloro-N-(3-chloro-2,6-dinitro-4-trifluoromethylphenyl)-5-trifluoromethyl-2-pyridinamine]. *Biochimica Biophysica Acta* 1056: 89–92
- Gurung B, Yu L, Yu C-A (2008) Stigmatellin induces reduction of iron-sulfur protein in the oxidized cytochrome *bcl* complex. *J Biol Chem* 283(42):28087–28094. <https://doi.org/10.1074/jbc.M804229200>
- Hardham AR (2007) Cell biology of plant-oomycete interactions. *Cell Microbiol* 9:31–39. <https://doi.org/10.1111/j.1462-5822.2006.00833.x>
- Harveson RM, Windels CE, Smith JA, Brantner JR et al (2007) Fungicide registration and a small niche market: a case history of hymexazol seed treatment and the U.S. sugar beet industry. *Plant Dis* 91(7): 780–790. <https://doi.org/10.1094/PDIS-91-7-0780>

- Heath IB (1994) The cytoskeleton in hyphal growth, organelle movements, and mitosis. In: Wessels JGH, Meinhardt F (eds) *The Mycota I: Growth, Differentiation and Sexuality*. Berlin: Springer-Verlag. 43–65. https://doi.org/10.1007/978-3-662-11908-2_3
- Helbert W, Sugiyama J, Ishihara M, Yamanaka S (1997) Characterization of native crystalline cellulose in the cell walls of Oomycota. *J Biotech* 57:29–37. [https://doi.org/10.1016/S0168-1656\(97\)00084-9](https://doi.org/10.1016/S0168-1656(97)00084-9)
- Hillebrand S, Zundel J-L (2007) Newer fungicides with unknown mode of action. In: Krämer W, Schirmer U (eds) *Modern Crop Protection Compounds*. Verlag GmbH & Co. KGaA, Weinheim. 709–726. <https://doi.org/10.1002/9783527619580.ch21>
- Honda T, Hasunuma N, Tanaka A, Sasaki K et al (2008) Characteristics of amisulbrom as a foliar use fungicide on Oomycetes disease. *PPO-Spec Rep* 2009(13):269–274
- Hu JH, Hong C, Stromberg EL, Moorman GW (2007) Effects of propamocarb hydrochloride on mycelial growth, sporulation, and infection by *Phytophthora nicotinae* isolates from Virginia nurseries. *Plant Dis* 91(4): 414–420. <https://doi.org/10.1094/PDIS-91-4-0414>
- Huggenberger F, Lamberth C, Iwanzik W (2005) Mandipropamid, a new fungicide against oomycete pathogens. Proceeding of the BCPC, Glasgow, Alton, UK. 87–92.
- Hunte C, Palsdottir H, Trumpower BL (2003) Protonmotive pathways and mechanisms in the cytochrome bc1 complex. *FEBS Lett* 545:39–46. [https://doi.org/10.1016/s0015-5793\(03\)00391-0](https://doi.org/10.1016/s0015-5793(03)00391-0)
- Ireland D (2019) Picarbutrazox fungicide (Vayantis): A novel molecule for oomycete protection in corn and soybeans. <https://mssoy.org/sites/default/files/documents/vayantis-seed-tr>.
- Islam S, Middya R, Mondal B, Khatua DC (2018) Effect of fungicides on lesion expansion of late blight of potato. *Int J Cur Microbiol Appl Sci* 7: 20–25. <https://doi.org/10.20546/ijemas.2018.701.003>
- Jackson KL, Yin J, Csinos AS, Ji P (2010) Fungicidal activity of fluopicolide for suppression of *Phytophthora capsici* on squash. *Crop Prot* 29:1421–1427. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2010.08.001>
- Ji P, Csinos AS (2015) Effect of oxathiapiprolin on asexual life stages of *Phytophthora capsici* and disease development on vegetables. *Ann App Biol* 166(2):229–235. <https://doi.org/10.1111/aab.12176>
- Jiang L, Wang H, Zong X, Wang X, Wu C (2022) Effects of soil treated fungicide fluopimomide on tomato (*Solanum lycopersicum* L.) disease control and plant growth. *Open Live Sci* 17:800–810. <https://doi.org/10.1515/biol-2022-0069>
- Jingjing L, Zhen M, Li N, Dong B et al (2020) Evaluating a new non-fumigant nematicide fluopimomide for management of southern root-knot nematodes in tomato. *Crop Prot* 129:105040 <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2019.105040>
- Jintao H, Jintao I, Yingxiu W, Aizhong J (2020) Synthesis and fungicidal activity of chlorothalonil derivatives. *Plant Dis Pests* 11:15–17, 27. <https://doi.org/10.19579/j.cnki.plant-d.p.2020.03.006>
- Johnson DA, Inglis DA, Miller JS (2004) Control of potato tuber rots caused by oomycetes with foliar applications of phosphorous acid *Plant Dis* 88:1153–1159. <https://doi.org/10.1094/PDIS.2004.88.10.1153>
- Judelson HS (2012) Dynamics and innovations within oomycete genomes: Insights into biology, pathology, and evolution. *Eukaryot Cell* 11(11):1304–1312. <https://doi.org/10.1128/EC.00155-12>.
- Kamimura S, Nishikawa M, Takahi Y (1976) Mode of action of soil fungicide hymexazol, 3-hydroxy-5-methylisoxazole, on *Fusarium oxysporum* f. *cucumerinum*. *Ann Phytopath Soc Jap* 42:242–252. <https://doi.org/10.3186/JPHYTOPATH.42.242>
- Kamoun S, Furzer O, Jones JDG, Judelson HS et al (2015) The top 10 oomycete pathogens in molecular plant pathology. *Mol Plant Pathol* 16:413–434. <https://doi.org/10.1111/mpp.12190>
- Kato S, Coe R, New L, Dick MW (1990) Sensitivities of various Oomycetes to hymexazol and metalaxyl. *J Gen Microbiol* 136:2127–2134
- Kim D, Chun S, Jeon J, Lee S et al (2004) Synthesis and fungicidal activity of ethaboxam against Oomycetes. *Pest Manag Sci* 60:1007–1012. <https://doi.org/10.1002/ps.873>
- Kim DS, Prak HC, Chun SJ, Yu SH et al (1999) Field performance of a new fungicide ethaboxam against cucumber downy mildew, potato late blight and pepper phytophthora blight in Korea. *Plant Pathol J* 15:48–52
- Klöppling HL, Delp CJ (1980) 2-(Cyano-N-l(ethylamino) carbonyl]-2-(methoxyimino)acetamide, a new fungicide. *J Agric Food* 28:467–468. <https://doi.org/10.1021/jf60228a010>
- Knauf-Beiter G, Hermann D (2005) Site of action of mandipropamid in the infection cycle of target fungi. *Proc BCPC Congress – Crop Sci Technol*. 1:99–104.
- Knight SC, Anthony VM, Brady AM, Greenland AJ et al (1997) Rationale and perspectives on the development of fungicides. *Annu Rev Phytopathol* 35:349–372
- Kousik CS, Quesada-Ocampo LM, Keinath A, Hausbeck M et al (2021) Managing stubborn oomycete plant pathogens. *Plant Health Progr* 22:215–218. <https://doi.org/10.1094/PHP-08-21-0114-FI>
- Kühn SF, Medlin LK, Eller G (2004) Phylogenetic position of the parasitoid nanoflagellate *Pirsonia* inferred from nuclear-encoded small subunit ribosomal DNA and a description of *Pseudopirsonia* n. gen. and *Pseudopirsonia mucosa* (Drebes) comb. nov. *Protist* 155:143–156.
- La Torre A, Iovino V, Caradonia F (2018) Copper in plant protection: current situation and prospects. *Phytopathol Mediter* 57(2):201–236. https://doi.org/10.14601/Phytopathol_Mediterr-23407
- Latijnhouwers M, de Wit PJ, Govers F (2003) Oomycetes and fungi: similar weaponry to attack plants. *Trends Microbiol* 11:462–469. <https://doi.org/10.1016/j.tim.2003.08.002>
- Lazzari V, Arcangeli G, Gualco A, Lazzati S et al (2008) Fluopicolide: a new effective active ingredient against oomycetes in grapes and vegetables. *Giornate Fitopatologiche* 2:135–140. <https://doi.org/10.1002/9783527619580.ch19>
- Leroux P (1996) Recent developments in the mode of action of fungicides. *Pestic Sci* 47(2):191–197. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1096-9063\(199606\)47:2<191::AID-PS415>3.0.CO;2-I](https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-9063(199606)47:2<191::AID-PS415>3.0.CO;2-I)
- Li T, Xiu Q, Zhang J, Wang JX et al (2020) Pharmacological characteristics and efficacy of fluazinam against *Corynespora*

- cassicola*, causing cucumber target spot in greenhouse. *Plant Dis* 104:2449–2454. <https://doi.org/10.1094/PDIS-12-19-2649-RE>
- Liu A, Liu P, Xu Y, Wang B et al (2021) Encapsulation of fluazinam to extend efficacy duration in controlling *Botrytis cinerea* on cucumber. *Pest Manag Sci* <https://doi.org/10.1002/ps.6318>
- Liu B, Liu H, Zhang S, Ji X et al (2023) Evaluation of the reproductive toxicity of fluopimomide in *Meloidogyne incognita* and *Caenorhabditis elegans*. *Agronomy* 13:2471. <https://doi.org/10.3390/agronomy13102471>
- Lobato MC, Olivieri FP, Andreu AB, Daleo GR (2010) Antimicrobial activity of phosphites against different potato pathogens. *J Plant Dis Prot* 117 (3):102–109. <https://doi.org/10.1007/BF03356343>
- Martin H, Grant BR, Stehmann C (1998) Inhibition of inorganic pyrophosphatase by phosphonate – a site of action in *Phytophthora* spp? *Pestic Biochem Physiol* 61: 65–77
- Matheron ME, Porchas M (2000): Impact of azoxystrobin, dimethomorph, fluazinam, fosetyl-Al, and metalaxyl on growth, sporulation, and zoospore cyst germination of three *Phytophthora* spp. *Plant Dis* 84:454–458. <https://doi.org/10.1094/PDIS.2000.84.4.454>
- Mélida H, Sandoval-Sierra JV, Diéguez-Urbeondo J, Bulone V (2013) Analyses of extracellular carbohydrates in oomycetes unveil the existence of three different cell wall types. *Eukaryot Cell* 12:194–203. <https://doi.org/10.1128/EC.00288-12>
- Miao J, Dong X, Chi Y, Lin D et al (2018) *Pseudoperonospora cubensis* in China: its sensitivity to and control by oxathiapiprolin. *Pestic Biochem Physiol* 147:96–101. <https://doi.org/10.1016/j.pestbp.2018.03.009>
- Miao J, Li C, Liu X, Zhang X et al (2021) Acticity and resistance-related point mutations in target protein PcORP1 of fluoxapiprolin in *Phytophthora capsici*. *J Agric Food Chem* 69:3827–3835. <https://doi.org/10.1021/acs.jafc.0c05119>
- Mirković B, Tanović B, Hrustić J, Mihajlović M et al (2015) Toxicity of copper hydroxide, dithianon, fluazinam, tebuconazole and pyraclostrobin to *Didymella applanata* isolates from Serbia. *J Environ Sci Heal B* 50:175–183. <https://doi.org/10.1080/03601234.2015.982414>
- Mitani S, Araki S, Takii Y, Ohshima T et al (2001a) The biochemical mode of action of the novel selective fungicide cyazofamid: specific inhibition of mitochondrial complex III in *Pythium spinosum*. *Pest Biochem Physiol* 21:107–115. <https://doi.org/10.1006/pest.2001.2569>
- Mitani S, Araki S, Yamaguchi T, Takii Y et al (2001b) Biological properties of the novel fungicide cyazofamid against *Phytophthora infestans* on tomato and *Pseudoperonospora cubensis* on cucumber *Pest Manag Sci* 58:139–145. <https://doi.org/10.1002/ps.430>
- Mitani S, Ohhashi K, Yamaguchi T, Komyoji T (1996) Effect of fluazinam on infection process of *Alternaria alternata* Japanese pear pathotype. *J Pestic Sci* 21:61–63
- Mittlehner AW, Mertz JL, McManus JR, Putterman GJ (1998) Etridiazole – efficacy, mode of action and plant metabolism. Proceed Beltwide Cotton Conf 1:154–155
- Mustafee TP, Devnath A, Chowdhury A (2007) Efficacy of dimethomorph and dithianon against blight diseases of potato. *J Mycopathol Res* 45(1):85–89
- Mycobank Database. Fungal Databases, Nomenclature and Species Banks. 2004–2023. <https://www.mycobank.org> (03.09.2026)
- Nakanishi T, Sisler HD (1983) Mode of action of hymexazol in *Pythium aphanidermatum*. *J Pestic Sci* 8:173–181
- Olaya G, Linley R, Ireland D, Dorrance A et al (2024) Sensitivity of 40 *Pythium* species to the new fungicide Pacarbutrazox. *J Plant Dis Prot* 131:1137–1143. <https://doi.org/10.1007/s41348-024-00875-4>
- Oliver RP, Beckerman JL (2022) Fungicides in practice. Purdue University, USA. 240
- Olkkonen VM, Levine TP (2004) Oxysterol binding proteins: in more than one place at one time? *Biochem Cell Biol* 82:87–98. <https://doi.org/10.1139/O03-088>
- Ouimette DG, Coffey MD (1989) Phosphonate levels in avocado (*Persea americana*) seedlings and soil following treatment with fosetyl-Al or potassium phosphonate. *Plant Dis* 73:212–215. <https://doi.org/10.1094/PD-73-0212>
- Ouimette DG, Coffey MD (1990) Symplastic entry and phloem translocation of phosphonate *Pestic Biochem Physiol* 38:18–25. [https://doi.org/10.1016/0048-3575\(90\)90143-P](https://doi.org/10.1016/0048-3575(90)90143-P)
- Pasteris RJ, Hanagan MA, Bisaha JJ, Finkelstein BL et al (2016) Discovery of oxathiapiprolin, a new oomycete fungicide that targets an oxysterol binding protein. *Bioorg Med Chem* 24(3):354–361. <https://doi.org/10.1016/j.bmc.2015.07.064>
- PPDB: Pesticide Properties DataBase. [https:// https://sitem.herts.ac.uk/aeru/ppdb/en/atoz.htm](https://sitem.herts.ac.uk/aeru/ppdb/en/atoz.htm) (03.09.2026)
- Prinz WA, Toulmay A, Balla T (2020) The functional universe of membrane contact sites. *Nat Rev Mol Cell Biol* 21(1):7–24. <https://doi.org/10.1038/s41580-019-0180-9>
- Qu TL, Shao YY, Csinos AS, Ji PS (2016) Sensitivity of *Phytophthora nicotianae* from tobacco to fluopicolide, mandipropamid, and oxathiapiprolin. *Plant Dis* 100(10):2119–2125. <https://doi.org/10.1094/PDIS-04-16-0429-RE>
- Qu X-p, Li J-C L, Wang J-X, Wu L-Y et al (2018) Effects of the dinitroaniline fungicide fluazinam on *Fusarium fujikuroi* and rice. *Pestic Biochem Physiol* 152:98–105. <https://doi.org/10.1016/j.pestbp.2018.09.010>
- Quaranta L (2016) Phenylamide fungicides In: Lamberth C, Dinges J (eds) Bioactive carboxylic compound classes: pharmaceuticals and agrochemicals. First Edition. Wiley-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA. 357–369. <https://doi.org/10.1002/9783527693931.ch27>
- Rapp L, Richter J (1982) Effect of propamocarb-hydrochloride (Previcur N) on several isolates of some *Pythium* and *Phytophthora* species *in vitro* and *in vivo*. *J Plant Dis Prot* 89:487–497
- Raudaskoski M, Salo V, Niini SS (1988) Structure and function of the cytoskeleton in filamentous fungi. *Karstenia* 28:49–60
- Reilly JJ (1980) Chemical control of black shank of tobacco. *Plant Dis* 64:274–277.
- Russell DW (2000) Oxysterol biosynthetic enzymes. *Biochim Biophys Acta* 1529:126–135. [https://doi.org/10.1016/s1388-1981\(00\)00142-6](https://doi.org/10.1016/s1388-1981(00)00142-6)
- Saheki Y, De Camilli P (2017) Endoplasmic reticulum-plasma membrane contact sites. *Annu Rev Biochem* 86:659–684. <https://doi.org/10.1146/annurev-biochem-061516-044932>
- Sauter H, Steglich W, Anke T (1999) Strobilurins: evolution of a new class of active substances. *Angew Chem Int*

- Ed 38:1328–1349. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1521-3773\(19990517\)38:10<1328::AID-ANIE1328>3.0.CO;2-1](https://doi.org/10.1002/(SICI)1521-3773(19990517)38:10<1328::AID-ANIE1328>3.0.CO;2-1)
- Scariot FJ, Jahn L, Delamare APL, Echeverrigaray S (2018) Necrotic cell death induced by dithianon on *Saccharomyces cerevisiae*. *Pestic Biochem Physiol* 149:137–142. <https://doi.org/10.1016/j.pestbp.2018.06.006>
- Schepers THAM, Kessel GJT, Lucca F, Förch et al (2018) Reduced efficacy of fluazinam against *Phytophthora infestans* in the Netherlands. *Eur J Plant Pathol* 151(4):947–960. <https://doi.org/10.1007/s10658-018-1430-y>
- Schwinn F, Staub T (1995) In: Lyr H (ed) Modern Selective Fungicides 2. 326 Gustav Fischer Verlag. 339
- Sherrard RM, Murray-Gulde CL, Rodgers JH, Shah YT (2003) Comparative toxicity of chlorothalonil: *Ceriodaphnia dubia* and *Pimephales promelas*. *Ecotoxicol Environ Saf* 56:327–333. [https://doi.org/10.1016/s0147-6513\(02\)00073-8](https://doi.org/10.1016/s0147-6513(02)00073-8)
- Singh A, Thosar RU, Chavan V, Bhosale S et al (2021) Copper and phosphonate fungicides in disease management: an insight. *J Mycopathol Res* 59(4):337–348
- Smilie R, Grant BR, Guest D (1989) The mode of action of phosphite: evidence for both direct and indirect modes of action on three *Phytophthora* spp. in plants. *Phytopathol* 79:921–926. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-79-921>
- Smith DL, Garrison MC, Hollowell JE, Isleib TG et al (2008) Evaluation of application timing and efficacy of the fungicides fluazinam and boscalid for control of sclerotinia blight of peanut. *Crop Prot* 27:823–833. <https://doi.org/10.1016/j.cropro.2007.11.010>
- Stammler G, Teichmann M, Gold R (2014) Sensitivity of *Venturia inaequalis* to dithianon. In: Dehne HW, Deising HB Fraaije B, Gisi U et al (eds) Modern Fungicides and Antifungal Compounds VII. Deutsche Phytomedizinische Gesellschaft, Braunschweig. 271–272
- Stehmann C, Grant BR (2000) Inhibition of enzymes of the glycolytic pathway and hexose monophosphate bypass by phosphonate. *Pestic Biochem Physiol* 67:13–24. <https://doi.org/10.1006/pest.1999.2465>
- Thao HTB, Yamakawa T (2009) Phosphite (phosphorous acid): fungicide, fertilizer or bio-stimulator? *Soil Sci Plant Nutr* 55:228–234. <https://doi.org/10.1111/j.1747-0765/2009.00365.x>
- Thines M (2014). Phylogeny and evolution of plant pathogenic oomycetes—a global overview. *Eur J Plant Pathol* 138:431–447. <https://doi.org/10.1007/s10658-013-0366-5>
- Thines M (2018) Oomycetes. *Curr Biol* 28:R812–R813. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2018.05.062>
- Thines M, Nam B, Nigrelli L, Beakes GW et al (2015) The diatom parasite *Lagenisma coscinodisci* (Lagenismatales, Oomycota) is an early diverging lineage of the Saprolegniomycetes. *Mycological Progress*, 14:75. <https://doi.org/10.1007/s11557-015-1099-y>
- Thines M, Spring O (2005). A revision of Albugo (Chromista, Peronosporomycetes). *Mycotaxon*. 92:443–458.
- Töfoli JG, Dominiques RJ, Jacobelis Jr. W, Tortolo MPL (2016) Ametocetradin: a new fungicide for potato late blight control. *Arg Inst Biol* 83:1–6. <https://doi.org/10.1590/1808-1657000352014>
- Tong SM (1995) *Developayella elegans* nov. gen., nov. spec., a new type of heterotrophic flagellate from marine plankton *Eur J Protistol* 31(1):24–31.
- Toquin V, Barja F, Sirven C, Gamet S et al (2007) A new mode of action for fluopicolide: modofocation of the cellular localization of a spectrin-like protein. In: Denhe HW, Deising HB, Gisi U, Kuck KH et al (eds) Modern fungicides and antifungal compounds V. Friedrichroda, Germany. 27–38
- Toquin V, Latorse M-P, Beffa R (2019) Fluopicolide: a new anti-oomycete fungicide. In: Jeschke P, Witschel M, Krämer W, Schirmer U (eds) Modern Crop Protection Compounds, Third Edition. Wiley-VCH Verlag GmbH & Co. KGaA. 871–878
- Trigiano RN, Windham MT, Windham AS (2004) Plant pathology: concepts and laboratory exercises. CRC Press LLC. 702 p.
- Uchida M, Roberson RW, Chun S-J, Kim D-S (2005) In vivo effects of the fungicide ethaboxam on microtubule integrity in *Phytophthora infestans*. *Pest Manag Sci* 61:787–792. <https://doi.org/10.1002/ps.1045>
- Uzuhashi S, Okada G, Ohkuma M (2015) Four new Pythium species from aquatic environments in Japan. *Int J Gen Mol Microbiol* 107:375–391. <https://doi.org/10.1007/s10482-014-0336-8>
- Venancio WS, Rodrigues MAT, Begliomini E, de Souza NL (2003) Physiological effects of strobilurin fungicides on plants. *Publ UEPG Exact Soil Sci Agr Eng Ponta Grossa* 9(3):59–68
- Vincelli P (2012) QoI (Strobilurin) Fungicides: Benefits and Risks. <https://www.apsnet.org/edcenter/Pages/StrobilurinFungicides.aspx> (16.10.2025)
- Vitoratos AG (2014) Mode of action and genetic analysis of resistance to fluazinam in *Ustilago maydis*. *J Phytopathol* 162:737–746. <https://doi.org/10.1111/jph.12254>
- Wang H-C, Zhou M-G, Wang J-X, Chen C-J et al (2009) Biological mode of action of dimethomorph on *Pseudoperonospora cubensis* and its systemic activity in cucumber. *Agr Sci China* 8:172–181. [https://doi.org/10.1016/S1671-2927\(09\)60025-0](https://doi.org/10.1016/S1671-2927(09)60025-0)
- Wang M, Hua X, Zhang Q, Yang Y et al (2014) Enantioselective degradation of metalaxyl in grape, tomato, and rice plants. *Chirality* 27:109–114. <https://doi.org/10.1002/chir.22397>
- Wang Y, Buan Y-B, Zhou M-G (2016) Baseline sensitivity and efficacy of fluazinam in controlling Sclerotinia stem rot of rapeseed. *Eur J Plant Pathol* 144:337–343. <https://doi.org/10.1007/s10658-015-0771-z>
- Watanabe S, Urihara I, Fujii T, Yamanaka H et al (2019) *Abstr. IUPAC2019 Ghent Crop Prot Chem* P3.26.
- Weber-Boyyat M, Zhong WB, Yan DG, Olkkonen VM (2013) Oxysterol-binding proteins: Functions in cell regulation beyond lipid metabolism. *Biochem Pharmacol* 86(1):89–95. <https://doi.org/10.1016/j.bcp.2013.02.016>
- Wong LH, Čopič, A, Levine TP (2017) Advances on the transfer of lipids by lipid transfer proteins. *Trends Biochem Sci* 42:516–530. <https://doi.org/10.1016/j.tibs.2017.05.001>
- Young DH (2012) Zoxamide: an antitubulin fungicide for the control of Oomycete pathogens. In: Kramer W, Schirmer U, Jeschke P, Witschel M (eds) Modern crop protection compounds 2. Wiley-VCH, Weinheim. 739–748
- Young DH, Lewandowski VT (2000) Covalent binding of the benzamide RH-4032 to tubulin in suspension-cultured tobacco cells and its application in a cell-based

- competitive-binding assay. *Plant Physiol* 124:115–124. <https://doi.org/10.1104/pp.124.1.115>
- Young DH, Slawacki R (2001) Mode of action of zoxamide (RH-7281), a new Oomycete fungicide. *Pestic Biochem Physiol* 69, 100–111. <https://doi.org/10.1006/pest.2000.2529>
- Young DH, Xiaolan C, Lu X, Cai M et al (2011) Baseline sensitivity of natural population and resistance of mutants in *Phytophthora capsica* to zoxamide *Phytopathol* 101:1104–1111. <https://doi.org/10.1094/PHTO-01-11-0010>
- Yu Z, Strelkov SE, Hwang S-F (2004) Evaluation of amisulbrom products for management of clubroot of canola (*Brassica napus*). *Plants* 13:28. <https://doi.org/10.3390/plants13010028>
- Zadra C, Marucchini C, Zazzerini A (2002): Behavior of metalaxyl and its pure R-enantiomer in sunflower plants (*Helianthus annuus*). *J Agr Food Chem* 50:5373–5377. <https://doi.org/10.1021/jf020210>
- Zhang H, Zhai M, Wang K, Xu H, Tang J, Wang H (2013) Study on fungicidal activity and mode of action of a novel fungicidal agent, LH-2010A against *Rhizoctonia solani*. *Chin. J Pestic Sci* 15:43–9.
- Zhang XZ, Ryu KY, Kim JS, Cheon JU et al (2005) Changes in the sensitivity to metalaxyl, dimethomorph and ethaboxam of *Phytophthora infestans* in Korea. *Plant Pathol J* 21:33–38. <https://doi.org/10.5423/PPJ.2005.21.1.033>
- Ziogas BN, Davidse LC (1987) Studies on the mechanism of action of cymoxanil in *Phytophthora infestans*. *Pestic Biochem Physiol* 29(2):89–96. [https://doi.org/10.1016/0048-3575\(87\)90066-6](https://doi.org/10.1016/0048-3575(87)90066-6)

Translation of Russian References

- Buga SF, Krupenko NA (2022) [Agricultural phytopathology with mycology basis]. Minsk, Kolograd. 284 p. (In Russian)
- Illarionov AI, Derkach AA (2022) [Immunological method of plant protection: state and perspectives of its practical use]. *Vestnik Voronezhskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta* 15(3):65–78 (In Russian)
- Popov SYa, Dorozhkina LA, Kalinin VA (2003) [Basics of chemical plant protection]. M.: Art-Lion. 208 p. (In Russian)
- Singer M, Berg P (1998) [Genes and genomes: in 2 volumes]. Vol. 1. M.: Mir. 373 p. (In Russian)
- Tretyakova OM, Tretyakova EM, Evtushenkov AN (2015) [Nature of plant resistance to phytopathogens]. *Zemledelie i zaschita rasteniy* 4:61–64 (In Russian)
- Tyuterev SL (2010) [Modes of action of fungicides to phytopathological fungi]. SPb. 172 p. (In Russian)
- Zakharychev VV (2022) [Fungi and fungicides]. SPb: Lan. 272 p. (In Russian)

Plant Protection News, 2026, 109(2), p. 116–131

OECD+WoS: 4.01+AM (Agronomy); 1.06+QU (Microbiology)

<https://doi.org/10.31993/2308-6459-2026-109-2-17548>

Full-text review

FUNGICIDES FOR PROTECTION AGAINST OOMYCETES

N.A. Krupenko

LLC “Frandsa”, Minsk, Belarus

e-mail: krupenko_natalya@mail.ru

Oomycetes are a large group of heterotrophic organisms that evolutionarily differ from true fungi. They can be either free-living or parasitic. Among the parasites, the causal agents of agricultural plant diseases are of great economic importance. Oomycetes cause devastating diseases such as potato late blight, downy mildew of grapes, vegetables, and cruciferous crops. They also infect the roots of many agricultural plants, causing blackleg and root rots. The severe damage caused by these diseases has driven the development of various chemical fungicides aimed at protecting crops against oomycetes. However, given the evolutionary differences between oomycetes and true fungi, some fungicides are not effective against oomycetes. This paper provides a review of the chemical classes of fungicides used for protection against Oomycota, their modes of action, and their activity spectra.

Key words: fungicide mode of action, fungicide chemical group, active ingredient, plant diseases, oomycetes

Submitted: 17.02.2026

Accepted: 04.08.2026