

ВЕСТНИК ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ

PLANT PROTECTION NEWS

3

ВЕСТНИК ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ

УДК 632

Научно-теоретический рецензируемый журнал

Основан в 1939 г.

Издание возобновлено в 1999 г.

Включен в Перечень ведущих рецензируемых
научных журналов и изданий ВАК

Учредитель - Всероссийский НИИ защиты растений РАСХН (ВИЗР)

Зарегистрирован в ГК РФ по печати № 017839 от 03 июля 1998 г.

Главный редактор В.А.Павлюшин

Зам. гл. редактора К.В.Новожилов

Зам. гл. редактора В.И.Долженко

Отв. секретарь В.Г.Иващенко

Редакционный совет

А.Н.Власенко - академик РАСХН, СибНИИЗХИМ

В.И.Долженко - академик РАСХН, ВИЗР

Ю.Т.Дьяков - д.б.н., профессор, МГУ

В.А.Захаренко - академик РАСХН

С.Д.Каракотов - д.х.н., ЗАО Шелково-Агрохим

В.Н.Мороховец - к.б.н., ДВНИИЗР

В.Д.Надыкта - академик РАСХН, ВНИИБЗР

К.В.Новожилов - академик РАСХН, ВИЗР

В.А.Павлюшин - академик РАСХН, ВИЗР

С.Прушински - д.б.н., профессор, Польша

Е.Е.Радченко - д.б.н., ВИР, РАСХН

И.В.Савченко - академик РАСХН

С.С.Санин - академик РАСХН, ВНИИФ

С.Ю.Синев - д.б.н., ЗИН РАН

К.Г.Скрябин - академик РАН, РАСХН,
Центр "Биоинженерия" РАН

М.С.Соколов - академик РАСХН, РБК ООО
"Биоформатек"

С.В.Сорока - к.с.-х.н., Белоруссия

О.С.Афанасенко - чл.-корр. РАСХН

И.А.Белоусов - к.б.н.

Н.А.Белякова - к.б.н.

Н.А.Вилкова - д.с.-х.н., проф.

Н.Р.Гончаров - к.с.-х.н.

И.Я.Гричанов - д.б.н.

А.П.Дмитриев - д.б.н.

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

А.Ф.Зубков - д.б.н., проф.

В.Г.Иващенко - д.б.н., проф.

М.М.Левитин - акад РАСХН

Н.Н.Лунева - к.б.н.

А.К.Лысов - к.т.н.

Г.А.Наседкина - к.б.н.

В.К.Моисеева (секр.) - к.б.н.

Н.Н.Семенова - д.б.н.

Г.И.Сухорученко - д.с.-х.н., проф.

С.Л.Тютерев - д.б.н., проф.

А.Н.Фролов - д.б.н., проф.

И.В.Шамшев - к.б.н.

Редакция

А.Ф.Зубков (зав. редакцией), И.Я.Гричанов, С.Г.Удалов, Е.О.Вяземская

Россия, 196608, Санкт-Петербург-Пушкин, шоссе Подбельского, 3, ВИЗР

E-mail: vizrspb@mail333.com

vestnik@iczr.ru

УДК 632.937.01

СТРАТЕГИИ ПАРАЗИТИЗМА ЭНТОМОПАТОГЕННЫХ МИКРООРГАНИЗМОВ И ИХ РОЛЬ В СНИЖЕНИИ ЧИСЛЕННОСТИ ФИТОФАГОВ

Г.Р. Леднев, В.В. Долгих, В.А. Павлюшин

Всероссийский НИИ защиты растений, Санкт-Петербург

Представлен сравнительный анализ данных по факторам патогенеза различных групп энтомопатогенных микроорганизмов в связи с их паразитическими свойствами и показаны оптимальные стратегии их использования.

Ключевые слова: энтомопатогенные микроорганизмы, вирусы, бактерии, микроспоридии, грибы, нематоды, вирулентность, токсины.

Разработка новых методов контроля численности насекомых-фитофагов сохраняет свою актуальность. В среднем уровень потерь, вызываемых вредителями сельскохозяйственных и лесных культур, составляет около 25% в производстве сельскохозяйственной продукции и около 20% при хранении запасов. Несмотря на то что химические препараты остаются основным средством контроля численности вредных членистоногих проблемы, связанные с их токсичностью для человека и теплокровных животных, накоплением в экосистемах медленно разрушающихся соединений (хлорорганика, триазины и др.), образованием резистентных рас вредителей и воздействием на полезные виды, обуславливают актуальность поиска экологически более безопасных методов контроля. Альтернативным, экологически более безопасным подходом к управлению численностью вредителей является использование энтомопатогенных микроорганизмов (Павлюшин, 1998). Для многих из них было убедительно показано, что они постоянно персистируют в

популяциях насекомых-хозяев и часто играют ключевую роль в регуляции численности последних. Другие, несмотря на высокую агрессивность, менее тесно связаны с популяциями хозяев. Исходя из этого возникли две основные стратегии использования энтомопатогенов в биологической защите растений - интродукция возбудителей в популяции членистоногих и использование биологических препаратов для краткосрочного снижения численности вредителей. Эти подходы подразумевают необходимость анализа факторов, обуславливающих патогенность той или иной группы возбудителей и оценки возможностей их использования, включая разработку препаративных форм биоинсектицидов с новыми свойствами. В данной работе мы попытаемся рассмотреть, какие факторы обуславливают патогенность различных микроорганизмов, традиционно используемых для создания биопестицидов, с тем, чтобы представить возможность использования различных групп энтомопатогенов в снижении численности фитофагов.

Облигатные паразиты

Внутриклеточный паразитизм

В этом разделе рассматриваются особенности взаимоотношений между бакуловирусами и микроспоридиями, с одной стороны, и насекомыми - с другой.

Несмотря на то что микроспоридии - одноклеточные микроорганизмы, близкие грибам, а вирусы представляют принципиально другую форму живой материи, характер их взаимоотношений с хозяином во многом сходен. По всей видимости,

именно вирусы и микроспоридии прошли совместно с насекомыми - хозяевами наиболее длительный путь совместной эволюции и взаимной адаптации. Это обусловило наличие у этих паразито-хозяйинных систем целого ряда общих уникальных особенностей. В первую очередь следует отметить, что обе группы являются облигатными внутриклеточными паразитами и не способны развиваться

за пределами клетки хозяина.

У этих двух групп патогенов инфекция попадает в хозяина с кормом (пероральное заражение). Для переживания во внешней (внеклеточной) среде микроспоридии формируют споры, имеющие толстую многослойную оболочку. У энтомопатогенных вирусов, в частности, представителей семейства *Vaculoviridae*, капсиды вируса заключаются в специальные включения, образуемые белками полиэдрином (вирусы ядерного полиэдроза) или гранулином (вирусы гранулеза) (Federici, 1997).

Вертикальное распространение инфекции осуществляется с помощью трансовариальной передачи. При этом важную роль в патогенезе играет эффективность проникновения энтомопатогенных вирусов и микроспоридий в заражаемую клетку.

Микроспоридии используют для этой цели уникальный и сложно устроенный аппарат, обеспечивающий выбрасывание (экструзию) длинной полярной трубки при активации споры. Сигналом для активации спор являются условия окружающей среды (уровень кислотности, солевой состав, наличие пищеварительных ферментов), сходные с наблюдаемыми в кишечнике насекомого-хозяина, что предотвращает преждевременное выстреливание полярной трубки. До последнего времени считалось общепризнанным, что быстрое выворачивание полярной трубки обеспечивает механическое прокалывание клеточной мембраны хозяина, сопровождающееся переносом амебоидного зародыша - спороплазмы в цитоплазму зараженной клетки. Однако в последнее время появились данные о том, что для успешного заражения необходимо молекулярное взаимодействие конца выброшенной полярной трубки и поверхности клетки хозяина, что может вызвать эндоцитоз паразита. Каков бы не был детальный механизм проникновения микроспоридий в клетку хозяина, уникальность аппарата экструзии спор и их специфичная активация в кишечнике насекомого-хозяина еще раз подтверждают, что микроспоридии идеально адаптированы к внутрикле-

точному паразитизму.

Энтомопатогенные бакуловирусы также превосходно адаптированы к заражению насекомых-хозяев. Растворение белковых включений и выделение покрытых оболочкой вирусных капсидов происходит в агрессивной среде пищеварительного тракта, характеризующейся щелочным значением pH и наличием протеолитических ферментов. На следующем этапе заражения происходит процесс слияния мембранной оболочки вируса с цитоплазматической мембраной клетки хозяина. Ведущую роль в этом процессе играют специальные белки слияния, преобладающие в составе мембраны оболочки вируса. В состав этих белков входят домены, универсальные для различных белков, обеспечивающие слияние биологических мембран (Monsma, Blissard, 1995).

Наличие механизмов, обеспечивающих облигатным внутриклеточным паразитам специфичность и эффективность заражения даже одной клетки нового хозяина, приводит к быстрой пролиферации инфекционного начала и перезаражению других клеток.

Для успешного развития облигатных паразитов принципиально важно сохранение жизнеспособности хозяина и поддержание метаболической активности зараженных клеток для обеспечения пролиферации патогена, обладающего минимальным собственным функциональным аппаратом.

В случае вирусных инфекций глубокая метаболическая зависимость патогена от хозяина очевидна. Геном наиболее распространенных среди насекомых вирусов семейства *Vaculoviridae* представляет собой двунитевую кольцевую ДНК размером 88-180 тыс п.н. (Francki et al., 1991), что явно недостаточно для самостоятельного развития патогена.

Для микроспоридий глубокая метаболическая зависимость от хозяина предполагалась с тех пор, как были получены первые электронно-микроскопические фотографии паразитов, свидетельствующие об отсутствии у них большинства

важных органелл (Vavra, Larsson, 1999). Однако окончательно удивительная степень минимизации собственного функционального аппарата микроспоридий была доказана в ходе расшифровки геномов нескольких видов паразитов (Katinka et al., 2001; Cornman et al., 2009; Heinz et al., 2012). При этом у представителей данной группы были выявлены не только утрата большинства метаболических путей, но и приобретение ряда уникальных переносчиков, позволяющих микроспоридиям паразитировать на обменных процессах зараженной клетки. В частности, была доказана уникальная для эукариотических организмов способность микроспоридий поглощать готовую АТФ зараженной клетки для обеспечения энергией процессов своего развития (Tsaousis et al., 2008). Более того, именно среди этой уникальной группы был обнаружен единственный из изученных на Земле живых организмов вид (*Enterocytozoon bieneusi*), который как и вирусы не способен самостоятельно синтезировать АТФ (Keeling et al., 2010).

Необходимость продолжительного совместного сосуществования энтомопатогенных вирусов и микроспоридий с живыми клетками хозяина привела к сглаживанию антагонистичного характера взаимоотношений между партнерами. Внутриклеточные паразиты не только не выделяют вредные для хозяина токсины, но и эффективно манипулируют физиологическими процессами и молекулярно-генетическими программами зараженной клетки. Хорошо известно, что бакуловирусы способны эффективно подавлять процессы апоптоза в зараженной клетке с помощью собственных ингибиторов каспаз и проапоптических белков насекомых (Clem, 2001). Взаимоотношения микроспоридий с зараженной клеткой изучены на молекулярном уровне пока недостаточно, однако в геноме этих паразитов обнаружен ряд секретлируемых белков, потенциально вовлеченных в эти процессы (Долгих и др., 2010).

Исходя из вышеизложенного можно заключить, что основным фактором, обуславливающим патогенное воздействие

вирусов и микроспоридий на организм насекомого-хозяина, является нарушение функции зараженных клеток и тканей вследствие «перепрограммирования» их паразитом. Кроме того, массовое развитие паразитов в насекомом приводит к отнятию большей части субстратов энергетического и пластического обмена, нарушению целостности заполненных вирусными частицами и спорами микроспоридий клеток, что негативно сказывается на физиологическом состоянии хозяина и проявляется в нарушении поведения, процессов развития, репродукции и, в конечном итоге, в смерти насекомого.

Анализ данных по развитию естественных эпизоотий вирозов и микроспоридиозов в природных популяциях насекомых-фитофагов показывает, что заболевания данной этиологии носят циклический характер и играют важную роль в регуляции численности своих хозяев. В первую очередь это связано с тем, что для представителей обеих групп характерен вертикальный (чаще всего трансвариальный) путь передачи инфекции от родителей к следующему поколению (Dunn et al., 2001; Khurad et al., 2004). Это позволяет внутриклеточным паразитам постоянно персистировать в природных популяциях фитофагов (в т.ч. после искусственной интродукции патогена) без причинения особого вреда хозяину в силу невысокой интенсивности инфекции и низкой вирулентности, приводящим часто к хроническому течению заболевания. Другими словами, длительная адаптация партнеров друг к другу при внутриклеточном паразитизме привела к выработке регуляторных механизмов, обеспечивающих длительное существование системы паразит-хозяин в равновесном состоянии. Поскольку инфекционное начало постоянно присутствует в популяциях насекомых, возрастание численности хозяина будет приводить к увеличению вероятности горизонтальной передачи инфекции между особями и, следовательно, возникновению массовых эпизоотий.

Роль микроспоридий в регуляции численности вредителей наиболее хорошо

показана для чешуекрылых насекомых - вредителей леса и сельского хозяйства. Так, была выявлена способность микроспоридий сдерживать вспышки массового размножения непарного шелкопряда, зеленой и сосновой листовертки, капустной белянки, лугового и кукурузного мотылька (Исси, 1986; McManus, Solter, 2003; van Frankenhuyzen et al., 2007; Фролов и др., 2008; Lewis, 2009). Для микроспоридиоза-капустной белянки было показано, что после достижения 50% зараженности истребительные мероприятия против данного

вредителя нецелесообразны. Сходные результаты были получены также и на непарном шелкопряде (Исси, 1986).

Массовые эпизоотии вирусной этиологии также широко распространены в популяциях различных видов чешуекрылых и перепончатокрылых (пилильщики). Регулирующая роль бакуловирусов была продемонстрирована для рыжего соснового, черножелтого пилильщика, непарного и сибирского шелкопряда, шелкопряда монашенки, листовенничной листовертки, хлопковой, серой зерновой совки и др. (Воробьева, 1976).

Полостной паразитизм

Другая интересная группа облигатных патогенов насекомых - энтомофторовые грибы. В отличие от двух предыдущих таксонов, это многоклеточные эукариотические организмы, клетки которых содержат полный набор органелл, характерных для грибов. Возбудители энтомофторозов паразитируют непосредственно на органах и тканях хозяина без внедрения в его клетки, что в определенной степени свидетельствует о более позднем происхождении данной паразито-хозяинной системы.

Как и у большинства прочих таксонов энтомопатогенных грибов, в отличие от других групп патогенов членистоногих, заражение в основном происходит активно, путем проникновения ростка конидии через кутикулу в полость тела хозяина. Перед внедрением в ткани хозяина многие виды образуют аппрессории (Murrin et al., 1987).

В точке проникновения патогена вырабатываются липазы, а растворение хитина происходит локально благодаря присутствию белков, гидролиз которых наблюдается только непосредственно на участке внедрения проростка конидии. При этом гидролизу подвергаются только определенные формы белка, что вызывает разделение пластинок экзо- и эндокутикулы и облегчает проникновение гриба путем механического воздействия.

После проникновения в полость тела формируются гифальные тела, которые разносятся токами гемолимфы (Yendol,

1968; Воронина и др. 2002). При этом в первую очередь, как и у большинства микроспоридий, колонизируется жировое тело. На поздних стадиях патоген поражает все органы и ткани насекомого за исключением двигательных мышц, нервных клеток и кишечника, функции которых поддерживают существование хозяина, тем самым обеспечивая завершение грибом паразитической фазы развития (Prasertphon, 1963; Воронина, 1968). Заражению также не подвергаются эмбрионы внутри самок. В результате развития патогена от насекомого остается лишь хитиновый покров, и оно погибает. Для некоторых представителей данной группы грибов развитие патогена не приводит к гибели хозяина. Такая картина характерна для грибов рода *Strongwellsea*, поражающих имаго некоторых видов мух. В данном случае инфекция приводит к паразитической кастрации. Таким образом, как и в случае указанных выше групп, имеет место классический случай облигатного паразитизма.

Для большинства видов энтомофторовых грибов, паразитирующих на тлях, продолжительность периода от момента попадания конидий на кутикулу хозяина и до его гибели, в зависимости от температурных условий, составляет от 1.5 до 14.5 суток (Воронина и др., 2001), а для более крупных и долгоживущих насекомых инкубационный период энтомофтороза может достигать нескольких месяцев.

Представленные данные свидетельствуют о том, что паразитизм энтомофторовых грибов носит строго биотрофный характер. Исключения составляют представители рода *Conidiobolus* (сем. Ancylistaceae), большинство которых типичные факультативные сапротрофы (био-некротрофы). Многие виды этой группы (*C. coronatus*, *C. thomboides* и др.) продуцируют эндотоксины белковой природы, которые при инъекции в гемоцель вызывали гибель гусениц ряда видов чешуекрылых (*Galleria mellonella*, *Carpocapsa pomonella*, *Heliotis zea* и др.) и имаго мух (*Musca autumnalis*) (Prasertphon, 1967, 1969; Yendol et al., 1969; Claydon, 1976; Betina, 1984). Другой представитель данного рода - *C. obscurus* синтезирует эндотоксины, активные при непосредственном контакте с кутикулой насекомого. Химическая их природа до конца не изучена. Г.А.Олейниковой с соавторами (1995) было показано, что один из токсинов входит в состав фосфолипидов.

Горизонтальное распространение инфекции происходит при помощи конидий, которые активно отстреливаются от конидиеносцев на расстояния, превышающие размеры самой конидии в сотни раз. Массовому заражению здоровых особей часто способствует изменение поведенческих реакций инфицированных насекомых. Так, для многих видов характерна концентрация пораженных энтомофторозом особей на верхних частях растений (саранчовые, тли, мухи и др.), что значительно увеличивает площадь рассеивания конидий. Физиологическая основа изменений в поведении насекомых к настоящему времени мало изучена. Есть ряд сообщений о том, что в зараженных особях хозяина перед их гибелью обнаруживается специфический белок, синтез которого коррелирует с характерными изменениями в поведении насекомых (Воронина и др., 2001).

Вертикальная передача инфекции обусловлена в данном случае наличием в жизненном цикле представителей этой группы покоящихся спор. Они образуются в конце вегетационного периода и сохраняются в поверхностном слое почвы или на растительных остатках и весной осуществляют первичное заражение насекомых-хозяев путем

отстреливания первичных «germ»-конидий». Формирование покоящейся фазы у энтомофторовых грибов происходит двумя путями - половым (зигоспоры) и бесполом (азигоспоры). Наличие полового процесса способствует поддержанию генетического разнообразия в популяциях патогена. Как и споры других микроорганизмов, покоящиеся споры данной группы грибов устойчивы к неблагоприятным факторам внешней среды и способны сохранять жизнеспособность более десяти лет. При этом было показано, что для возбудителей энтомофтороза характерно порционное прорастание спор (каждый год активизируется не более 30% пропагул патогена, а остальные находятся в состоянии глубокого эндогенного покоя). Перечисленные выше адаптации обеспечивают постоянную гарантированную циркуляцию возбудителя в популяциях насекомых-хозяев.

Таким образом, несмотря на то, что сопряженность развития энтомофторовых грибов с насекомыми менее тесная, чем у вирусов и микроспоридий (в первую очередь в связи с отсутствием трансовариальной передачи), представители данной группы патогенов постоянно присутствуют в популяциях хозяев и также как две предыдущие группы возбудителей являются одним из важнейших механизмов регуляции численности многих видов членистоногих. В данном случае также наблюдается высокая степень синхронности в динамике численности хозяина и патогена. Так, в популяциях многих видов тлей эпизоотии энтомофторозов имеют строго циклический характер и элиминируют из популяций хозяев от 25 до 90% особей (Dedryver et al., 1977; Keller, Suter, 1980; Цинцадзе и др., 1986; Воронина и др., 2001). По данным Келлера (Keller, 1994), в условиях северной Швейцарии зараженность имаго посевого щелкуна (*Agriotes sputator*) грибом *Zoopthora elateridiphaga* ежегодно составляет 72-100%. В результате наблюдений за динамикой численности слепня *Atylotus flavus* в Карелии было показано, что смертность его личинок и куколок от энтомофтороза, вызываемого *Meristacrum mylkoii*, носит циклический характер. При этом в период эпизоотий уровень смертности

хозяина достигает 30-57% (Беспятова, 1995). Массовое поражение энтомофторозом, вызываемым *E. muscae* и *Strongwellsea castrans*, наблюдается также и в популяциях имаго капустных и других видов мух (Eilenberg, 1987). Неоднократно многими исследователями было показано, что эпизоотии, вызванные *E. grylli*, являются одним из важнейших факторов динамики численности стадных и нестадных саранчовых (Батко, 1958; Carruthers et al., 1988; Cressman, 1997).

Наиболее полно регулирующая роль энтомофторовых грибов показана для различных видов тлей. В результате проведенных в России исследований энтомофтороза в популяциях гороховой тли удалось определить уровень его эффективности - это зараженность вредителя в фазу бутонизации и цветения гороха на 25-30% (Воронина, 1975). Использование данного критерия только в условиях Татарстана позволило отменить инсектицидные обработки на площади более 20 тыс. га.

Нетоксигенный характер взаимоотношений облигатных паразитов с организмом насекомого-хозяина обуславливает относительно медленную гибель целевых объектов при их использовании в качестве биопестицидов. Кроме того, невозможность наработки этих патогенов на питательных средах вне живой зараженной клетки значительно увеличивает стоимость разрабатываемых препаратов по сравнению с пестицидами на основе энтомопатогенных бактерий и грибов из анаморфных родов.

В мировой практике известны только единичные примеры разработки и успешного использования биоинсектицидов на основе микроспоридий для подавления численности сельскохозяйственных и лесных вредителей (Pilarska et al., 2006; Solter et al., 2010). Так, для контроля численности нестадных саранчовых было создано два препарата на основе *Paranosema locustae* (Lomer et al., 2001).

На основе бакуловирусов, в отличие от микроспоридий, существует достаточно большое количество препаративных форм для подавления численности различных видов насекомых-фитофагов (прежде всего чешуекрылых и пилильщиков). В СССР бы-

ла разработана целая группа препаратов (вирины). К сожалению, в настоящее время ни одной препаративной формы на основе вирусов в "Списках препаратов, разрешенных к применению на территории России" нет.

В связи с развитием технологий, используемых в генной инженерии, в настоящее время появилась возможность повысить инсектицидную активность микробиологических препаратов на основе бакуловирусов за счет переноса в вирусный геном фрагментов ДНК, кодирующих белки, способные ускорить гибель насекомого. К таким белкам, например, относятся диуретический гормон насекомых (Maeda, 1989) и эстераза ювенильного гормона (Hammock et al., 1990), нарушающие гормональный баланс хозяина, а также инсектицидные токсины членистоногих (Stewart et al., 1991). Хороший эффект дает и удаление из бакуловирусного генома гена УДФ-глицозилтранс-феразы экдистероидов, модифицирующего гормон линьки насекомых экдизон. Наибольший эффект наблюдается при комбинированном использовании двух подходов (Tang et al., 2011).

Многочисленные попытки создания биопрепаратов на основе энтомофторовых грибов для надежной регуляции численности тлей в подавляющем большинстве случаев заканчивались неудачей (Soper et al., 1975; Soper, 1985). Исключение составляет отечественный препарат микоафидин на основе покоящихся спор гриба *C. obscurus*, разработанных в глубоководной культуре (Новикова, 1984; Воронина, 1985). С его помощью удалось в ряде случаев вызвать локальные эпизоотические очаги в популяциях гороховой тли на посевах гороха (Воронина и др., 1987). Однако получить массовые эпизоотии, аналогичные природным, в этом случае также не удалось (Леднев, Новикова, 2005).

Кроме того, в мировой практике существует удачный пример интродукции энтомофторового гриба - *Entomophaga maimaga* (Hajek, 1997). Этот вид был завезен из Японии в северо-восточные штаты США в 1910-1911 гг. для подавления численности непарного шелкопряда. Однако в последующие несколько десятилетий данный патоген не был

обнаружен даже в единичных экземплярах и акклиматизацию посчитали неудачной. Тем не менее, в 1989 -1990 гг. на обширных территориях северо-востока США специалистами были зафиксированы массовые эпизоотии энтомофтороза непарного шелкопряда. Идентификация возбудителя показала, что это тот самый японский вид, завезенный почти 90 лет назад. Проведенные в дальнейшем исследования показали, что *E. taimaga* вызывает массовое поражение хозяина даже при достаточно низкой плотности его популяции и, следовательно, является важным механизмом регуляции его численности.

Подводя итог по представленным выше группам облигатных (биотрофных) паразитов, следует отметить, что для всех трех рассмотренных систем имеет место достаточно узкая специфичность, четкая сопряженность развития патогена и хозяина. Эпизоотии носят циклический характер и четко коррелированы с динамикой численности насекомых-хозяев и, следовательно, играют важную роль в регуляции последней. При

этом влияние абиотических факторов имеет вторичный характер.

Несмотря на указанные недостатки, усложняющие создание биопрепаратов на основе указанных групп патогенов, трудно переоценить их важную роль в регуляции численности насекомых-фитофагов в природных популяциях.

На основании вышеизложенного можно заключить, что большинство групп облигатных паразитов насекомых не являются идеальными кандидатами для создания классических биопестицидных препаратов. Наибольший интерес при разработке новых подходов для контроля численности фитофагов могут представлять дальнейшие эксперименты по интродукции энтомопатогенных вирусов, микроспоридий и энтомофторовых грибов в популяции вредителей, а также изучение многолетней динамики естественной зараженности фитофагов в агроценозах с целью прогноза массовых эпизоотий и разработки критериев их эффективности и, следовательно, регламентации истребительных мероприятий.

Факультативные сапротрофы

Следующей группой по степени биотрофности и сопряженности с популяциями насекомых являются анаморфные аскомицеты из родов *Beauveria*, *Metarhizium*, *Isaria*, *Lecanicillium* и др. Их проникновение в организм насекомого-хозяина может осуществляться различными способами: через кишечник (перорально); дыхальца; поровые каналцы на кутикуле; но наиболее распространенный тип, как и для возбудителей энтомофтороза, - активное внедрение через покровы тела (перкутанно). Конидии прорастают на кутикуле, и ростковая трубка внедряется в хитиновый покров насекомого и проникает в полость его тела. У многих видов, как и у энтомофторовых грибов, в этот период образуются апрессории. В месте проникновения ростковой трубки синтезируются гидролитические ферменты (протеазы, липазы и хитиназы), участвующие в деградации кожных покровов. После проникновения в полость тела в гемолимфе

появляются гифальные тела (бластоспоры) звездообразной формы. Токами крови они разносятся по телу и через некоторое время продуцируют бластоспоры правильной эллипсоидной формы. Прежде всего разрушаются гемоциты. В этот период гриб продуцирует токсины, приводящие хозяина к гибели.

В основном токсины этих грибов представлены низкомолекулярными циклическими пептидами (Vey et al., 1985; Vey, Riba, 1989), органическими кислотами (Claydon, 1978; Claydon Grove, 1982), высокомолекулярными белками и гликопротеинами (Mollier et al., 1994). В качестве токсинов энтомопатогенных анаморфных аскомицетов известны варфарин, пиридоверин, пиридомакролидин, боверицин, боверолид, бассиатин и бассианолид, продуцируемые грибами из родов *Beauveria*, *Paecilomyces* и *Verticillium* (Peczynska - Czoch et al., 1991; Takahashi et al., 1998); деструктины гриба *M. anisopliae* (Vey et

al., 1985; James, 2001). Высокомолекулярный токсин, имеющий гомологию с ферментом хитозаназа, был обнаружен в диализованных экстрактах энтомопатогенного гриба *B. bassiana* (Fuguet, 2004). Другой белковый токсин *B. bassiana*, получивший название бассиакридин, показал высокую активность против личинок перелетной саранчи и наличие β -глюкозидазной, β -галактозидазной и N-ацетилглюкозаминидазной активности (Quesada-Moraga, Veu, 2004). Несколько белковых токсинов с инсектицидной активностью были обнаружены и у энтомопатогенного гриба *Metarhizium anisopliae* (Quesada-Moraga et al., 2006). Именно этот вид оказался первым представителем энтомопатогенных грибов, чей геном удалось расшифровать (Gao et al., 2011). При этом у патогена был обнаружен целый ряд белок-кодирующих последовательностей, перспективных для поиска инсектицидных токсинов. В геноме *M. anisopliae* оказались закодированными белки, несущие консервативные домены дельта-эндотоксинов *B. turingiensis* (Bt), инсектицидных TcdV токсинов бактерий, инсектицидный токсин Hirsutellin A, структурный токсин RtxA, представители дзэта-семейства токсинов, способных убивать многие микроорганизмы, включая бактерии, дрожжи и раковые клетки. Кроме того, следует отметить шесть генов, кодирующих белки, гомологичные бактериальным термолабильным энтеротоксинам, и ряд других белков для которых можно предположить аналогичную функцию. До настоящего времени все эти интересные гены остаются не изученными.

Гибель хозяина от патогенов данной группы обычно наступает, в зависимости от паразитических свойств возбудителя, морфо-физиологических особенностей насекомого и абиотических условий среды, на третьи - двадцать первые сутки после заражения. Активная колонизация органов и тканей хозяина патогеном часто начинается сразу после его гибели. У других штаммов период биотрофного развития может происходить в течение гораздо более длительного периода. С этого мо-

мента начинается нектротрофная фаза жизненного цикла. В первую очередь гриб заселяет жировое тело, затем кишечник, мальпигиевы сосуды и другие органы. После полной колонизации трупа хозяина гифы патогена начинают расти к поверхности тела и при наличии влаги прорастают на поверхность кутикулы насекомого, образуя мицелий, на котором формируется конидиальное спороношение, осуществляющее последующее заражение насекомых-хозяев в течение периода активного развития и возобновление паразитического цикла весной. При этом в отличие от энтомофторовых грибов высвобождение конидий происходит пассивно. Иногда заражение может осуществляться и в зимний период на диапаузирующих насекомых в почве, при этом развитие микоза происходит очень медленно.

Представители данной группы грибов способны сохраняться в трупах насекомых, в почве, на растительных остатках и других субстратах, что создает им некоторые преимущества по сравнению с облигатными паразитами с точки зрения выживания.

Как уже было отмечено выше, соотношение уровней био- и нектротрофности патогенов данной группы зависит от индивидуальных особенностей внутривидовых форм (клонов, географических популяций и др.). Так, Крюковым с соавторами (2010) были выявлены значительные различия в жизненных стратегиях двух штаммов *Metarhizium anisopliae*. Для одного изолята было характерно преимущественно хроническое (длительное) течение микоза с обильным спороношением на погибших насекомых, другой характеризовался высокой токсигенностью и скоростью гибели хозяина с последующей гибелью самого гриба вместе с насекомыми. Подобных примеров в литературе достаточно много (Борисов и др., 1990; Крюков и др., 2007). Явление опережающего токсикоза, когда гибель хозяина происходит гораздо раньше окончания процесса колонизации его тела, обычно наблюдается при заражении насекомых высоковирулентными штаммами или средневиру-

лентными формами при высоких дозировках. По мнению Б.А.Борисова (1990), большее конкурентное преимущество в природе имеют средневирulentные формы, вызывающие длительное течение микоза с последующим обильным спороношением на трупах хозяев.

В данном случае сопряженность развития патогена и хозяина значительно слабее в сравнении с облигатными паразитами. Если эпизоотии и встречаются, то они носят сугубо локальный характер и находятся в сильной зависимости от условий среды и, прежде всего, влажности воздуха (Борисов и др., 2001).

Способность анаморфных аскомицетов развиваться на мертвых субстратах позволяет без особых усилий изолировать их на искусственные питательные среды и достаточно хорошо на них культивировать. Это и делает представителей данной группы грибов одной из наиболее перспективных с точки зрения разработки биологических препаратов. Подобные исследования проводятся уже на протяжении более 100 лет. Начало таким работам было положено И.И.Мечниковым и И.Красильщиком в 80-х годах XIX века. В настоящее время, по данным Фариа и

Райта (Faria, Wraight, 2007), общее количество микоинсектицидных препаратов составляет во всем мире 171 наименование. При этом 33.9% всех известных препаратов созданы на основе гриба *B. bassiana*. Примерно столько же на основе *M. anisopliae*, 5.8% - *Isaria fumosorosea* и 4.1% - *B. brongniartii*. Приблизительно 75% всех перечисленных препаратов в настоящее время регистрируются или уже существуют на рынке средств защиты растений. Подавляющее большинство имеющихся микоинсектицидов предназначены для контроля численности насекомых из 48 семейств, принадлежащих к отрядам Hemiptera, Coleoptera, Lepidoptera, Thysanoptera и Orthoptera.

Другим направлением использования данной группы патогенов является их интродукция и акклиматизация. Классическим примером в этом отношении являются представители рода *Aschersonia* - специализированные паразиты цитрусовой и других видов белокрылок (Проценко, 1967). В настоящее время проводятся исследования по интродукции штаммов *B. bassiana* (создание долговременных инфекционных очагов) в места резервации азиатской саранчи (Леднев и др., 2012).

Факультативные паразиты

К этой группе патогенов мы относим наиболее распространенные спорообразующие энтомопатогенные бактерии, а также нематодно-бактериальный комплекс.

Для большинства энтомопатогенных бактерий, в отличие от облигатных паразитов, организм насекомого не является единственно возможной и жизненно необходимой средой обитания. Даже удивительным образом приспособленные к заражению определенных групп насекомых кристаллообразующие бактерии *Bacillus thuringiensis* (Bt) встречаются повсеместно и легко могут быть выделены не только из насекомых, но и из почвы, из состава микрофлоры листьев (Smith, Couche, 1991) и т.д. Поскольку сохранение популяции хозяина не является обязательным условием существования энтомопатоген-

ных бактерий, стратегию их взаимоотношений с организмом насекомого можно охарактеризовать, как крайне агрессивную.

Именно Bt, грамм-положительной спорообразующей почвенной бактерии, принадлежит ведущая роль в качестве продуцента биоинсектицидов. Отличительной особенностью Bt является наличие в клетках параспоральных кристаллов, образуемых белковым дельта-эндотоксином, играющим ключевую роль в патогенезе насекомых. Большинство дельта-эндотоксинов кодируется генами *cru* и *cyt*, расположенными на плазидах за пределами хромосомной ДНК бактерий. Часто на одной мегаплазмиде размером до 200 тыс. п. н. располагается несколько токсин-кодирующих генов (Berry et al., 2002).

Выделение и секвенирование выявленных последовательностей показало их высокое генетическое разнообразие. К настоящему времени обнаружено более 100 генов, кодирующих дельта-эндотоксины *Bt* (Augustyniak et al., 1997).

После попадания в кишечник насекомого происходит растворение белкового кристалла и активация протоксина с помощью протеаз хозяина (Knowles, Ellar, 1988), что и приводит к быстрой гибели хозяина. При этом биотрофная фаза развития патогена практически отсутствует, и развитие бактерии происходит по некротрофному пути.

Активированная форма токсина состоит из трех доменов. Основную роль в связывании рецепторов на мембране клеток среднего кишечника насекомых играют выступающие петли домена II. Рецепторами активированного токсина являются различные мембранные белки насекомого, включая аминокептидазу N, щелочную фосфатазу и т.д. (Бурцева и др., 2001). Внедрение токсина в мембрану клетки насекомого определяется структурой домена I. Он представляет собой пучок из центральной гидрофобной и шести амфипатических α -спиралей, контактирующих с гидрофобными поверхностями. Внедрение спиралей домена в мембрану наподобие шпильки инициирует образование пор и ионных каналов (Gazit et al., 1998), что приводит к лизису клеток, нарушению целостности кишечного эпителия и, в конечном итоге, к летальному исходу. С-концевой домен III токсина также принимает участие в формировании мембранного канала.

Структурно-функциональные особенности бактериального дельта-эндотоксина во многом связаны с пероральным характером проникновения патогена в организм насекомого. Активация токсина в кишечнике насекомого приводит не только к нарушению работы пищеварительной системы, но и открывает ворота для инфицирования всего организма насекомого. После разрушения кишечного эпителия бактериальные клетки попадают в бога-

тую питательными веществами гемолимфу насекомого, где и размножаются (Hofmann et al., 1988). Поскольку степень воздействия патогена будет в значительной степени зависеть от количества токсина, попавшего в кишечник насекомого, эффективность применения биопестицидов на основе дельта-эндотоксинпродуцирующих штаммов *Bt* будет зависеть от нормы внесения препарата. Наибольший эффект от использования дельта-эндотоксинов был достигнут при создании трансгенных растений, содержащих *cry*-гены.

Использование трансгенных растений имеет ряд неоспоримых преимуществ по сравнению с биопестицидными препаратами, поскольку непрерывная экспрессия встроенного гена в каждом растении обеспечивает попадание значительных количеств токсина в кишечник всех питающихся фитофагов, включая сосущие и скрытно живущие виды. Первые сорта ген-модифицированных культур поступили в сельское хозяйство США в 1996 году.

Наряду с дельта-эндотоксинами *Bt* вырабатывают и ряд других токсинов (альфа-, бета- и гамма-экзотоксины), ферментов и метаболитов, играющих не столь значительную роль в патогенезе насекомых и не столь хорошо изученных. Исключение составляет низкомолекулярный водорастворимый экзотоксин, выделяемый бактериальной клеткой во внешнюю среду. Соединение представляет собой аналог адениновых нуклеотидов и ингибирует синтез нуклеиновых кислот в клетках хозяина. Поскольку данный токсин может проникать в организм насекомого не только при скармливании, но и через покровы, на основе штаммов, интенсивно продуцирующих экзотоксин, были созданы препараты (битоксибациллин и турингин) с более расширенным кругом действия (Бурцева и др., 2001).

Способность энтомопатогенных бактерий продуцировать токсины не ограничивается представителями рода *Bacillus*. В 1979 году были опубликованы первые данные о высокой инсектицидной активности бактерий, выделенных из энтомопа-

тогенных нематод семейств Steiner-nematidae и Heterorhabditidae (Milstead, 1979). Представителями этой группы являются виды *Photorhabdus luminescens* и *Xenorhabdus nematophila*. Как выяснилось впоследствии, среди всех изученных энтомопатогенов эти бактерии продуцируют наиболее разнообразный круг токсинов, различающихся по механизмам действия, размеру, структуре и т.д. В отличие от других бактерий, симбионты нематод секретируют в окружающую среду не только низкомолекулярные антибиотики, но и поражающий воображение широкий круг белковых токсинов. К первой группе бактериальных токсинов относятся сложные высокомолекулярные Тс-белки, действующие при попадании в кишечник и рассматриваемые в качестве кандидатов для создания трансгенных устойчивых растений (Bowen et al., 1998). Вторая группа представлена Msf-токсинами (makes caterpillar floppy), демонстрирующими сходство с ВНЗ доменом проапоптических белков и вызывающими апоптоз клеток насекомых и млекопитающих (Daborn et al., 2002). Апоптоз гемоцитов насекомых запускает и токсин ХахАВ (Vigneux et al., 2007). Другие токсины этих удивительных бактерий представлены бинарным токсином PirAB (Waterfield et al., 2005), Xin-токсином из штамма VJ *X. nematophila* (Pan et al., 2002), A24tox белком того же вида (Brown et al., 2004) и т.д. Несмотря на большое разнообразие выделенных белков исследователи сходятся во мнении, что новые классы бактериальных токсинов все еще

не открыты.

Разнообразие токсинов, продуцируемых бактериальными симбионтами, может быть связано с особенностями биологии энтомопатогенных нематод. Активный поиск хозяина и внедрение личинок в гемоцель насекомого обуславливает необходимость быстрого подавления его защитных реакций. Поскольку проникновение нематод внутрь насекомого часто приводит к инкапсуляции проникших нематод (Спиридонов, 2001), быстро выпущенные в гемоцель хозяина бактерии должны, в первую очередь, эффективно подавить защитные системы хозяина. Это, вероятно, и достигается секрецией целого комплекса токсинов, воздействующих на защитные клетки (гемоциты) насекомого. В данном случае энтомопатогенные нематоды, являясь типичными некротрофными паразитами, выступают по сути дела в качестве средства доставки (инъектора) для бактерий.

На основе нематодно-бактериального комплекса в мире разработано достаточно много биологических препаратов широкого спектра действия для снижения численности почвообитающих насекомых-вредителей. В частности, к ним относятся отечественные препараты немабакт и энтонем-Ф (Данилов и др., 2010).

Таким образом, для подавляющего большинства энтомопатогенных бактерий и нематод характерен типично некротрофный тип паразитизма и сопряженность развития паразита и хозяина в данном случае минимальна.

Эволюция взаимоотношений

Исходными с точки зрения эволюции взаимоотношений следует признать факультативных паразитов, ведущих свое начало от сапротрофных микроорганизмов и способных развиваться вне организма насекомого, преимущественно в почве. Поскольку почвенные сапротрофы часто используют мертвых насекомых в качестве питательного субстрата, вполне объяснимо наличие у них ферментов, де-

градирующих покровы насекомых (кутикулу). Таким образом, при контакте с живыми насекомым и факультативные паразиты заранее приобрели способность к проникновению через покровы насекомого и далее смогли использовать преимущества биотрофного питания, развиваясь на живом организме хозяина. Как показал анализ различных паразито-хозяинных систем, дальнейшая эволюция взаимоотношений пато-

гена и макроорганизма преимущественно шла по пути усиления степени биотрофности, метаболической зависимости от хозяина и удлинения срока с момента заражения насекомого до его неизбежной гибели.

Особенности паразитирования микроорганизмов в полости тела или кишечнике живого насекомого включают два аспекта. С одной стороны, это позволяет паразитам использовать готовые субстраты пластического и энергетического обмена, циркулирующие и постоянно поступающие в гемолимфу из кишечника хозяина. Усиление метаболической зависимости паразита от хозяина, в свою очередь, обуслав-

ливает временное выключение ряда собственных метаболических процессов и их программируемую активацию при возвращении к сапротрофному питанию. Дальнейшее усиление метаболической зависимости может привести к утрате отдельных генов и целых метаболических путей при переходе патогена к облигатному паразитизму. Крайняя степень "интимизации" отношений между партнерами наблюдается при внутриклеточном паразитизме, когда микроорганизм, подобно вирусу, паразитирует непосредственно на метаболических путях зараженной клетки (табл.).

Таблица. Паразитические особенности и практическая значимость основных групп энтомопатогенных микроорганизмов

Заболевания	Группа	Характер паразитизма	Пути заражения и распространения	Факторы патогенности	Уровень проявления в природе	Способ использования
Вирусы	Baculo-virus	Облигатный (биотрофный), внутриклеточный	Горизонтальная - перорально, вертикальная - трансвариально	Внутриклеточный паразитизм, генерализованная инфекция	Массовые эпизоотии до 100%	Прогноз, биопрепараты
Бактериозы	Bacillaceae (<i>Bacillus thuringiensis</i>)	Факультативный (некротрофный), полостной	Горизонтальная - перорально, вертикальная - почва	Токсины	Спорадический	Биопрепараты
Микроспориозы	Microsporida	Облигатный (биотрофный), внутриклеточный	Горизонтальная - перорально, вертикальная - трансвариально	Внутриклеточный паразитизм, генерализованная инфекция	Массовые эпизоотии до 100%	Прогноз, интродукция, биопрепараты
Мико- зы	Entomophthorales	Облигатный (биотрофный), полостной	Горизонтальная - перкутанно, вертикальная - почва	Ферментативная активность, генерализованная инфекция	Массовые эпизоотии до 100%	Прогноз, интродукция
	Анаморфные аскомицеты Hydrocreales	Факультативный сапротрофизм (бионекротрофный), полостной	Горизонтальная - перкутанно, вертикальная - почва	Ферментативная активность, токсины	Локальные эпизоотии до 40-80%	Прогноз, интродукция, биопрепараты
Гельминтозы*	Steinematidae + <i>Xenorhabdus</i> , <i>Photorhabdus</i>	Факультативный (некротрофный), полостной	Горизонтальная - перорально, вертикальная - почва	Инвазионная активность, токсины	Спорадический	Интродукция, биопрепараты

*Нематодно-бактериальный комплекс.

С другой стороны, развиваясь в организме насекомого, паразит подвергается действию защитных систем хозяина, что обуславливает необходимость выработки специальных механизмов противодействия. Способы противодействия паразита защитным системам хозяина могут быть связаны с приобретением способности секретировать биологически активные

вещества, воздействующие на клетки и ферменты защитной системы, а также с устранением подобных контактов при переходе к внутриклеточному паразитизму. По первому пути шла эволюция энтомофторовых грибов, а пример перехода к облигатному внутриклеточному паразитизму характерен для микроспоридий.

Наряду с рассмотренным выше

направлением эволюции паразито-хозяйных систем в сторону усиления их биотрофности в природе существует несколько примеров превращения сапротрофных организмов в патогены - некротрофы, способные при попадании в организм насекомого вызвать его быструю гибель с помощью эффективных токсинов и использовать жертву в качестве питательного субстрата. К таким микроорганизмам можно отнести грамположительные спорообразующие бактерии *Bt*, а также энтомопатогенных представителей семейств *Enterobacteriaceae* и, в частно-

сти, симбиотических бактерий энтомопатогенных нематод. Главной отличительной физиологической особенностью паразитов этих групп является их токсигенность - способность продуцировать высокоэффективные токсины, быстро вызывающие гибель насекомого-хозяина.

В конечном итоге представленные особенности патогенов, вызываемых паразитами из различных систематических групп, определяют в значительной степени роль последних в биоценозах и возможности их использования для снижения численности вредных насекомых.

Работа выполнена при поддержке РФФИ (№12-04-01517-а)

Литература

- Батко А.В. Случаи массовой гибели итальянского груса от грибной болезни в степях Ставропольского края в 1955 г. // Сборник научных студенческих работ МГУ, 1957, с. 5-10.
- Беспятова Л.А. Возбудители микозов слепней таежной зоны Карелии. Автореф. канд. дисс., 1995, 21 с.
- Борисов Б.А. Проблемы создания и использования микоинсектицидных препаратов // Докл. научного симпозиума СЭВ «Изучение энтомопатогенных микроорганизмов и разработка технологий производства и применения». Румыния, Бухарест: НИИЗР, 1990, с. 8-22.
- Борисов Б.А., Серебров В.В., Новикова И.И., Бойкова И.В. Энтомопатогенные аскомицеты и дейтеромицеты // Патогены насекомых: структурные и функциональные аспекты М., Круглый год, 2001, с. 352-427.
- Бурцева Л.И., Штерншис М.В., Калмыкова Г.В. Бактериальные болезни насекомых // Патогены насекомых: структурные и функциональные аспекты. М., Круглый год, 2001, с.189-245.
- Воробьева Н.Н. Энтомопатогенные вирусы. Новосибирск, Наука, 1976, 284 с.
- Воронина Э.Г. Патогенез энтомофторозов гороховой тли // Микология и фитопатология, 1968, 2, с. 250-251.
- Воронина Э.Г. Методические указания по учету численности, диагностике энтомофтороза и прогнозированию размножения гороховой тли. Л., 1975. 32 с.
- Воронина Э.Г. Перспективы создания нового препарата микоафинна на основе гриба *Entomophthora thaxteriana* Peth // Производство и применение грибных энтомопатогенных препаратов. М., 1985, с. 61-66.
- Воронина Э.Г., Леднев Г.Р., Мукамолова Т.Ю. Энтомофторовые грибы - естественные регуляторы численности насекомых // Патогены насекомых: структурные и функциональные аспекты. 2001, с. 271-351.
- Данилов Л. Г., Айрапетян В. Г., Нащекина Т. Ю. Биологические препараты на основе энтомопатогенных нематод // Защита и карантин растений, 2010, 2, с.32-33.
- Долгих В.В., Павлова О.А., Сендерский И.В., Пэн Г. Секреторные белки микроспоридии *Paranosema locustae* и их участие в патогенном воздействии на организм перелетной саранчи *Locusta migratoria* // Вестник защиты растений, 2010, 1, с. 48-51.
- Крюков В.Ю., Серебров В.В., Малайчук А.А., Копжасаров Б.К., Мухамедиев Н.С., Орынбаева А.К., Ходырев В.П. Перспективы использования энтомопатогенных гифомицетов (*Deuteromycota*, *Phycomycetes*) против колорадского жука в условиях Юго-Восточного Казахстана // Сибирский вестник сельскохозяйственной науки. 2007, 4, с. 52-60.
- Леднев Г.Р. Экологические основы мониторинга энтомофтороза гороховой тли. Автореф. канд. дисс., 1997, 21 с.
- Леднев Г.Р., Левченко М.В., Крюков В.Ю., Митковец П.В., Ярославцева О.Н., Успанов А.М., Павлюшин В.А. Состояние и перспективы использования микоинсектицидов для снижения численности саранчовых // Защита и карантин растений, 2012, 6, с. 18-21.
- Леднев Г.Р., Новикова И.И. Энтомофторовые грибы - перспективы и проблемы использования в биологической защите растений // Биологические средства защиты растений, технологии их изготовления и применения, СПб, 2005, с. 261-272.
- Новикова И.И. Биологические особенности *Entomophthora thaxteriana* как основа биопрепаратов для борьбы с тлями // Автореф. канд. дисс., 1984, 18 с.
- Олейникова Г.А., Новикова И.И., Воронина Э.Г., Гинак А.И. Выделение и изучение структуры токсических метаболитов гриба *Entomophthora thaxteriana* // Современная биотехнология в решении проблем защиты растений, 1995, СПб, с. 175-186.
- Павлюшин В.А. Научные основы использования энтомопатогенов и микробов-антагонистов в фитосанитарной оптимизации тепличных агробиоценозов. Автореф. докт. дисс., 1998, 66 с.
- Проценко Е.П. Грибы рода *Aschersonia* // Сборник по карантину растений, М., Колос, 1967, 19, с. 131-215.
- Цинцадзе К.В., Мжаванадзе Ж.И., Зильберминц И.В. Энтомопатогенные грибы, паразитирующие на вредных членистоногих в субтропиках Грузии, и перспективы их использования // Биологическая защи-

та плодовых культур в Грузии. Тбилиси, 1986, с. 114-127.

Augustyniak J., Dabert M., Wypijewski K. Transgenes in plants: protection against viruses and insects // *Acta Physiologica Plantarum*, 1997, 19, 4, p. 561-569.

Berry C., O'Neil S., Ben-Dov E. et al. Complete sequence and organization of pBtoxis, the toxin-coding plasmid of *Bacillus thuringiensis* subsp. *israelensis* // *Appl. Environ. Microbiol.*, 2002, 68(10), p. 5082-95.

Bowen D., Rocheleau T.A., Blackburn M., Andreev O., Golubeva E., Bhartia R., Ffrench-Constant R.H. Insecticidal toxins from the bacterium *Photorhabdus luminescens* // *Science*, 1998, 280, p. 2129-2132.

Brown S.E., Cao A.T., Hines E.R., Akhurst R.J., East P.D. A novel secreted protein toxin from the insect pathogenic bacterium *Xenorhabdus nematophila* // *J. Biol. Chem.*, 2004, 279, p. 14595-14601.

Carruthers R.L., Larkin I.S., Soper R.S. Simulation of insect disease dynamics: an application of SERB to a rangeland ecosystem // *Simulat.*, 1988, 51, 3, p. 101-109.

Claydon N. Insecticidal secondary metabolites from Entomogenous fungi : *Entomophthora virulenta* // *J. Invert. Pathol.*, 1976, 32 (3), p. 319-424.

Claydon N. Insecticidal secondary metabolites from the entomopathogenic fungus *Entomophthora virulenta* // *Invert. Pathol.*, 1978, 32 (3), p. 319.

Claydon N., Grove P.D. Insecticidal secondary metabolic products from the entomopathogenic fungus *Verticillium lecanii* // *Invert. Pathol.*, 1982, 40 (3), p. 413-418.

Clem R.J. Baculoviruses and apoptosis: the good, the bad, and the ugly // *Cell Death Differ* 2001, 8, p. 137-143.

Cornman R.S., Chen Y.P., Schatz M.C., Street C., Zhao Y., Desany B. et al. Genomic analyses of the microsporidian *Nosema ceranae*, an emergent pathogen of honey bees // *PLoS Pathog.*, 2009, 5, e1000466.

Cressman K. SWARMS: a geographic information system for desert locust forecasting // *See Ref.*, 1997, 94, p. 27-36.

Daborn P.J., Waterfield N., Silva C.P., Au C.P.Y., Sharma S., Ffrench-Constant R.H. A single *Photorhabdus* gene, makes caterpillars floppy (mcf), allows *Escherichia coli* to persist within and kill insects // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 2002, 99, p. 10742-10747.

Dedryver C.A., Vible J.C., Anglade P. Evolutions des populations de *Rhopalosiphum padi* L. et de *Macrosiphum* (*Sitobion*) *avenae* F. (Homoptera, Aphididae) en 1975 sur *Ble dur* en Gironda. Action regulatrice des *Entomophthora*. Influence sur le rendement // *Rev. de Zoologie agricole et de pathologie vegetable*, 1977, 76 (2), p. 50-62.

Dunn A.M., Terry R.S., Smith J.E. Transovarial transmission in the microsporidia // *Adv. Parasitol.*, 2001, 48, p. 57-100.

Eilenberg J. Abnormal egg laying behavior of female carrot flies (*Psila roase*) induced by fungus *Entomophthora muscae* // *Entomol. Exp. Appl.*, 1987, 43, p. 61-65.

Faria M., Wraight S.P. Mycoinsecticides and Mycoacaricides: A comprehensive list with worldwide coverage and international classification of formulation types // *Biological Control*, 2007, p. 237-256.

Federici B.A. *Baculovirus pathogenesis* // *The Baculoviruses*. Plenum Press, New York, 1997, p. 33-59.

Francki R.I.B., Fauquet C.M., Knudson D.L., Brown

F. Classification and Nomenclature of Viruses: Fifth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses // *Arch.*, 1991, 2, p. 1-445.

Fuguet R., Theraud M., Vey A. Production in vitro of toxic macromolecules by strains of *Beauveria bassiana*, and purification of a chitinase-like protein secreted by a melanizing isolate // *Comp. Biochem. Physiol. C. Toxicol Pharmacol.*, 2004, 138, p. 149-161.

Gao Q., Jin K., Ying S.H. et al. Genome sequencing and comparative transcriptomics of the model entomopathogenic fungi *Metarhizium anisopliae* and *M. acridum* // *PLoS Genet.*, 2011, 7(1): e1001264.

Gazit E., La Rocca P., Samson M.S., Shai Y. The structure and organization within the membrane of the helices composing the pore-forming domain of *Bacillus thuringiensis* δ -endotoxin are consistent with an "umbrella-like" structure of the pore // *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, 1998, 95, p. 12289-12294.

Glazer I. Survival mechanisms of entomopathogenic nematode // *Biocontr. Sci. and Technol.*, 1996, 6 (3), p. 373-378.

Hajek A.E. Fungal and viral epizootics in gypsy moth (Lepidoptera: Lymantriidae) populations in central New York // *Biol. Contr.*, 1997, 10, p. 58-68.

Hammock B.D., Bonning B.C., Possee R.D., Hanzlik T.N., Maeda S. Expression and effects of the juvenile hormone esterase in a baculovirus vector // *Nature*, 1990, 344, p. 458-461.

Heinz E., Williams T.A., Nakjang S. et al. The genome of the obligate intracellular parasite *Trachipleistophora hominis*: new insights into microsporidian genome dynamics and reductive evolution // *PLoS Pathog.*, 2012, 8(10), e1002979.

Hofmann C., Lüthy P., Hütter R., Pliska V. Binding of the delta-endotoxin from *Bacillus thuringiensis* to brush-border membrane vesicles of the cabbage butterfly (*Pieris brassicae*) // *Eur. J. Biochem.*, 1988, 173, p. 85-91.

Katinka M.D., Duprat S., Cornillon E. et al. Genome sequence and gene compaction of the eukaryote parasite *Encephalitozoon cuniculi* // *Nature*, 2001, 414, p. 450-453.

Keeling P.J., Corradi N., Morrison H. et al. The reduced genome of the parasitic microsporidian *Enterocytozoon bieneusi* lacks genes for core carbon metabolism // *Genome Biol. Evol.*, 2010, 2, p. 304-309.

Keller S. The Fungus *Zoopthora elateridiphaga* as an Important Mortality Factor of the Click Beetle *Agriotes sputator* // *J. Invert. Pathol.*, 1994, 63 (1), p. 90-91.

Keller S., Suter H. Epizootiologische Untersuchungen über das *Entomophthora* Auftreten bei feldbaulich wichtigen Blattläusern // *Acta ecol. (eol. appl.)*, 1980, 1 (1), p. 63-83.

Khurad A.M., Mahulikar A., Rathod M.K. et al. Vertical transmission of nucleopolyhedrovirus in the silkworm, *Bombyx mori* L. // *J. Invertebr Pathol.*, 2004, 87(1), p. 8-15.

Knowles B.H., Ellar D.J. Differential specificity of two insecticidal toxins from *Bacillus thuringiensis* var. *aizawai* // *Mol Microbiol.*, 1988, Jan., 2(1), p. 153-157.

Lomer C.J., Bateman R.P., Johnson D.L., Langewald J., Thomas M.B. Biological control of locusts and grasshoppers // *Ann. Review Entomol.*, 2001, 46, p. 667-702.

Maeda S. Increased insecticidal effect by a recombinant baculovirus carrying a synthetic diuretic hormone gene // *Biochem. Biophys. Res. Commun.*, 1989, Dec 29, 165(3), p. 1177-1783.

Milstead J.E. Heterorhabditis bacteriophora as a vector for introducing its associated bacterium into the hemocoel of Galleria mellonella larvae // *J. Invertebr. Pathol.*, 1979, 33, p. 324-327.

Mollier P., Lagnel J., Fournet B., Aioun A., Riba G. Glycoprotein highly toxic for Galleria mellonella larvae secreted by the entomopathogenic fungus Beauveria sulfurescens // *J. Invertebr. Pathol.*, 1994, 64, p. 200-207.

Mollier P., Lagnel J., Quiot J.M., Aioun A., Riba G. A Cytotoxic activity in culture filtrates from the entomopathogenic fungus Beauveria sulfurescens // *J. Invertebr. Pathol.*, 1994b, 64, p. 208-213.

Murrin F., Nolan R.A. Ultrastructure of the infection of spruce budworm larvae by the fungus Entomophaga aulicae // *Can. J. Bot.*, 1987, 65, p. 1694-1706.

Pan Y.H., Jian H., Zhang J. An intracellular toxic protein (Xin) isolated from Xenorhabdus nematophilus strain BJ // *Prog. Nat. Sci.*, 2002, 12, p. 310-312.

Peczynska-Czoch W., Urbanczyk M.J., Balazy S. Formation of beauvericin by selected strains of Beauveria bassiana // *Archivum immunologiae et therapiae experimentalis.*, 1991, 39 (1-2), p. 175-179.

Pilarska D., Solter L., Kereselidze M., Linde A., Hoch G. Microsporidian infections in Lymantria dispar larvae: Interactions and effects of multiple species infections on pathogen horizontal transmission // *J. of Invert. Pathol.*, 2006, 53, p. 105-113.

Prasertphon S., Tanada V. Mycotoxins of Entomophthoraseus // *Fungi Hilgardia*, 1969, 39 (21), p.581-600.

Prasertphon S. Mycotoxin production by species of Entomophthora // *J. of Invert. Pathol.*, 1967, 9 (2), p.281-282.

Quesada-Moraga E., Carrasco-Diaz J.A., Santiago-Alvarez C. Insecticidal and antifeedant activities of proteins secreted by entomopathogenic fungi against Spodoptera littoralis (Lep., Noctuidae) // *J. Appl. Entomology*, 2006, 130, p. 442-452.

Quesada-Moraga E., Vey A. Bassiacridin, a protein toxic for locusts secreted by the entomopathogenic fungus Beauveria bassiana // *Mycol Res.*, 2004, 108, p. 441-452.

Smith R., Couche G. The phylloplane as a source of Bacillus thuringiensis variants // *Applied and Environmental Microbiology*, 1991, p. 57, p. 311-315.

Solter L.F., Pilarska D.K., McManus M.L. et al. Host specificity of microsporidia pathogenic to the gypsy

moth, Lymantria dispar (L.): Field studies in Slovakia // *J. Invertebr. Pathol.*, 2010, 105, p. 1-10.

Soper R.S. Erynia radicans as a mycoinsecticide for spruce budworm control // *Proceedings of the Symposium on Microbial Control of Spruce Budworms and Gypsy Moths. Forest Service, NE Forestry Experiment Station Report GTR-NE-100. U.S. 1985.*

Soper R.S., Holbrook F.R., Majchrowicz I., Gordon C.C. Production of Entomophthora resting spores for biological control of aphids // *Univ. Maine Orono Life Sci. Agric. Exp. Stn. Tech. Bull.*, 1975, 76, p. 1-15.

Stewart L.M., Hirst M., Lopez Ferber M. et al. Merryweather AT, Cayley P.J, Possee R.D. Construction of an improved baculovirus insecticide containing an insect-specific toxin gene. *Nature*, 1991, Jul 4; 352(6330), p.85-8.

Tang X.X., Sun X.L., Pu G.Q., Wang W.B., Zhang C.X., Zhu J. Expression of a neurotoxin gene improves the insecticidal activity of Spodoptera litura nucleopolyhedrovirus (SplNPV) // *Virus Res.*, 2011, 159(1), p. 51-56.

Tsaousis A.D., Kunji E.R.S., Goldberg A.V., Lucocq J.M., Hirt R.P., Embley T.M. A novel route for ATP acquisition by the remnant mitochondria of Encephalitozoon cuniculi // *Nature*, 2008, 453, p. 553-556.

Vavra J., Larsson J.I.R. Structure of the microsporidia // *Microsporidia and Microsporidiosis* (ed. M.Wittner and L.M.Weiss), 1999, p. 7-84.

Vey A., Quiot J.M., Vago C., Fargues J. Effect immunodepresseur de toxines fongiques: Inhibition de la reaction d'encapsulation multicellulaire par les destruxines // *C. R. Acad. Sci.*, 1985, 300 (3), p. 647.

Vey A., Riba G. Toxines insecticides issues de champignons entomopathogenes. Etat actuel des connaissances utilisation de leurs activites // *C. R. Acad. Agr.*, 1989, 75 (6), p. 143-149.

Vigneux F., Zumbihl R., Jubelin G. et al. The xaxAB genes encoding a new apoptotic toxin from the insect pathogen Xenorhabdus nematophila are present in plant and human pathogens // *J. Biol Chem.*, 2007, 282(13), p. 9571-9580.

Waterfield N., Kamita Sh.G., Hammock B.D., French-Constant R. The Photorhabdus Pir toxins are similar to a developmentally regulated insect protein but show no juvenile hormone esterase activity // *FEMS Microbiol. Lett.*, 2005, 245, p.47-52.

Yendol W.J., Miller E.M., Behnke C.N. Toxic substances from Entomophthoraseus // *J. of Invert. Pathol.*, 1968, 10 (2), p. 313-319.

STRATEGIES OF PARASITISM OF ENTOMOPATHOGENIC MICROORGANISMS AND THEIR ROLE IN BIOCONTROL

G.R.Lednev, V.V.Dolgikh, V.A.Pavlyushin

A comparative analysis of the pathogenesis factors for different groups of entomopathogenic microorganisms is presented. Optimal strategies of use of different groups of entomopathogens are suggested in relation to their parasitic properties.

Keywords: entomopathogenic microorganism, virus, bacteria, microsporidia, fungus, nematode, virulence, toxin.

Г.Р.Леднев, к.б.н., georgijled@mail.ru

В.В.Долгих, к.б.н., dol1slav@yahoo.com

В.А.Павлюшин, академик, vizrspb@mail333.com

УДК 632.7(47.13)

**ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ЛУГОВОГО МОТЫЛЬКА
PYRAUSTA (=LOXOSTEGE) STICTICALIS L. (PYRALOIDEA, CRAMBIDAE)
НА ЮГЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ В 2003-2012 гг.**

**Ю.М. Малыш, Ю.С. Токарев, А.А. Зверев, М.И. Саулич, Ю.А. Захарова,
Ю.Б. Аханаев, А.Н. Фролов**

Всероссийский НИИ защиты растений, Санкт-Петербург

Наблюдения за динамикой численности лугового мотылька проводились в Краснодарском крае и Ростовской области с 2003 по 2012 гг. Первые 2 года вредитель характеризовался низкой численностью и минимальными значениями плодовитости (19-130 яиц на самку) и жизнеспособности (42-77% отрождаемости яиц, 2-6% выживаемости гусениц IV возраста) на фоне высокой зараженности микроспоридиями (20-40%). Рост численности в 2005-2006 гг. сопровождался повышением жизнеспособности, чему предшествовало резкое сокращение зараженности микроспоридиями. Тем не менее, в 2007 г. численность, средняя плодовитость (55 яиц на самку) и выживаемость гусениц IV возраста (10%) лугового мотылька резко снизились, что в сочетании с крайне неблагоприятными погодными условиями привело к практически полному его исчезновению в местах проведения наблюдений в 2008 и в 2009 гг. Появление имаго во второй половине лета 2010 г. совпало с (1) благоприятными гидротермическими условиями и (2) перемещением эпицентра вспышки массового размножения вредителя из азиатской в европейскую часть России. Рост численности в 2010-2012 гг. происходил на фоне высокой жизнеспособности и отсутствия зараженности насекомых микроспоридиями. В результате, в 2012 г. численность насекомых достигла максимальных значений за последние 10 лет, а массовый лет имаго наблюдался на протяжении всех летних месяцев; при этом средняя плодовитость превысила 260 яиц на самку, а отрождаемость из яиц и выживаемость гусениц до IV возраста достигала 100%. В связи со сказанным, необходимо иметь в виду, что в 2013 г. на Юго-Западе России (при благоприятных погодных условиях) сохраняется очень высокая вероятность дальнейшего нарастания плотности популяции лугового мотылька и достижения вредителем уровня «сверхвысокой численности». Однако, ожидаемое повышение численности скорее всего будет сопровождаться ростом зараженности насекомых патогенными микроорганизмами, а также усилением активности комплекса энтомофагов, что в ближайшей перспективе приведет к постепенному затуханию вспышки размножения в 2014-2015 гг.

Ключевые слова: луговой мотылек, многолетняя динамика численности, юг России.

Луговой мотылек *Pyrausta sticticalis* L. – многоядный фитофаг, повреждающий около 200 видов растений из 40 семейств, включая 30 сельскохозяйственных культур (Трибель, 1989). Чаще всего вредит луговой мотылек в степных районах европейской и азиатской частей России между 45° и 55° северной широты. Для многолетней динамики численности насекомого характерны вспышки массового размножения, разделенные длительными периодами депрессии. Луговой мотылек относится к числу факультативных вредителей, так как наносит ущерб культурным растениям только в периоды вспышек массового размножения. Подъемы его численности зарегистрированы в 1853-57, 1864-69, 1880, 1889-1893, 1900-1903, 1912-1913, 1915-1921, 1929-1932, 1935-1936, 1949,

1956-1958, 1972-1977, 1987-1989, 1999-2000 и 2008-2010 гг. (Омелюта, 1987; Алехин, 2002; Фролов и др., 2010, и др.). Подавляющее большинство авторов объясняет вспышки массового размножения лугового мотылька эффектами погодноклиматических факторов, в той или иной мере обусловленных цикличностью солнечной активности (Кнор, Рябко, 1981; Макарова, Доронина, 1981, 1994). В то же время на луговом мотыльке отмечен широкий круг паразитов, хищников и патогенных микроорганизмов (Вронских и др., 1976; Алехин, 2002, и др.), причем полученные нами материалы свидетельствуют о том, что роль патогенных микроорганизмов, таких как микроспоридии, в динамике численности фитофага весьма существенна (Малыш, 2006; Фролов и др.,

2008). Высокий уровень зараженности имаго лугового мотылька микроспоридиями коррелирует с низкой численностью бабочек в следующем поколении, а освобождение популяции насекомых от микроспоридиоза способствует дальнейшему нарастанию численности лугового мотылька в районах, где сложились благоприятные для этого условия (Токарев и др., 2007). Уровень зараженности микроспоридиями рекомендован для использования в системе прогноза численности лу-

гового мотылька наравне с погодными условиями и физиологическими характеристиками насекомых - плодовитостью имаго, отрождаемостью из яиц и выживаемостью гусениц в лабораторных условиях (Фролов и др., 2008). В настоящей статье приводится анализ состояния популяции лугового мотылька в связи с его динамикой численности за 10-летний период наблюдений, проведенных в Краснодарском крае и Ростовской области.

Методика исследований

Исследования выполняли в период 2003-2012 гг. В Краснодарском крае, учеты численности лугового мотылька проводили путем регулярных маршрутных обследований (не реже 1 раза в 4 дня) типичных стадий, привлекательных для имаго (поля люцерны, заливные луга, участки степи с цветущими медоносными растениями), в Славянском и Гулькевичском районах, расположенных на западной и восточной границах края соответственно (рис. 1).



Рис. 1. Основные места учетов и сборов лугового мотылька в Краснодарском крае (1, х. Слободка, Славянский район; 2, пос. Ботаника, Гулькевичский район) и Ростовской области (3, пос. Порт-Катон, Азовский район; 4, пос. Гигант, Сальский район)

Дополнительно проводили эпизодические обследования за пределами указанных районов края, в т.ч. в местах, где по сообщениям филиала ФГУ «Россельхозцентр» по Краснодарскому краю отмечались случаи повышенной численности вредителя. При обследованиях бабочек отлавливали энтомологическим сачком. В Сальском (пос. Гигант) и Азовском районах (пос. Порт-Катон) Ростовской области основным методом отслеживания численности имаго был отлов на свегеловушку с этилацетатом или дихлорэтаном. Ловушку включали еженедельно на одну ночь с последующим учетом количества заморенных бабочек лугового мотылька.

Результаты исследований

По причинам, указанным ниже (см. Обсуждение), в настоящей работе динамика численности лугового мотылька рассмат-

Дополнительно проводили маршрутные учеты численности бабочек. Отловленных имаго помещали в стеклянные банки 0,5 л, снабженные бумажными вставками для откладки яиц и ватным тампоном, смоченным в сахарном сиропе. Насекомых содержали как попарно, так и по 2-3 самца на 1 самку при комнатной температуре и естественном освещении, не менее 5 пар за каждую генерацию. Отложенные яйца подсчитывали и использовали для оценки отрождаемости из них гусениц. Гусениц содержали на листьях лебеды для оценки их выживаемости вплоть до окукливания.

Поиск яиц лугового мотылька в полевых условиях проводили путем осмотра растений на пробных площадках площадью 0,25 м², по 20 площадок на учет. Учеты численности гусениц выполняли на посевах люцерны, подсолнечника, кукурузы методами осмотра растений, включая сорные, или кошениа энтомологическим сачком (Мальш, 2006; Фролов и др., 2008). Регулярность проведения учетов составляла не менее 1 раза в 5-10 дней.

Для оценки зараженности микроспоридиями трупы насекомых (от 30 до 50 бабочек на генерацию) помещали индивидуально в лунки иммунологического планшета и гомогенизировали пинцетом в 50 мкл дистиллированной воды. Каплю гомогената объемом 20 мкл использовали для приготовления мазков. Свежие мазки просматривали в светлом поле микроскопа Микромед-2 (ЛОМО, Россия) при увеличении x900 под масляной иммерсией. Начиная с 2005 г. при подозрении на наличие спор микроспоридий препараты фиксировали абсолютным метанолом в течение 5 мин и высушивали, после чего на мазок наносили каплю 5 мкМ диамидинфениленидола (ДАФИ) в физиологическом растворе, забуференном фосфатами натрия (рН 7,0), и покрывали покровным стеклом (Токарев и др., 2009). Препараты просматривали и изображения фотографировали в световых микроскопах Axio 2 или Axio 10 Imager M1, снабженных эпифлуоресцентной приставкой и фотокамерой Variacam (Carl Zeiss, Германия).

ривается не по основным фазам, выделяемым традиционно для насекомых с циклической динамикой численности (Berruman,

1987), а по следующим характерным состояниям численности локальных популяций.

Сверхнизкая численность - на протяжении вегетационного сезона при проведении учетов насекомые отсутствуют, изредка попадаются единичные имаго на светоловушку или при маршрутных обследованиях;

(1) Низкая численность - единичные имаго встречаются регулярно при маршрутных обследованиях (менее 1 бабочки на 100 шагов), изредка попадают на светоловушку;

(2) Средняя численность - регулярно наблюдаются имаго в количествах 1-10 бабочек на 100 шагов и редкие всплески высокой активности (свыше 100 бабочек на 100 шагов), при этом от единичных до десятков бабочек периодически попадают в ловушку, на посевах культурных растений эпизодически могут быть найдены гусеницы;

(3) Высокая численность - наблюдаются регулярно по 10-100 бабочек на 100 шагов при периодических подъемах до 1000 бабочек и более на 100 шагов, от десятков до сотен бабочек регулярно улавливаются светоловушкой, а на посевах культурных растений эпизодически обнаруживаются гусеницы.

(4) Сверхвысокая численность - на протяжении длительного времени встре-

чается свыше 1000 бабочек на 100 шагов, а иногда численность бабочек не поддается учету (когда сотни и даже тысячи имаго вспархивают из травы при каждом шаге), значительные количества гусениц (до 3 тыс. экз. на м²) обнаруживаются на посевах сельскохозяйственных культур, зачастую приводя к полному уничтожению растений на поле (Chen et al., 2008; Кнор, 1993; Мащенко, 2009; Домчук, Положиева, 2009).

За 10-летний период наблюдений численность лугового мотылька редко бывала высокой; сверхвысокая численность не наблюдалась ни разу (табл.). Первые два года наблюдений численность была низкой (от 14 до 404 бабочек/га в 2003 и от 1 до 4 бабочек/га в 2004 гг.), что сопровождалось относительно низкими показателями средней плодовитости (19-130 яиц на самку) и отрождаемости гусениц из яиц (42-77%), минимальными значениями выживаемости гусениц (2-6%) и максимальной зараженностью микроспоридиями (20-40%). В 2005 г. произошло заметное сокращение зараженности насекомых микроспоридиями (до 6%) и началось постепенное увеличение численности (до 21500 бабочек/га). Однако этот тренд сменился в 2006 г. и численность снизилась до 1680 в первом и до 0 бабочек/га во втором поколениях (рис. 2).

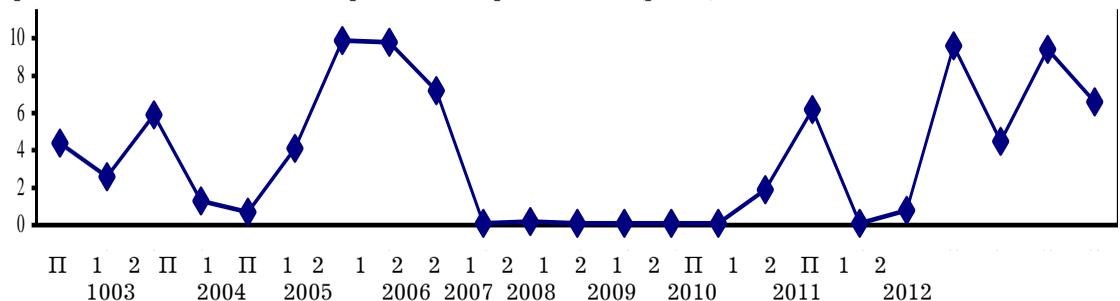


Рис. 2. Динамика распространенности (%) лугового мотылька в Славянском районе Краснодарского края, 2003-2012 гг. П- перезимовавшее, 1- первое, 2- второе поколения

При этом в период 2005-2006 гг. наблюдались незначительные изменения средней плодовитости (84-108 яиц на самку) и нарастание показателей отрождаемости гусениц из яиц (с 63 до 85%) и выживаемости гусениц до IV возраста (с 24 до 51%).

Характерно, что именно в этот период на посевах подсолнечника и других культур в Ростовской области были собраны гусеницы, которых больше нигде вплоть до

2012 г. мы не находили. Обнаружить в природе яйца лугового мотылька нам не удалось в течение всего периода наблюдений. Погодные условия вегетационного сезона в 2004-2006 гг. можно в целом оха-

актеризовать как теплые с умеренной увлажненностью; так, гидротермический коэффициент (ГТК) с мая по август в Ростовской области составлял от 0.83 до 1.09 (табл.).

Таблица. Основные показатели состояния популяции лугового мотылька на Юго-Западе России (Краснодарский край, Ростовская область) за 10 лет наблюдений

Год	ГТК*	Численность лугового мотылька	Основные показатели состояния популяций насекомых			
			Средняя плодовитость, яиц/самку	Отрождаемость гусениц из яиц, %	Выживаемость гусениц до IV возраста, %	Зараженность микроспориями, %
2003	НД**	Низкая	19	42	2	20
2004	0.88	Низкая	130	77	6	40
2005	1.09	Средняя	108	63	24	6
2006	0.83	От средней до низкой	84	85	51	2
2007	0.22	Низкая	55	87	10	4
2008	0.31	Сверхнизкая	-	-	-	-
2009	0.50	Сверхнизкая	-	-	-	-
2010	0.81	От низкой до средней	96	94	НО**	0
2011	0.84	От низкой до высокой	150	97	НО**	0
2012	НД**	Высокая	261	100	100	0

*Гидротермический коэффициент за май-август в Ростовской области по данным Донской опытной станции им. Л.А.Жданова ВНИИМК (Устенко, 2012).

**НД - нет данных, НО - не определяли.

В следующем, 2007 г. численность насекомых составляла менее 1 бабочки/га. При этом в июне-августе отмечена сильная засуха; слабый лет имаго в августе отмечен лишь на орошаемых приусадебных участках. Зараженность микроспориями (4%) и отрождаемость гусениц из яиц (87%) остались на прежнем уровне, в 1.5 раза снизилась плодовитость и в 5 раз - выживаемость гусениц до IV возраста. В 2008-2009 гг. луговой мотылек практически отсутствовал в пунктах наблюдения. Так, на светоловушку в Ростовской области было отловлено всего по 1 (одному!) мотыльку за период с июня по август в 2008 и 2009 гг. в Азовском и Сальском районах соответственно. При мониторинге стадий, типичных для заселения луговым мотыльком в период его низкой численности (Мальш, 2006), в Краснодарском крае за этот период не выявлено ни одного мотылька (рис. 2). Поиск насекомых в этот

период не был ограничен стационарными пунктами наблюдения, напротив, при получении информации о выявлении лугового мотылька по сообщения «Россельхозцентра» мы проводили обследования в соответствующих географических пунктах. Характерно, что именно в этот период на всей территории юга России погода характеризовалась засушливыми условиями, что служит основным абиотическим фактором, лимитирующим численность лугового мотылька. Так, ГТК в Ростовской области составлял 0.22 (2007), 0.31 (2008) и 0.50 (2009).

В 2010 году, впервые с 2007 г., лет бабочек был зарегистрирован в начале июля в окрестностях пос. Ботаника (Гулькевичский район). Максимальная численность насекомых не превышала 10 особей на 100 шагов. В окрестностях х. Слободка (Славянский район) первых бабочек выявили лишь тремя неделями позже, однако чис-

ленность насекомых не превышала 1 бабочки на 1000 шагов вплоть до середины августа, когда начался заметный подъем численности, достигшей максимума (ок. 100 бабочек на 100 шагов) 20 августа. Однако в последующие дни численность мотылька опять упала до минимальных значений и больше не превышала 1 бабочки на 100 шагов. Динамика численности мотылька в Славянском районе Краснодарского края приблизительно соответствовала таковой в Сальском районе Ростовской области (оцениваемой косвенно по количеству мотыльков, попавших в ловушку за ночь). 15 августа мы провели маршрутное обследование на территории пос. Гигант и г. Сальск, выявившее имаго лугового мотылька в наиболее благоприятных стациях с максимальной численностью, не превышающей 10 бабочек на 100 шагов. В пересчете на га учетной площади, численность бабочек превысила 6 и 626 экс. в первом и втором поколениях соответственно. Отмеченному появлению лугового мотылька в Краснодарском крае и Ростовской области в 2010 г. предшествовали благоприятные для развития насекомого абиотические условия (за май-август ГТК = 0.81). Для отловленных имаго отмечены средняя плодовитость на уровне 96 яиц на самку, отрождаемость гусениц из яиц на уровне 94% и отсутствие заражения микроспоридиями проанализированных насекомых (табл.).

В следующем, 2011 г. до начала августа в Краснодарском крае луговой мотылек регистрировался изредка, максимальные значения численности не превышали 3 бабочек на 1000 шагов, в среднем в первом поколении было не больше 2 бабочек/га. Однако, с 1 августа и до конца сентября

численность характеризовалась как высокая, с наиболее типичным показателем на уровне 10-100 бабочек на 100 шагов и периодическими всплесками свыше 500, 1000 и даже 10000 бабочек на 100 шагов (последний показатель зарегистрирован в середине августа в Темрюкском районе Краснодарского края) при средней плотности популяции свыше 16980 бабочек/га. Высокой численности сопутствовала средняя плодовитость 150 яиц на самку, 97% отрождаемость гусениц из яиц, отсутствие микроспоридий в проанализированных выборках и ГТК на уровне 0.84 (табл.).

Пик численности за десятилетний цикл наблюдений за динамикой лугового мотылька на Юго-Западе России был зарегистрирован в 2012 году. Массовый лет начался 23 мая и закончился 25 августа, то есть длился 3 месяца, при этом наиболее типичной численностью была на уровне 10 бабочек на 100 шагов, регулярно превышая значения в 100 и один раз (в конце июня) - в 1000 бабочек на 100 шагов. Средние показатели плотности популяции вредителя составили 98, 14236 и 760 бабочек/га в перезимовавшем, первом и втором поколениях соответственно (рис. 2).

Таким образом, это был период хоть и не с самой высокой численностью, но наиболее продолжительный за все время наших наблюдений. Периодически на посевах люцерны в Славянском районе отмечались гусеницы лугового мотылька. Не менее важно, что на фоне таких благоприятных условий, как увлажненность от средней до высокой и отсутствие микроспоридий, средняя плодовитость достигла отметки 261 яйцо на самку, а отрождаемость из яиц и выживаемость гусениц до IV возраста составили 100% (табл.).

Обсуждение

Согласно принятой в отечественной литературе классификации фаз динамики численности (Поляков, 1964) обычно выделяют фазы (а) нарастания численности, (б) максимума (вспышки массового размножения), (в) разреживания (снижения численности), (г) депрессии и (д) восста-

новления (выхода из депрессии) (Чернова, Былова, 2004). Лугового мотылька отличает периодически эруптивный (pulse eruptive) тип динамики численности (Berryman, 1987), при котором упомянутые выше фазы динамики численности легко диагностировать. Кроме того, вредителю

свойственна высокая миграционная активность, благодаря которой имаго способны преодолевать расстояния в 1000-2000 км за короткие промежутки времени (Наумова и др., 1994; Chen et al., 2008). В результате популяции насекомых, разделенные расстояниями такого масштаба, демонстрируют отсутствие генетической сегрегации, что позволяет рассматривать их как единую метапопуляцию, в которой географические ограничения обмена генами сведены к минимуму (Jiang et al., 2010). Вспышки массового размножения зачастую случаются внезапно вдали от мест, где популяция насекомых пережила предшествующую фазу нарастания численности, что делает лугового мотылька трудно прогнозируемым объектом (Кнор, 1998; Алехин, 2002). Отсюда следует, что для правильной интерпретации данных и выявления общих закономерностей динамику численности лугового мотылька следует рассматривать в рамках больших территорий, представляющих значительную часть ареала насекомого. Например, в 2008 г. вспышка массового размножения лугового мотылька началась в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке с причинением значительного ущерба сельскому хозяйству (Буханистая, Поздышева, 2009; Таюрская, Дашевский, 2009; Домчук, Положиева, 2009). В 2009 г. заселенная луговым мотыльком площадь продолжала нарастать: в одной лишь Амурской области она превысила 400 тыс. га. Кроме того, луговой мотылек в больших количествах обнаруживался также в Бурятии, Красноярском и Алтайском краях, Иркутской, Новосибирской, Кемеровской, Омской и Томской областях, Хакасии, отмечено его появление и на Сахалине (Фролов, 2011). Руководствуясь наблюдениями на территории, ограниченной наблюдательными пунктами в Ростовской области и Краснодарском крае, можно сделать заключение о наступлении депрессии в 2008-2009 гг. при том, что на значительных площадях страны наблюдается фаза максимума численности. В то же время следующая за «локальной» де-

прессией фаза восстановления численности совпала на Юго-Западе России не только с благоприятными погодными условиями 2010 г., но и перемещением эпицентра массового размножения насекомых из азиатской части России в европейскую (рис. 3).

Таким образом, «выход из депрессии» может быть связан не только с постепенным нарастанием численности в процессе восстановления локальных популяций, но и с массовой миграцией насекомых из соседних регионов, где они не испытывают никакой депрессии, а наоборот, переживают фазу максимума численности.

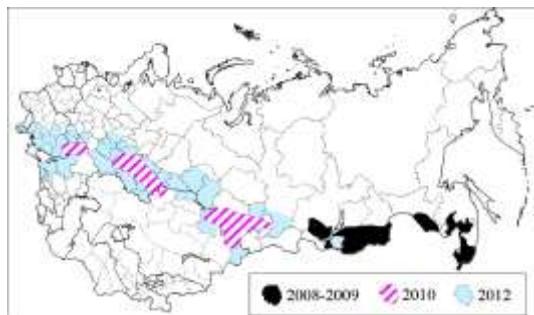


Рис. 3. Территории России и ближнего зарубежья, где в 2008-2012 гг. отмечалась высокая численность лугового мотылька (данные ВИЗР и Россельхозцентра РФ)

Возможно, именно по этой причине в пунктах наблюдения в настоящей работе мы не обнаружили лугового мотылька на стадии гусениц в 2010-2011 гг. и в начале 2012 г., несмотря на высокую численность бабочек. Вообще же за весь период наблюдений гусениц лугового мотылька нам удалось наблюдать только в 2005, 2006 и в 2012 гг., так что в большинстве случаев исследования состояния популяции вредителя проводились в отношении имаго, работа с которыми позволяет оценивать плодовитость, выживаемость потомства (Мальш, 2006, Мальш и др., 2011) и зараженность определенными группами облигатных внутриклеточных паразитов. В связи с этим уточненная модель прогноза лугового мотылька основана именно на тех показателях состояния его популяции, которые можно получить на стадии имаго (Мальш, 2006).

Исследования динамики численности лугового мотылька в глобальном масштабе ограничены невозможностью проведения регулярных учетов на территориях, разделенных большими расстояниями, тогда как на достоверность информационных сообщений можно опираться со 100% уверенностью только в периоды высокой численности лугового мотылька, когда никакое другое насекомое в сопоставимых количествах не встречается в местах учетов. Сообщения о лете лугового мотылька в различных географических пунктах Краснодарского края нам удавалось верифицировать не более чем в 10% случаев, причем именно в те годы, когда численность насекомых по нашим наблюдениям в стационарных пунктах данного региона была не ниже средней. Одно из возможных объяснений того, что в большинстве случаев мы не находили насекомых там, где они были зарегистрированы официально, заключается в быстром изменении численности локальных популяций лугового мотылька. Однако следует учитывать и тот факт, что рутинный мониторинг численности имаго вредителя со-

трудниками «Россельхозцентра» не предполагает отлов и видовую идентификацию особей, при том, что целый комплекс различных видов травяных огневок имеет отдаленное сходство внешнего вида и/или особенностей полета бабочек, включая самцов кукурузного мотылька. И мы сталкивались с такими прецедентами, когда особи кукурузного принимались за лугового мотылька даже в случае отлова образцов насекомых.

Учитывая высокие показатели жизнеспособности, выявленные у особей лугового мотылька, отловленных в 2012 г. на Юго-Западе России, и высокую численность насекомого в европейской части России, следует ожидать дальнейшего увеличения численности вредителя в 2013 году при благоприятных погодных условиях. В то же время, ожидаемое повышение численности скорее всего будет сопровождаться ростом зараженности насекомых патогенными микроорганизмами, а также усилением активности комплекса энтомофагов, что в ближайшей перспективе, вероятнее всего, приведет к постепенному затуханию вспышки размножения (в 2014-2015 гг.)

Авторы благодарны коллективу Ростовской научно-исследовательской лаборатории ВИЗР и ее заведующему В.А.Хилевскому, начальнику Белореченского отдела филиала ФГБУ «Россельхозцентр» по Краснодарскому краю Л.И.Новиковой за организационную помощь, а также директору Славянского филиала ВИЗР В.М.Калинкину за информационную поддержку. Исследования поддержаны грантами РФФИ № 12-04-00552 и №12-04-32119.

Литература

- Алехин В.Т. Луговой мотылек // Защита и карантин растений, (приложение), 2002, с. 49-71.
- Буханистая Г.Ф., Поздышева О.Г. Чрезвычайная ситуация выявила проблемы в законодательстве // Защита и карантин растений, 2009, 1, с. 14-15.
- Вронских М.Д., Ларионенко М.М., Вронских Г.Д. Временные рекомендации по борьбе с луговым мотыльком. Кишинев, Молдгипрозем, 1976, 6 с.
- Домчук Н.П., Положиева Ю.В. Нужно быть готовыми к отражению новой вспышки размножения вредителя // Защита и карантин растений, 2009, 1, с.17-19.
- Кнор И.Б. Луговой мотылек в азиатской части СССР // Защита растений, 1990, 11, с. 52-56.
- Кнор И.Б. Луговой мотылек - загадочный и непредсказуемый // Защита и карантин растений, 1998, 12, с. 12.
- Кнор И.Б., Башеев А.Н., Алексеев А.А., Киров Е.И. Влияние плотности популяции на динамику численности лугового мотылька *Loxostege sticticalis* L. (Lepidoptera, Pyralidae) // Энтотомол. обозр., 1993, 72, 2, с. 268-274.
- Кнор И.Б., Рябко Б.Я. Связь вспышек массового размножения лугового мотылька в Сибири с солнечной активностью // Изв. Сиб. отд. АН СССР, Сер. биол. наук, 1981, 5, 1, с. 113-116.
- Макарова Л.А., Доронина Г.М. Синоптический метод прогноза дальних миграций вредных насекомых. Гидрометеозиздат, СПб, 1994, 199 с.
- Макарова Л.А., Доронина Г.М. Феноклиматические закономерности развития лугового мотылька // Защита растений, 1981, 8, с. 40-41.
- Мальш Ю.М. Особенности биологии лугового мотылька в период его низкой численности на западном Кавказе. Автореф. канд. дисс. СПб - Пушкин, 2006, 20 с.
- Мальш Ю.М., Токарев Ю.С., Зверев А.А., Ситникова Н.В., Мартемьянов В.В., Фролов А.Н. Динамика численности природных популяций лугового мотылька на территории Евразии // Мат. между науч.-практ. конф. «Теория и практика интегрированной защиты растений», Прилуки, Беларусь, 2011, с. 886-887.

Машенко Н.В. Вредоносность лугового мотылька на посевах сои // Защита и карантин растений, 2009, 8, с. 34-36.

Наумова Е.Н., Горбунов Б.З., Кнор И.Б., Рожина О.В. Изучение массовых миграций бабочек лугового мотылька *Loxostege sticticalis* L. (Lepidoptera, Pyralidae) на основании анализа их элементного состава // Экология, 1994, 4, с. 75-80.

Омелюта В.П. Луговой мотылек // Защита растений, 1987, 3, с. 50-53.

Таюрская И.Я., Дашевский С.В. Хабаровский край: дело не только за мониторингом // Защита и карантин растений, 2009, 1, с. 16-17.

Токарев Ю.С., Малыш Ю.М., Дубинина Е.В., Алексеев А.Н., Фролов А.Н., Исси И.В. Значение микроспоридий для микробиологического контроля численности вредных членистоногих // Защита и карантин растений, 2007, 12, с. 14-16.

Токарев Ю.С., Малыш Ю.М., Фролов А.Н. Современные методы диагностики микроспоридий насекомых на примере лугового мотылька *Pyrausta (=Loxostege) sticticalis* L. // Высокопроизводительные и высокоточные технологии и методы фитосанитарного мониторинга. СПб, ООО «ИПЦР», 2009, с. 20-23.

Трибель С.А. Луговой мотылек. М., «Агропромиздат», 1989, 64 с.

Устенко А.А. Влияние гидротермических факторов на изменчивость хозяйственно ценных призна-

ков подсолнечника в Ростовской области. // Автореф. канд. дисс., Ростов-на-Дону, 2012, 23 с.

Фролов А.Н. Луговой мотылек угрожает сельскому хозяйству России // Защита и карантин растений, 2011, 8, с. 10-11.

Фролов А.Н., Малыш Ю.М., Токарев Ю.С. Особенности биологии и прогнозирования динамики численности лугового мотылька *Pyrausta sticticalis* L. (Lepidoptera, Pyraustidae) в период низкой его численности в Краснодарском крае // Энтотомол. обзор, 2008, 87, 2, с. 291-302.

Фролов А.Н., Саулич М.И., Малыш Ю.М., Токарев Ю.С. Луговой мотылек: цикличность многолетней динамики численности // Защита и карантин растений, 2010, 2, с. 49-53.

Поляков И.Я. Прогноз распространения вредителей с.-х. культур. Л., Колос, 1964, 326 с.

Berryman A.A. The theory and classification of outbreaks // Insect outbreaks, San Diego, Acad. Press, 1987, p. 3-30.

Chen X., Zhai B., Gong R., Yin M., Zhang Y., Zhao K. Source area of spring population of meadow moth, *Loxostege sticticalis* L. (Lepidoptera: Pyralidae), in North-east China // Acta Ecol. Sin., 2008, 48, 4, p. 1521-1535.

Jiang X.-F., Cao W.-J., Zhang L., Luo L.-Z. Beet webworm (Lepidoptera: Pyralidae) migration in China: evidence from genetic markers // Environ. Entomol., 2010, 39, 1, p. 232-242.

POPULATION DYNAMICS OF *LOXOSTEGE STICTICALIS* IN THE SOUTH OF THE EUROPEAN PART OF RUSSIA IN 2003–2012

Y.M.Malysh, Y.S.Tokarev, A.A.Zverev, M.I.Saulich, Y.A.Zakharova, Y.B.Akhanaev, A.N.Frolov

Observations on the population dynamics of the Beet Webworm were performed in Krasnodar Territory and Rostov Region in 2003–2012. The first two years the pest showed low abundance and minimal scores of average fecundity (19-130 eggs per female) and viability (42-77% egg survival, 2-6% IV instar larvae survival) and maximal prevalence rates of microsporidia. The increase in abundance was followed by augmentation of viability of the insect preceded by a rapid decrease of microsporidia infection rates in 2005-2006. However, in 2007 the abundance, fecundity (55 eggs per female) and IV instar larvae survival (10%) of the Beet Webworm decreased drastically. Coupled with unfavorable weather conditions, this has seemingly led to the virtually total absence of the pest in the observation points in 2008 and 2009. The appearance of moths in the second half of summer of 2010 coincided with (a) absence of drought and (b) translocation of the pest outbreak epicenter from Asian Russia to the European part of Russia, so that the abundance and viability started to increase, while microsporidia were absent. As a result, in 2012 the population density reached its maximum for the 10 years, mass flight of moths lasted for 3 months, averaged fecundity exceeded 260 eggs per female and survival of eggs and IV instar larvae reached 100%. Further increase in the pest population density is expected in south-western Russia in 2013 under the favorable weather conditions. However, further increase of the insect numbers seems to be accompanied by growth of pathogenic microorganism incidence, and also by rise of entomophage activity.

Keywords: *Loxostege sticticalis*, population dynamics, southern Russia.

А.Н.Фролов, д.б.н., профессор, vizrspp@email.ru

Ю.М.Малыш, к.б.н., Ю.С.Токарев, к.б.н.

А.А.Зверев, к.б.н., М.И.Саулич, к.б.н.

Ю.А.Захарова, к.б.н., Ю.Б.Аханаев, аспирант

УДК 632.27:633.31

ВЕДЬМИНА МЕТЛА ЛЮЦЕРНЫ (ФИТОПЛАЗМОЗ): ЭТИОЛОГИЯ БОЛЕЗНИ, СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ

Д.З. Богоутдинов

Самарская государственная сельскохозяйственная академия, п. Усть-Кинельский

Приводятся данные о видовой принадлежности возбудителей и их переносчиков в этиологии ведьминой метлы люцерны в России и за рубежом. Рассмотрены альтернативные пути циркуляции заболевания в агроценозе. Впервые в России (Самарская область) в растениях люцерны (*Medicago sativa* L.) с признаками ведьминой метлы выявлены фитоплазмы, принадлежащие к группе столбура 16SrXII-A. Обосновано положение о возможной связи фитоплазменных заболеваний многолетних бобовых трав и пасленовых культур, а также совпадении ареалов их распространения и вредоносности. Фитоплазмы также выявлены в многолетних бобовых растениях: акации белой (*Robinia pseudoacacia* L.) и вязеля пестрого (*Coronilla varia* L.), а также в повилике полевой (*Cuscuta campestris* Yuncck.) - группы столбура (16SrXII-A), в растении мышиного горошка (*Vicia cracca* L.) - группы желтухи астр (16SrI) и в люцерне хмелевидной (*Medicago lupulina* L.) - группы X болезни (16SrIII).

Ключевые слова: ведьмина метла люцерны, столбур пасленовых, ареалы распространения и вредоносности, фитоплазмы: столбура (16SrXII-A), желтухи астр (16SrI), группы X болезни (16SrIII), векторы, псиллиды, цикады, клопы, резерватеры, передача повиликой, семенами.

В России и сопредельных государствах на многолетних бобовых травах наиболее вредоносным заболеванием является фитоплазмоз (ФП): «ведьмина метла» люцерны (ВМЛ). Заболевание имеет природноочаговый характер с устойчивой циркулирующей патогена в агроценозах.

Впервые данное заболевание в СССР было зарегистрировано на Алтае (Давыдов, 1949), а в последующем в Казахстане (Казанский, Качалова, 1952) и в других регионах СССР. Экономическая значимость заболевания обусловила привлечение широкого круга вирусологов к изучению этиологии и эпифитотиологии ВМЛ: в ВИЗР (Богатыренко, 1977; Ледовская, 1984; Власов, 1987,1990; Файзиева, 1991; Хорошева, 1992), в Средней Азии (Тургунбекова, Юдакова, 1975; Горбунова и др., 1978,1980; Малютина, 1978; Ледовская, 1979,1984; Файзиева, 1991), в Казахстане (Гольдин, 1969; Елисева и др., 1978) и в Поволжье (Леонтьева, Леонтьева, 1978; Бгашев, 1979; Файзиева, 1991; Хорошева, 1992,2002; Богоутдинов, 1995,2000;). Вирусологами были установлены ФП, природа и переносчик заболевания, характер циркуляции в природе, приемы защиты культуры, в т.ч. вопросы селекции сортов на устойчивость.

Ареал заболевания включает Волгоградскую, Новосибирскую, Пензенскую, Ростовскую, Самарскую, Саратовскую, Ульяновскую области, Алтайский край, Северный Кавказ, юг Татарстана, а также Казахстан, Киргизию, Узбекистан и Украину.

ФП заболевания люцерны известны также в Австралии, Аргентине, Европе, Индии, Омане, Саудовской Аравии, Турции и США (Surganayana et al., 1996; Wang et al., 2001; Khan, 2002; Gur, 2007; Valiunas et al, 2009;).

ВМЛ приводит к образованию многочисленных побегов с редуцированными листьями и репродуктивными органами. Вес вегетативных органов и семян снижается более чем на 50%, а при сильном развитии заболевания соцветия не образуются. Филлодия, характерная для фитоплазмозов, редкое явление для данного заболевания, - в Самарской области встречалась однажды за 20 лет наблюдений.

Ежегодный урон в Австралии от ВМЛ в семеноводстве люцерны составляет \$7 млн, а в Султанате Оман они исчисляются в 480 тыс. т, и в стоимостном выражении \$120 млн (Khan et al., 2002; Gurr et al., 2007).

Из 416 видов растений с признаками фитоплазмозов (ФП), зарегистрированных нами в России, 36 видов относится к семейству бобовых. По масштабу распространения и вредоносности именно на люцерне ВМЛ является наиболее экономически значимым заболеванием. Ранее установлено, что основным переносчиком заболевания является люцерновая псиллида (медяница, листоблошка) - *Cyamophila medicaginis* Ands (Казанский, Качалова, 1952).

Изучение фауны люцерного поля в богарных условиях Самарской области выявило, что несмотря на широкое распространение заболевания, псиллиды встречались редко, а в отдельные сезоны отсутствовали. Вместе с тем, среди сосущих насекомых широко представлены клопы и цикадки, из них цикадки *Aphrodes bicinctus* Schrank, *Euscelis plebejus* Fall. и *Phylaeus spumarius* L. экспериментально установлены как возможные переносчики ведьминой метлы люцерны, а клопы люцерновый *Adelphocoris lineolatus* Goeze и луговой *Lygus pratensis* L. - как дополнительные векторы вируса мозаики люцерны.

До сих пор в России не было сведений о видовой представленности ФП - возбудителей ВМЛ. В 2012 г. образцы люцерны и других многолетних бобовых растений с признаками желтух из Самарской области были проанализированы во ВНИИФ на присутствие фитоплазм. В растениях люцерны посевной (*Medicago sativa* L.), вязаля пестрого (*Coronilla varia* L.), акации белой (*Robinia pseudoacacia* L.) и повилики полевой (*Cuscuta campestris*) были выявлены фитоплазмы группы столбура (16SrXII-A), в растении мышиного горошка (*Vicia cracca* L.) - группы желтухи астр (16SrI) и в люцерне хмелевидной (*Medicago lupulina* L.) - группы X-болезни (16SrIII).

Таким образом, в образцах люцерны посевной с признаками ВМЛ выявлены только фитоплазмы группы столбура. Следует упомянуть о дискуссии по поводу связи возбудителей столбура пасленовых

и ведьминой метлы люцерны, возникшей среди вирусологов в начале 1990-х годов. В Поволжье и Средней Азии ареалы распространения и вредоносности столбура и ведьминой метлы совпадают. Однако, в 1989-1991 гг. при обследовании посевов люцерны в Грозненском и Ачхой-Мартановском районах Чечни, в условиях эпифитотии столбура пасленовых, типичные признаки ВМЛ на люцерне не были выявлены (Файзиева, 1991). Хотя повсеместно признаки фитоплазмозов регистрировались на других многолетних бобовых: клевере луговом - *Trifolium pratense* L., гебелии лисохвостной - *Goebelia alopecuroides* (L.) Bge., аморфе кустарниковой - *Amorpha fruticosa* Pursh. и белой акации - *Robinia pseudoacacia* L. (Богоутдинов, 1992). Анализируя данный факт, вирусологи пришли к ошибочному заключению о нетождественности возбудителей столбура и ведьминой метлы и ареалов их распространения.

Поэтому следует уточнить особенности проявления ВМЛ. Характерные признаки заболевания проявляются чаще в середине и в конце вегетации, после укусов, а также на старовозрастных и широкорядных посевах. В условиях засухи больные растения истощены и проявляют признаки карликовости, а повышенная кустистость может не быть выраженной. При достаточной влагообеспеченности ярко проявляется пролиферативный эффект, выражающийся повышенным побегообразованием. Если погодные условия или приемы технологии (орошение) благоприятствуют росту люцерны, признаки заболевания могут не проявляться или быть слабыми. В сезоны или в районах с повышенным увлажнением и на молодых посевах признаки ВМЛ могут проявляться в ранне-осенний период, с понижением ночной температуры. Так, в Ленинградской области признаки фитоплазмозов на клевере, люцерне, козлятнике, доннике и люпине наблюдались чаще в сентябре, когда пониженные ночные температуры создают условия физиологической сухости,

затрудняющие впитывание влаги корнями. В районах с избыточным увлажнением на многолетних бобовых чаще наблюдаются видоизменения цветков - виресценция, филлодия и их пролиферация, отсутствующие в аридных условиях.

ФП сохраняются в зимний период в корнях многолетних растений, весной требуется сравнительно длительный период для перехода патогенов в вегетативные органы. Необходимо также время для их размножения и достижения высоких концентраций, определяющих проявление признаков заболевания. Патологический эффект обусловлен тем, что тела ФП, закупоривая ситовидные элементы флоэмы, создают препятствие для оттока продуктов фотосинтеза и приводят к дисбалансу эндогормонов, главным образом ауксинов. Все это и определяет комплекс патологических эффектов, характерных для желтух. Засушливая, жаркая погода благоприятствует размножению фитоплазм, а также способствует быстрому проявлению признаков заболевания, так как недостаток почвенной влаги и повышенная транспирация увеличивают концентрацию и патогена, и гормонов. И наоборот, при умеренной температуре и достаточной влагообеспеченности заболевание может не проявляться. Поэтому даже методы молекулярной диагностики не всегда выявляют ФП в ранее установленных инфицированных многолетних растениях, так как ФП к моменту взятия образцов не достигли верхнего яруса растений, обычно используемого для анализа, так и вследствие их низкой концентрации.

Таким образом, в 90-х годах в Чечне исследователи столкнулись с фактом латентного носительства ФП при благоприятной влагообеспеченности растений.

Идентификация возбудителя ВМЛ в Самарской области свидетельствует о возможной идентичности возбудителей и ареалов столбура пасленовых и ВМЛ. Поскольку люцерна является незаменимой культурой в орошаемых овощных севооборотах пасленовых, она может быть глав-

ным резерватом возбудителей столбура. Обнаружение ФП других групп 16SrI и 16SrIII в растениях мышиного горошка и люцерны хмелевидной не опровергает данного вывода, так как данные виды ФП также обнаружены и в пасленовых растениях с признаками желтух (Богоутдинов и др., 2008; Можяева и др., 2008). Выявление ФП столбура в растении-паразите повилике полевой лишней раз подтверждает факт ее участия в распространении возбудителей.

За рубежом в качестве возбудителей заболеваний люцерны выявлены ФП групп: 16SrVII (Аргентина, Conci et al., 2005), 16SrVI, 16SrXII-A (Италия, Marcone et al., 1997), 16SrI (Литва, Valuinis et al., 2001), 16SrII, 16SrXII-B (Австралия, Pilkington et al., 2004). В Италии и Австралии возбудителями фитоплазмозов пасленовых и бобовых также как и России, могут быть ФП группы столбура 16SrXII. Переносчиками фитоплазменных заболеваний многолетних бобовых выявлены только цикадки: в Австралии *Orosius argentatus* Evans на люцерне и *Anaceratagallia torrida* Ewans. на клевере, в Азии *Nesophrosyne orientalis* Matsumura на бобах и нуте, в Иране *Orosius orientalis* Matsumura, в Европе *Euscelis lineolatus* Brull., *Macrosteles cirstata* Ribaut., *Macrosteles laevis* Ribaut., *Aphrodes bicincta* Schrank., *Aprodes albifrons* Linnaeus., *Euscelidius variegatus* Kirschbaum., *Euscelis incisus* Kirschbaum (=plebeja) на клевере, в Англии *Loepotettix dilutior* Kirschbaum, *Macrosteles viridigrieseus* Edwards. и *Euscelis incisus* Kirschbaum (=plebeja) на клевере и в Японии *Macrosteles viridigrieseus* Edwards на клевере (Weintraub, Beanland, 2006). Принимая во внимание родство возбудителей столбура и ведьминой метлы люцерны, в России переносчиками ВМЛ могут быть векторы столбура, установленные ранее: *Hyalesthes obsoletus* (Сухов, Вовк, 1946), *Phylaenus spumarius*, *Cicadella viridis* (Богоутдинов,

1992), *Aphrodes bicincta*, *Euscelis incisus* (=plebeja), *Pentastiridius leporinus* (Богоутдинов, 2000), *Macrosteles laevis*, *Empoasca pteridis* (Богоутдинов и др., 2004). Все эти виды цикад являются полифагами и выявлялись нами и на посевах многолетних бобовых трав.

«Бомбой» последнего десятилетия явилось установление передачи ФП семенами ряда культур, в том числе возбудителей ВМЛ в Омане и Австралии (Khan et al., 2002, 2003; Gur et al., 2007). Одной из характеристик фитоплазм ранее являлось отсутствие передачи возбудителей семенами растений. При изучении ФП растений в Самарской области нами исследовался вопрос семенной передачи ВМЛ, столбура и круглолистности картофеля, столбура томатов, перца и дурмана вонючего. Ни в одном из случаев не получено достоверных результатов по передаче ФП семенами. Семена с фитоплазменных растений во всех случаях имели низкую всхожесть, а проростки обладали низкой приживаемостью. Выращенные в условиях изоляции (теплицы) растения никогда не проявляли признаков фитоплазменных заболеваний, хотя отдельные экземпляры имели признаки уродливости. Часть растений высаживалась в открытый грунт. Растения люцерны в открытом грунте наблюдались 2-3 года, и даже в этом случае признаки ВМЛ не проявились. Исключение составили растения дурмана вонючего, полученные из семян, собранных с пораженных столбуром растений. На 20% сеянцев проявился столбур, хотя на растениях контрольного варианта и других видов пасленовых признаков фитоплазмозов не было. Мы посчитали это проявлением свойства восприимчивости к столбуру данных особей дурмана. В связи с этим возможность передачи возбудителей фитоплазмозов семенами растений следует исследовать с применением методов молекулярной диагностики. Это может иметь большое значение при селекции и семеноводстве культур и расширить представление об эпифитотиологии

заболеваний.

Интересен факт выявления новых нетипичных видов переносчиков для отдельных ФП. Считалось, что основными переносчиками ФП являются только флоэмопитающиеся цикадки и псиллиды. Для отдельных видов фитоплазмозов за рубежом в качестве переносчиков выявлены и клопы. На Северном Кавказе Е.Т.Неклюдовой и С.П.Диким (1973) была также показана возможность передачи столбура полевыми клопами. Поскольку эксперимент с клопами не был повторен, среди вирусологов полученные данные вызвали сомнение. В 1990 г. в Чечне нами в качестве переносчиков столбура установлены ксилемопитающиеся цикадки: пенница (*Phylaeus spumarius* L.) и зеленая цикадка (*Cicadella viridis* L.). Данный факт также вызывал критику зарубежных исследователей. Многолетние эксперименты по передаче фитоплазмозов зеленой цикадкой и пенницей в Самарской области были положительными только в отношении последнего вида. Молекулярная идентификация ФП в цикадах также подтвердила факт наличия фитоплазм только в пеннице (Girsova et al., 2010). Возможно при многолетней эпифитотии, интенсивной и широкой зараженности многолетних растений ФП они способны переходить и в ткани ксилемы, что и обуславливает возможность их передачи сочными насекомыми. Подтверждение было получено для ряда ФП заболеваний при электронном микроскопировании сосудов пораженных растений.

В дополнение к этому следует отметить, что ксилему сосущие цикадки могут быть переносчиками опасных ксилемобитающих бактерий, в частности *Xylella fascidiosa*, вызывающей серьезные заболевания винограда, персика, древесных, люцерны и других растений. В частности, на люцерне этот возбудитель вызывает карликовость (Nail et al., 2010). Данный вид бактерии является карантинным объектом для стран Евросоюза.

Хотя идентификация этой бактерии в

России не проводилась, морфологически схожие бактерии выявлялись в растениях и в цикадках *Cicadella viridis* и *Phylarnus spumarius* при электронном микрокопировании (Сургучева, Федотина, 1978; Федотина, 1978; Богоутдинов, 1992). Симптомы карликовости часто встречаются в Поволжье, особенно на старовозрастных посевах люцерны. Желтухи растений часто образуют сложные ассоциации с другими вредными организмами. Так, вирусы, вызывая мозаики, способны привлекать переносчиков, а также усиливать патогенез растений. В люцерне с признаками ВМЛ часто встречаются вирус мозаики люцерны, вирус полевой мозаики огурца и некоторые вирусы картофеля. Агроекоз люцерны, будучи многолетним образованием, может служить резерватом многих векторофильных инфекций культурных растений. В Поволжье вирусная мозаика поражает от 20 до 80% растений (Паршин, 1974; Станюлис и др., 1974, Власов, Ларина, 1982; Ледовская, 1984; Навалинскене, 1994; Богоутдинов, Зудилин, 2000; Келдыш, Помазков, 2003; Гнутова, 2009; Фоминых и др., 2012).

В растениях с патологией типа желтух могут участвовать и другие виды бактерий, в т.ч., относящихся к симбионтам переносчиков (Богоутдинов, 1992, 2005; Самсонова, Богоутдинов, 1993). При недавних исследованиях за рубежом, наряду с ФП, выявлены бактерии *Candidatus Blochmannia* в растениях земляники с признаками краевого хлороза листьев; *Candidatus Arsenophonus phytopathogenicus* в свекле с заболеванием синдром "basses richesses" и цикадке-переносчике *Pentastiridius leporinus*; *Candidatus Liberibacter asiaticus* в цитрусовых с заболеванием "huanglongbing" и псиллиде-переносчике *Diaphorina citri*; *Candidatus Liberibacter solanacearum* в картофеле с заболеванием "зебра-чипсы" и векторе псиллиде *Bactericera cockerelli*, а также в моркови (Abad, 2008; Danet et al., 2010; Ammar et al., 2011; Bressan et al., 2011; Munyaneza et al., 2012). Отмечены флуктуации данных видов во времени,

пространстве и в пределах растений.

В Бургундии переносчиком заболевания свеклы считалась цикадка *Pentastiridius beieri* Wanger., но при сравнительном морфологическом и генетическом исследовании образцов французских популяций цикадки и из Самары было установлено, что они принадлежат к одному виду *Pentastiridius leporinus* L. (Bressan et al., 2009). Данный вид ранее был нами установлен как возможный переносчик столбура пасленовых, а во Франции, наряду с ФП столбура, он является вектором бактерий *Arsenophonus phytopathogenicus*, которые в отдельные годы могут доминировать. Принимая во внимание генетическое родство бургундских и самарских популяций данной цикадки, следует ожидать подобной смешанной инфекции и при заболеваниях желтух в Самарской области и в Поволжье. Попытки молекулярного выявления ФП в растениях люцерны с признаками ведьминой метлы предпринимались нами и ранее, но были безуспешными из-за контаминации образцов другими бактериями. Это, вероятно, является косвенным доказательством возможной неоднородности возбудителей ВМЛ. Расширение молекулярных исследований позволит раскрыть поливидовую природу и других желтух растений, в т.ч. ВМЛ.

Вирусно-фитоплазменные инфекции, будучи внутриклеточными популяциями генерализованного типа распространения, оказывают влияние на все консортные связи культуры. Растения люцерны с таким типом инфекций становятся более чувствительными к другим биологическим агентам и абиотическим факторам, что приводит к преждевременному отмиранию и изреживанию травостоя.

Таким образом, ВМЛ как патология люцерны может представлять собой сложный синдром, обусловленный неоднородностью возбудителей, а их участие и взаимовлияния могут изменяться во времени и пространстве. Посевы люцерны (и других бобовых трав), как многолетние

моновидовые ценозы в ареалах вредоносности фитоплазменных и вирусных заболеваний, могут аккумулировать патогенно-векторные комплексы не только специализированных вредных организмов, но и полифагов с увеличивающимся со сроком использования культуры объемом. Следовательно, агроценоз люцерны может создавать напряженную фитосанитарную ситуацию в системе агробиогеоценоза в целом.

Поэтому в ареалах вредоносности столбура и ведьминой метлы следует применять комплекс защитных мероприятий, направленный против всех сосущих насекомых (клопы, псиллиды, тли, цика-

ды) и включающий пространственную изоляцию старовозрастных и новых посевов культуры или других многолетних трав, оптимально высокую густоту травостоя, совмещение укосов с начальным и стадиями развития сосущих насекомых, орошение методом дождевания, поливные посевы и устойчивые сорта, уничтожение очагов растений-паразитов, а также ограничение срока использования посевов до 3 лет. Семеноводство культуры следует размещать вне зон вредоносности ВМЛ и сопутствующих вирусно-бактериальных инфекций с соблюдением мероприятий, ограничивающих заселение посевов сосущими насекомыми.

Автор выражает благодарность сотрудникам ВНИИФ К.А.Можаевой, Н.В.Гирсовой и Т.Б.Кастальевой за проведенные молекулярные исследования образцов растений.

Литература

- Бгашев В.Л., Карабахян Р.А., Ледовская Н.И. Основные микоплазменные заболевания пасленовых и бобовых культур в южных районах СССР // Микоплазменные болезни растений. Тр. ВИЗР. Л., 1979, с.77-80.
- Богатыренко Т.Н. Диагностика микоплазмозов люцерны и клевера. Автореф. канд. дисс., Л., 1977, 20 с.
- Богоутдинов Д.З. Обоснование и разработка мер борьбы со столбуром томатов в Чечено-Ингушетии. Автореф. канд. дисс., ВИЗР, СПб, 1992, 15 с.
- Богоутдинов Д.З. Сравнительное изучение желтух растений в условиях Самарской области // Тезисы докл. Всеросс. съезда по защите растений. СПб, 1995, с. 32-33.
- Богоутдинов Д.З. Фауна насекомых, возможных переносчиков желтух с.-х. растений // Сб. трудов СГСХА, Самара, 1997, с. 153-154.
- Богоутдинов Д.З. Столбур пасленовых на севере его ареала // Доклады РАСХН2002, , 6, с. 22-23.
- Богоутдинов Д.З. Эволюционные аспекты природной очаговости фитоплазмозов // Сб. науч. трудов ВИЗР, СПб, 2005, с. 44-51.
- Богоутдинов Д.З. Роль цикадовых в агроценозах пасленовых культур // Защита и карантин растений, 2012, 5, с. 45-46.
- Богоутдинов Д.З., Валюнас Д., Навалинскене М., Самуйгене М. О видовой идентификации возбудителей фитоплазмозов пасленовых культур // Сельскохозяйственная биология, 2008, 1, с. 77-80.
- Богоутдинов Д.З., Зудилин С.Н. Ведьмина метла и мозаика на люцерне посевной и козлятнике восточном // АгроXXI, 2000, 12, с.14-16.
- Богоутдинов Д.З., Осадча О.А. Переносчики столбура пасленовых культур // Агро XXI, 2002, 7, с. 12.
- Богоутдинов Д.З., Паршин В.Г., Барбаричкий А.Ю. Рекомендации по защите овощных культур и картофеля от столбура. Ростов-на-Дону, 2004, 15 с.
- Власов Ю.И., Ларина Э.И. Сельскохозяйственная вирусология. М., Колос, 1982, 238 с.
- Власов Ю.И., Самсонова Л.Н., Лебедев В.Б., Васькин Д.В. Рекомендации по защите люцерны от микоплазменной болезни - карликовости в Нижнем Поволжье. Саратов, 1987, 24 с.
- Власов Ю.И., Самсонова Л.Н., Файзиева Г.Б. О семеноводстве люцерны в связи с микоплазменным заболеванием «ведьминой метлой» // Тез. докл. научно-практ. семинара. Ростов-на-Дону, 1989, с. 55-56.
- Власов Ю.И., Васькин Д.В., Еремин В.Г., Дьячук А.Л. «Ведьмина метла» карликовость люцерны (основные сведения о заболевании, методах изучения, мерах борьбы с ним). Саратов, 1990, 90 с.
- Власов Ю.И., Самсонова Л.Н., Богоутдинов Д.З. Современные представления о циркуляции столбура томатов в Чечено-Ингушетии // Доклады ВАСХНИЛ, 1992, 4, с. 23-24.
- Гольдин М.И., Елисеева З.Н. Вирусные заболевания люцерны в Алма-Атинской области // Тр. инст. микроб. и вирус. АН Каз.ССР, Алма-Ата, 1969, 12, с. 114-116.
- Горбунова Н.И., Шевцова Л.Б., Шевякова М.И., Давыдкина Л.Н., Брызгалова И.Ф. Карликовость люцерны в Средней Азии // Вирусные болезни сельскохозяйственных растений и меры борьбы с ними. Тез. докл. Всесоюз. совещ. М., 1978, с.169-170.
- Горбунова Н.И., Шевцова Л.Б., Шевякова М.И., Давыдкина Л.Н., Брызгалова И.Ф., Бактикова Р.Ф. Микоплазмы люцерны в Средней Азии // Вирусные болезни сельскохозяйственных культур. М., 1980, с. 76-83.
- Гумарова Х.Ф., Горбунова Н.И. Выделение и культивирование *Mycoplasma* из люцерны с

- симптомами карликовости // Вирусные болезни сельскохозяйственных растений и меры борьбы с ними. Тезисы докл. Всесоюз. совещ. М., 1978, с. 210.
- Гнутова Р.В. Таксономия вирусов Дальнего Востока России. Владивосток, Дальнаука, 2009, 467 с.
- Давыдов П.Н. Болезнь люцерны "ведьмины метлы" // Селекция и семеноводство, 1949, 9, с. 72.
- Дьяконов К.П. Роль массовых насекомых-вредителей в инвазии ряда фитопатогенных вирусов // Чтения памяти А.И.Куренцова. Владивосток, 2000, 10, с. 5-16.
- Елисева З.Н., Тулегенов Т.А., Ахатова Ф.Х. Вирусные болезни бобовых культур на юго-востоке Казахстана. Алма-Ата, 1978, 126 с.
- Казанский А.Р., Качалова Н.Р. Опасное вирусное заболевание люцерны в Казахстане // Советская агрономия, 1952, 6, с. 60-67.
- Келдыш М.А., Помазков Ю.И. Вирусы, виоиды и микоплазмы растений. М., РУДН, 2003, 155 с.
- Ледовская Н.И. Вирусные и микоплазменные болезни люцерны в Киргизской ССР. Автореф. канд. дисс. Л., Пушкин, ВИЗР, 1984, 18 с.
- Леонтьева Ю.А., Леонтьева Г.В., Макеева А.М. Распространение и вредоносность метельчатости люцерны в Куйбышевской области // Селекция и защита растений. Куйбышев, 1978, с. 18-21.
- Малютин Р.М. Вирусные и микоплазменные болезни растений в Киргизии // Вопросы агрономии. Фрунзе, 1978, с. 119-123.
- Можаева К.А., Кастальева Т.Б., Гирсова Н.В., Богоутдинов Д.З. Изучение фитоплазменных болезней картофеля // Защита и карантин растений, 2008, 11, с. 38-41.
- Можаева К.А., Кастальева Т.Б., Гирсова Н.В., Богоутдинов Д.З. Фитоплазменные болезни картофеля // Картофельводство: результаты исследований, инновации, практический опыт. Материалы научно-практической конференции и координационного совещания "Научное обеспечение и инновационное развитие картофелеводства". РАСХН, ВНИИКС; под ред. Е.А.Симакова. М., 2008, 2, с. 48-58.
- Навалинскене М. Вирусы цветочных культур. Автореф. докт. дисс., Вильнюс, 1994, 83 с.
- Неклюдова Е.Т., Дикий С.П. Полевые клопы - переносчики столбура пасленовых // Труды по прикладной ботанике, генетике, селекции, 1973, 50, 2, с. 36-39.
- Паршин В.Г. Природные очаги огуречного вируса I и их роль в развитии вирусных эпифитотий. Автореф. канд. дисс. ВИЗР, Л., 1974, 25 с.
- Самсонова Л.Н., Богоутдинов Д.З. Роль смешанных инфекций при заболевании томатов столбуром // Вирусные эпифитотии и пути их предупреждения. Сб. науч. трудов ВИЗР, СПб, 1993, с. 49-54.
- Станюлис Ю.П. Вирусные болезни бобовых культур в Литве // Вирусы и вирусные болезни растений. Киев, Наукова думка, 1974, с. 210-213.
- Сургучева Н.А., Федотина В.Л. Патология растительных клеток при микоплазмозах // Электронная микроскопия в ботанических исследованиях. Тез. докл. IV Всесоюз. симпозиум, Рига, 1978, с. 256-257.
- Тургунбекова З.Т., Юдакова А.И. Болезни и их влияние на семенную продуктивность люцерны в условиях Чуйской долины Киргизии // Тезисы докл. научн.-практ. конференции молодых ученых Кирг. НИИЗР, Фрунзе, 1975, с. 91-92.
- Хорошева Т.М. «Ведьмина метла» люцерны в Поволжье и пути повышения устойчивости растений к болезни. Автореф. канд. дисс. ВИЗР, Л.-Пушкин. 1992, 19 с.
- Хорошева Т.М. Ведьмина метла люцерны в Поволжье // Агро XXI, 2002, 6, с. 6.
- Цыпленков А.Е. Микоплазмы и риккетсии - возможные возбудители желтух растений // С.-х. биология, 3, 1976, с. 337-346.
- Файзилова Г.Б. Биологическое обоснование защиты люцерны от микоплазменной болезни - «ведьмина метла». Автореф. канд. дисс. ВИЗР, Л.-Пушкин, 1991, 18 с.
- Федотина В.Л. Вирусные частицы во флоэмной ткани желтушной моркови, содержащей МПО // Биологические науки, 1976, 4, с. 25-29.
- Фоминых Т.С., Богоутдинов Д.З., Иванова Г.П., Белых Е.Б. и др. Система мероприятий по защите овощных культур от вирусных и фитоплазменных болезней в условиях Астраханской области РФ. Астрахань, 2012, 51 с.
- Филатов В.М., Сургай И.О. До питання вивчення фенології та динаміки численості листоблішки (Cymopilla medicaginis Andr.: Homoptera, Psyllidae) у Центральному Степу України // Вісник Харківського національного аграрного університету. Серія «Ентомологія та фітопатологія», 2008, 8, с. 143-146.
- Abad J.A., Bandhla M., French-Monar R.D., Liefting L.W., Clover G.R.G. First report of the detection of 'Candidatus Liberibacter' species in Zebra chip disease-infected potato plants in the United States // Plant Disease, 2008, 93(1), p. 108.
- Ammar El - D., Shatters R.G., Lynch C., Hall D.G. Detection and relative titer of candidatus liberibacter asiaticus in salivary glands and alimentary canal of Diaphorina citri (Ymtiptera: Psyllidae) vector of citrus Huanglongbing disease // Annals of the entomological society of America, 2011, 104 (3), p. 526-533.
- Bressan A., Holzinger WE, Nusillard B., Semétey O, Gatineau F, Simonato M, Boudon-Padieu E. Identification and biological traits of a planthopper from the genus Pentastiridius (Hemiptera: Cixiidae) adapted to an annual cropping rotation // European J. of Entomology, 2009, 106, p. 405-413.
- Bressan A., Moral García F.J., Boudon-Padieu E. The prevalence of 'Candidatus Arsenophonus phytopathogenicus' infecting the planthopper Pentastiridius leporinus (Hemiptera: Cixiidae) increase nonlinearly with the population abundance in sugar beet fields // Environ Entomology, 2011, 40(6), p. 1345-1352.
- Consi L., Menoguzzi N., Guldeano E., Torres L., Nome C., Nome S. Detection and molecular characterization of alfalfa phytoplasma in Argentina - that represents a new subgroup in the 16Sr DNA ash yellow group (Cand. Phyt. Fraxini) // European J. Plant pathology, 2005, 52, p. 267-276.
- Danet J.-L., Fimbiau S., Prommier J.-J., Conture C, Fossac X. Detection of phloem restricted bacteria responsible for strawberry marginal chlorosis by real-time PCR in single assay // 21st International confer-

ence on virus and other graft transmission diseases of fruit crops. *Julius-Kirhn Archiv*, 427, 2010, p. 35-38.

Girsova N., Mozhaeva K., Kastalyeva T., Owens R., Lee I.-M. Diversity of phytoplasmas infecting cultural crops and weeds in Russia and the potential vectors // 18th Congress of the International Organization for Mycoplasmaology (IOM), Italy, 2010, p. 123.

Gurr G.M., Getachew M.A., Fletcher M.J., Mitchell A., Nicandrew A., Pilkington J. Australian luserne yellow disease: testing and extension of disease management strategies // RIRDC publication, 2007, 607, p. 120.

Hail D.J., Michael O.F., Laurie I.N., Marshall P., Body J., Bextini B. Detection and analysis of the bacterium, *Xylella fastidiosa*, in glass-winged sharpshooter, *Homalodisca vitripennis*, population in Texas // *J. of in section science*, 2010, 10, p. 168.

Khan A.J., Botti S., Paltzini S., A.I.-Subhi A.M., Bertaccini A.F. Phytoplasma in alfalfa seedlings; infected or contaminated seeds? // In abstracts 14th International Organization of mycoplasma conference, Vienna, Austria, 2002, p. 148.

Khan A.J., Botti S., A.I.-Subhi A.M., Guntersen-Ribdal D.E., Bertaccini A.F. Molecular identification of a new Phytoplasma associated with alfalfa witches' broom in Oman // *Phytopathology*, 2002, 92, p. 1038-1047.

Khan A.J., Lee R.F., Hatung J. Confirming seed transmission of witches broom diseases of lime // 8th International congress of plant pathology, 2003, p. 281.

Marcone C., Rogozzino A., Seemuller E. Detection and identification of phytoplasmas in yellows diseased weeds in Italy // *Plant pathology*, 1997, 46, p. 530-537.

Munyanze J.E., Sengoda V.G., Stegmark R., Arvidsson A.K., Anderbrant O., Yuvaraj J.K., Ramert S., Nissinen A. First report of 'Candidatus Liberibacter solanacearum' associated with psyllid-affected carrots in Sweden // *Plant Disease*, 2012, 96(3), p. 453.

Pilkington L.G., Gurr G.M., Fletcher M.J., Nikandrow A., Elliott E. Occurrence and severity of lucern yellows disease in Australian lucern seed crops // *Australian plant Pathology*, 1999, 28, p. 253-259.

Pilkington L.G., Gurr G.M., Fletcher M.J., Nikandrow A., Elliott E., Nicol H.J. Vector status of the leafhopper species for Australian lucern yellows phytoplasma // *Australasian Journal of Entomology*, 2004, 43, p. 366-373.

Surganayana V., Singh S., Muniyappa V., Redy H. Little leaf of Medicago - a new phytoplasma disease in India // *J. of tropical plant diseases*, 1996, 14, p. 167-171.

Valiunas D., Jomantiene R., Davis R.E., Sindarovicene I., Alminaite A., Staniulis J. Molecular detection and characterization phytoplasmas infecting vegetables, legumes ornamental plants in Lithuania // *Transection of the Estonian agricultural university (Agronomy)*, 2009, p. 220-223.

Wang K., Hiruki J. Use heteroduplex mobility assay for identification and differentiation phytoplasmas in the aster yellows group and the clover proliferation group // *Phytopathology*, 2001, 91, p. 546-552.

Weintraub Ph.G., Beanland LeAnn. Insect vectors of phytoplasmas. Supplemental material // *Annual review entomology*, 2006, 51, p. 91-111.

PHYTOPLASMA DISEASES OF ALFALFA: ETIOLOGY AND STATE OF KNOWLEDGE

D.Z. Bogoutdinov

Data on species composition of phytoplasma agents and their vectors are reviewed. The alternative ways of the disease circulation in alfalfa fields are examined. The phytoplasmosis symptoms are revealed for the first time in Russia on alfalfa with phytoplasmas belonging to the group Stolbur 16SrXII- A. The possible relation of the phytoplasma diseases of perennial bean grasses and solanaceous crops is substantiated, as well as coincidence of their areas of propagation and harmfulness. Phytoplasmas are revealed in the perennial bean plants *Robinia pseudoacacia* L., *Coronilla varia* L. and *Cuscuta campestris* Yunck. (the group Stolbur 16SrXII-A), in *Vicia cracca* L. (the group aster yellows 16SrI) and in *Medicago lupulina* L. (the group X-disease 16SrIII).

Keywords: phytoplasma disease of alfalfa, stolbur of Solanaceae, area of propagation and harmfulness, vector, psilids, cicadas, reservation.

Д.З.Богоутдинов, к.б.н.,
bogoutdinov@list.ru

УДК 632.938.1:633.11

ИДЕНТИФИКАЦИЯ Lr-ГЕНОВ У ОБРАЗЦОВ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ, УСТОЙЧИВЫХ К ВОЗБУДИТЕЛЮ БУРОЙ РЖАВЧИНЫ В УСЛОВИЯХ ЦЧР, С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ДНК-МАРКЕРОВ

Ю.В. Зеленева*, Е.И. Гультяева**, В.В. Плахотник*

*Филиал Тамбовского НИИСХ

**Всероссийский НИИ защиты растений, Санкт-Петербург

С использованием молекулярных маркеров проведена идентификация Lr-генов у 65 образцов из коллекции ВИР и 14 селекционных линий пшеницы, созданных в Среднерусском филиале ТНИИСХ и сочетающих устойчивость к бурой ржавчине с комплексом других положительных признаков. В результате скрининга у изучаемых образцов выявлено наличие генов Lr9, Lr19, Lr24, Lr34, Lr1, Lr10, Lr20, Lr26 и отсутствие Lr21, Lr25, Lr28, Lr29, Lr37, Lr41, Lr47 и Lr50. У трех сортов из Канады найдена ржавая транслокация 1AL.1RS. У селекционных линий Среднерусского филиала ТНИИСХ выявлено доминирование гена Lr19 в сочетании с малоэффективными генами Lr10, Lr20 и Lr26.

Ключевые слова: пшеница, бурая ржавчина, сорт, гибрид, ДНК-маркеры, Lr-гены, *Puccinia triticina*.

Бурая ржавчина (возбудитель *Puccinia triticina* Eriks.) - одна из вредоносных грибных болезней пшеницы в ЦЧР. В системе защиты от патогена важным звеном является внедрение в производство устойчивых сортов. Результативность селекции на устойчивость предопределяется многими факторами, приоритетными среди которых являются выбор направления селекции и типа устойчивости, на которые следует вести селекционную работу, установление взаимоотношений в системах растение-хозяин - патоген и наличие в распоряжении селекционера высокоэффективных источников и доноров устойчивости.

Для создания коллекции источников и доноров, соответствующих требованиям, предъявляемым к исходному материалу в условиях ЦЧР, в инфекционных питомниках Среднерусского филиала Тамбовского НИИСХ проводится изучение сортообразцов яровой пшеницы по устойчивости к комплексу болезней (бурая ржавчина, септориоз, мучнистая роса, пыльная и твердая головня). В результате многолетних испытаний в различных экологических зонах были отобраны образцы пшеницы, устойчивые к отдельно взятой болезни или сгрупповой

устойчивостью к двум и более возбудителям болезней.

С использованием этого материала в Среднерусском филиале ТНИИСХ получены гибридные линии от скрещивания восприимчивых сортов яровой пшеницы степного агроэкопита (Саратовская 29, Кутулукская, Воронежская 10, Чакинская 82, Жница, Крестьянка, Ершовская 32, Алтайская 81, Целинная 20, Целинная 21, Пиротрикс 28, Павлодарская, Воронежская 6, Прохоровка) с зарубежными донорами устойчивости к бурой ржавчине: Jastin (к-44982, США), Moriris (к-45481, США), Manitou (к-45492, Канада), Ramany (к-45808, Эфиопия), Agis 503 (Россия), Lacota (44421, США), Димитровка 5-14 (к-45198, Болгария), Димитровка 5-20 (к-45198, Болгария), WW16161, WW1614, СВР53, Minl-53-310, и-282361 (Чили), к-44151 (Канада), к-346525 (СИММУТ), кк-39553, 309217 (Перу), к-45367 (Кения), кк-45999, (Мексика), кк-38487, 54043, ии-344735, 364721 (Австралия).

Целью настоящей работы являлась идентификация Lr-генов у устойчивых к бурой ржавчине коллекционных образцов и селекционных линий яровой пшеницы селекции Среднерусского филиала ТНИИСХ с использованием ДНК-маркеров.

Методика исследований

Для выявления доноров и источников устойчивости к бурой ржавчине в инфекционном

питомнике оценили 4566 сортообразцов яровой пшеницы различного эколого-географического

происхождения.

Оценку устойчивости проводили согласно методическим указаниям Госкомиссии по сортоиспытанию сельскохозяйственных культур (1971, 1975), методам селекции и оценки устойчивости пшеницы и ячменя к болезням в странах - членах СЭВ (1988). В качестве стандарта служил восприимчивый сорт Саратовская 60. Оценку устойчивости растений в поле проводили в инфекционном питомнике, где обеспечивали условия для проявления и реализации вирулентности известных Lr-генов, присутствующих в коллекции. Тип реакции определяли в баллах по шкале Майнса и Джексона (1926), интенсивность проявления ржавчины - по комби-нированной шкале Петерсона (1948).

Для идентификации Lr-генов отобрано 65 коллекционных сортов и 14 оригинальных селекционных линий, сочетающих устойчивость к бурой ржавчине с комплексом других положительных признаков и свойств.

Молекулярные маркеры использовали для идентификации 15 Lr-генов: Lr1 (Qiu et al., 2007), Lr9 (Gupta et al., 2005), Lr10 (Chelkowski et al., 2003), Lr19 (Prins et al., 1997; Gupta et al., 2006), Lr20 (Neu et al., 2002), Lr21 (Fritz <http://maswheat.ucdavis.edu>), Lr24 (Mago et al., 2005; Prabhu et al., 2004; Gupta et

al., 2006), Lr26 (Mago et al., 2002; Weng et al., 2007), Lr28 (Cherukuri et al., 2005), Lr29 (Procurier et al., 1995), Lr34 (Lagudah et al., 2006), Lr35 (Mago et al., 2009), Lr37 (Helguera et al., 2003), Lr39=Lr41 (Pestsova et al., 2000; Brown-Guedira, Singh <http://maswheat.ucdavis.edu>), Lr47 (Helguera et al., 2000). ДНК выделяли из двух-трех листьев 5-7-дневных проростков пшеницы по методике Д.Б. Дорохова и Э. Клоке (1997). Амплификацию ДНК проводили в реакционной смеси по предложенным авторами протоколам и при необходимости модифицировали. Объем реакционной смеси для проведения ПЦР составлял 20 мкл и содержал геномную ДНК (50 - 100 нг), 10x реакционный буфер с MgCl₂ (2 мкл), 25 mM хлористый магний (0.1 мкл), 25 mM смесь дезоксирибонуклеотид-фосфатов - dNTP's (1.6 мкл), прямой и обратный праймеры концентрацией 10 пкМ/мкл каждый (0.7-1 мкл), фермент Taq-полимеразу (5 ед/мкл) (0.2 мкл).

Амплифицированные фрагменты разделяли с помощью электрофореза в 1.5% агарозном геле в 1xTBE буфере. Гели окрашивали бромистым этидием и фотографировали в ультрафиолетовом свете. Для оценки размера маркерных фрагментов использовали маркер 100 bp mix («Fermentas»).

Результаты исследований

Различный уровень устойчивости к возбудителю бурой ржавчины в полевых и лабораторных условиях у 65 сортов и гибридов зарубежной селекции и 14 линий, полученных в Среднерусском филиале ТНИИСХ, предполагает наличие у данного материала эффективных ювенильных и возрастных Lr-генов или сочетание нескольких Lr-генов. С использованием сорока девяти изогенных Lr-линий Тэтчер и тест-сортов с Lr-генами Tt1Tt2 Tr, Agi установлено, что центрально-черно-земная субпопуляция бурой ржавчины содержит 45 аллелей вирулентности. Частота встречаемости большинства из них составляет 75-100%. Высокой эффективностью в фазе проростков обладали гены Lr9, Lr44 и Lr49, а в полевых условиях - Lr9=(LrTr), Lr24, Lr38, Lr39=41, Lr43, Lr49 и Lr Tt1Tt2, LrAgi (Плахотник и др., 2010).

С использованием SCAR-маркера гена Lr9 SCS5550 (Gupta et al., 2005) продукт амплификации с молекулярным весом 550 п.о. выявлен у 7 образцов пшеницы (к-30124 (Мексика), к-33402 (Бразилия), к-34482 (США), Эстивум 604, Лютесценс 620, Лютесценс 623, (Россия) и к-34270

(СИММУТ). Результаты молекулярного тестирования сочетаются с фитопатологическими: выделенные образцы характеризовались высоким уровнем устойчивости в фазе проростков и взрослых растений.

Для идентификации гена Lr19 использовали три маркера (SCS265, SCS253 и Gb). Наличие фрагмента размером 512 п.о., выявленными с праймерами SCS265F/R и 130 п.о. с GbF/R, указывает на присутствие гена Lr19, а фрагмента 736 п.о. с праймерами SCS253F/R - на его отсутствие (Gupta et al., 2006). В результате молекулярного скрининга ген Lr19 выявлен у 12 селекционных линий, созданных в Среднерусском филиале ТНИИСХ (РЛ 9, РЛ 11, РЛ 16, РЛ 3, РЛ 8-1, СФР 135-17-16-2, СФР 135-17-20-2, СФР 142-32-11-6, СФР 184-3-5-7, СФР 193-12-8-6-1, СФР 88-1, СФР 135-17-16-15), и 5 линий других оригинаторов (Ауреум 548; Лютесценс 516; Лютесценс 558; Эстивум 476 и линии 34815-2-2, отобранной из образца к-34815 (США) (табл.).

При инокуляции в фазе проростков клонами, авирулентными к образцам пшеницы с геном Lr19, данные линии имели тип реакции 0; в полевых условиях

интенсивность их поражения колебалась от 5% (РЛ 9, РЛ 11, РЛ 16, РЛ 8-1, СФР 184-3-5-7, Лютесценс 516), 10% (РЛ 3, СФР 135-17-16-2, СФР 135-17-20-2, СФР 193-12-8-6-1, СФР 88-1, СФР 135-17-16-15, Эстивум 476, линия 34815-2-2, отобранная из образца к-34815 (США), до 20% (СФР 142-32-11-6, Ауреум 548, Лютесценс 558). Ген Lr19 в условиях ЦЧР до 1999 года характеризовался как высокоэффективный (тип реакции 0, 0; или единичные пустулы с баллом 1). С 2001 года преобладающими стали типы реакции 1, 2 балла, интенсивность поражения до 10%, то есть по своим свойствам Lr19 может быть отнесен к эффективным генам.

Таблица. Устойчивость селекционных линий яровой мягкой пшеницы, полученных в Среднерусском филиале ТНИИСХ, к возбудителю бурой ржавчины и идентификация у них Lr-генов с использованием ДНК-маркеров

Линии	Тип реакции*, балл	Поражение, %	Lr-гены				
			Lr10	Lr19	Lr20	Lr26	Lr34
РЛ 4	0/1	5	-	-	-	-	+
РЛ 9	0/1	5	-	+	+	-	-
РЛ 11	0/1	5	+	+	+	-	-
РЛ 16	0/1	5	-	+	+	-	-
РЛ 3	0/1	10	-	+	-	-	-
РЛ 8-1	0/2	5	-	+	+	-	-
СФР:							
135-17-16-15	0/1	10	+	+	-	-	-
135-17-16-2	1/1	10	+	+	-	-	-
135-17-20-2	0/1	10	+	+	+	+	-
142-32-11-6	0/2	20	+	+	-	-	-
184-3-5-7	0/2	5	+	+	+	+	-
193-12-8-6-1	0/2	10	+	+	-	+	-
СФР88-1	0/1	10	+	+	-	-	-
СФР-202-7	0/2	20	+	-	-	-	-
st. Саратовская 60	4/4	80	-	-	-	-	-

*Проростков/взрослых растений.

Транслокация с геном Lr19 передана мягкой пшенице от *Agropyron elongatum*. В данной транслокации находится также ген устойчивости к стеблевой ржавчине Sr25 (McIntosh et al., 1995), эффективный против наиболее агрессивной в настоящий период расы возбудителя стеблевой ржавчины Ug99.

Для идентификации гена Lr24 использовали маркеры Sr24/12 и SCS73 (Prabhu et al., 2004; Mago et al., 2005). Характерные

фрагменты амплификации выявлены у 5 коллекционных образцов к-34349-4 (Непал); к-34336 (СИММУТ); кк-31226, 31351, 33712 (США). Наличие гена Lr24 у этих сортов дополнительно было подтверждено с использованием трех других маркеров этого гена SCS1302, S1326 и SCOAB-1 (Gupta et al., 2006).

При полевой оценке образцов к-34336, кк-31226, 31351, 33712 обнаружены лишь единичные пустулы (степень поражения <1%). Развитие болезни на образце к-34349-4 достигало 5%. Изогенная линия Lr24 по полевым оценкам стабильно проявляла высокий уровень устойчивости в течение двадцати лет (тип реакции 0 или 0; или наличие единичных пустул с баллом 1).

При использовании маркеров ювенильных генов Lr25, Lr28, Lr29, Lr41 и Lr47 фрагменты амплификации выявлены только у контрольных линий, что указывает на отсутствие их у изучаемых образцов.

Выше описанные идентифицированные Lr-гены относятся к группе «ювенильных», действие которых проявляется во всех фазах онтогенеза пшеницы начиная с первого листа. К другой группе относятся гены устойчивости взрослых растений (adult plant resistance genes), эффективные на более поздних этапах онтогенеза, например, после выхода в трубку. Согласно публикации «Каталог генных символов...» (McIntosh et al., 2010) к данной группе относятся гены Lr12, Lr13, Lr22a, Lr22b, Lr34, Lr35, Lr37, Lr46, Lr48, Lr67 и LrTb.

При использовании маркеров генов возрастной устойчивости Lr35, Lr37 и Lr21 продукт амплификации выявлялся только у контрольных линий, что указывает на их отсутствие у изучаемого материала. Несмотря на то что ген Lr21 описан как ювенильный (McIntosh et al., 1995), чаще всего он проявляется на более поздних этапах онтогенеза.

При использовании маркера csLV34 ген Lr34 выявлен у 31 изученного образца. Образцы к-30637 (ICARDA), кк- 31219, 31310-2, 31351, 33290, 33708, 34863, 34927, и-506339 (США), к-34984 (Перу), кк-33815, 33821, 34881 (Мексика), к-31684 (Россия), кк-31720, 31776-2, 31823, 32390, 33445, 38321

(СИММУТ), к-32164 (Мексика), РЛ 4 показали однородность по гену Lr34, а внутри образцов кк-31157, 31170, 34267 (США), кк-31959, 32405, 32632-4 (СИММУТ), к-33907 (Колумбия), к-34394-4 (Непал) имелось расщепление.

Ген Lr34 локализован в коротком плече хромосомы 7D и тесно сцеплен с генами устойчивости к мучнистой росе (Pm38) и желтой ржавчине (Yr18), а также с геном некроза верхушек листьев (Ltn1) (McIntosh et al., 1995). Lr34 относится к группе генов, обеспечивающих устойчивость как качественного, так и количественного проявления (т.е. частичную устойчивость или, иначе, устойчивость по типу медленного развития - slow rusting). К этой немногочисленной группе относятся также гены Lr46 и Lr67. Ген Lr34 широко распространен в сортах из Канады, Мексики и СИММУТ (<http://maswheat.ucdavis.edu/protocols/Lr34/index.htm>). Несмотря на то что устойчивость гена Lr34 в России утеряна, показано, что эффективно его сочетание с другими генами, например, Lr2, Lr12, Lr16 или Lr13 (Park, McIntosh, 1994; Schnurbusch et al., 2004).

Гены расоспецифической устойчивости, эффективность которых была преодолена патогеном из-за массового распространения сортов - их носителей, в настоящее время нашли широкое применение в селекционных программах зарубежных стран и России при создании сортов с неспецифической устойчивостью. Несмотря на то что частоты вирулентности ко многим Lr-генам достигают 80-100%, по данным многих исследователей пирамидирование их в одном сорте может быть эффективным способом селекции устойчивых сортов.

С использованием молекулярных маркеров проведена идентификация 4 генов, утративших эффективность в России (Lr1, Lr10, Lr20 и Lr26).

С использованием маркера WR003F/R ген Lr1 выявлен у 10 коллекционных образцов пшеницы (кк-30124, 32632-4, и-347071 (Мексика); кк-31157, 31310-2, 31388-97-1, 31416, (США), кк-31570, 31823

(СИММУТ), к-33881 (Колумбия)).

Для идентификации гена Lr10 использовали маркер F1.2245/Lr10-6/r2 (Chelkowski et al., 2003). Характерный продукт амплификации размером 310 п.о. выявлен у 24 коллекционных образцов (кк-31170, 31226, 31306, 31351, 31416, 33708, 34267, 34482, и-506295 (США); кк-32405, 31720, 31570, 31776-2, 31755, 31757-2-2 (СИММУТ); кк-34396, 34396-2 (Непал); кк-34646, 34881, 58849, и-347071 (Мексика): к-34900 (б. СССР); к-31684 (Россия); к-33907 (Колумбия), и 10 селекционных линий (СФР 88-1, СФР 142-32-11-6, РЛ11, СФР 193-12-8-6-1, СФР 184-3-5-7, СФР 135-17-20-2, СФР 135-17-16-2, СФР 135-17-16-15, СФР-202-7, отбор из популяции 3-4-2-6-1-3-15).

С помощью маркера STS 638 ген Lr20 идентифицирован у 2 коллекционных образцов к-34482 (США), к-57725 (Швеция) и 6 селекционных линий (РЛ 9, РЛ11, отбор из популяции к-34815-2-2 (США), СФР 184-3-5-7, СФР-184-3-5-32, РЛ 8-1, РЛ 16). Ген Lr20 распространен в австралийских, западно-европейских и северо-американских сортах (McIntosh et al., 1995). В результате молекулярного скрининга выявлены российские сорта яровой пшеницы Дарья и Тризо - носители этого гена (Гульятеева, 2012).

Идентификацию гена Lr26 проводили с использованием двух маркеров: iag 95 и SCM9 (Mago et al., 2002; Weng et al., 2007). Маркер SCM9 позволяет дифференцировать генотипы, несущие 1BL.1RS и 1AL.1RS-транслокации. Ампликон размером 207 п.о. указывает на наличие 1BL.1RS-транслокации, а 228 п.о. - на 1AL.1RS-транслокацию (Weng et al., 2007). В результате ПЦР с праймерами SCM9 фрагмент амплификации размером 207 п.о. и с праймерами iagF/R размером приблизительно 1000 п.о., характерный для 1BL.1RS транслокации, выявлен у 14 коллекционных образцов пшеницы: к-3518 (Аргентина), к-33402 (Бразилия); к-30637 (ICARDA), к-33881 (Колумбия); к-30124 (Мексика); кк-34349-4, 34394-4 (Непал), кк-31823, 32390, 32405, (СИММУТ), кк-31157, 31310-2, 33290, 34267, 34482 (США) и селекционных ли-

ний СФР 135-17-20-2; СФР 184-3-5-7; СФР 193-12-8-6-1 (табл.). Транслокация 1RS перенесена в мягкую пшеницу от сорта ржи *Petkus* и локализована в длинном плече 3В хромосомы. В этой транслокации также находятся ген устойчивости к мучнистой росе *Pm8*, к стеблевой (*Sr31*) и желтой (*Yr9*) ржавчине (McIntosh et al., 2010). R. Mago с соавторами (2005) показали, что гены устойчивости к трем видам ржавчины являются независимыми, но тесно сцеплены друг с другом. Дополнительно 1BL транслокация несет гены, повышающие урожайность и качество зерна, а также засухоустойчивость, обеспечиваемую за счет увеличения массы корней (Kim et al., 2004).

У трех сортов из Канады (*Alta*, *Gerta*, *Frank*) при использовании маркера *SCM9* выявлен ампликон размером 228 п.о., что предполагает у них наличие 1AL.1RS транслокации. В результате ПЦР с праймерами *iag95* у этих сортов наряду с фрагментом, характерным для 1BL.1RS транслокации, выявлялся второй фрагмент, незначительно больший по размеру, что также указывает на наличие 1AL.1RS транслокации. В этой транслокации не идентифицированы *Lr*-гены, однако сорта, несущие ее в генотипе, чаще всего характеризуются определенным уровнем устойчивости. Данная транслокация выявлена у российского сорта пшеницы *Богданка* (Гультяева, 2012).

В результате молекулярного скрининга у изучаемого материала выявлены как

единичные *Lr*-гены, так и их сочетания. Ген *Lr9* выявлен у 7 образцов пшеницы, *Lr19* - у 17, *Lr24* - у 5, *Lr34* - у 30, *Lr1* - у 10, *Lr10* - у 34, *Lr20* - у 8, *Lr26* - у 17 сортов, а транслокация 1AL.1RS у трех. Сочетание двух генов *Lr9+Lr1* выявлено у образца к-30124 (Мексика); *Lr9+Lr26* у к-33402 (Бразилия), к-30124 (Мексика), *Lr19+Lr10* - у селекционных линий СФР 135-17-16-15, СФР 135-17-16-2, СФР 142-32-11-6, СФР 88-1, *Lr19+Lr20* - у линий РЛ 9, РЛ 8-1, РЛ 16. Сочетание трех генов *Lr9+Lr10+Lr20* выявлено у линии РЛ 11, генов *Lr19+Lr10+Lr26* - у линии СФР 193-12-8-6-1, *Lr24+Lr26+Lr34* - у образца к-34349-4 (Непал). У линий СФР 135-17-20-2 и СФР 184-3-5-7 идентифицировано сочетание четырех *Lr*-генов *Lr19+Lr10+Lr20+Lr26*.

У селекционных линий Среднерусского филиала ТНИИСХ выявлено преобладание гена *Lr19* в сочетании с малоэффективными генами *Lr10*, *Lr20* и *Lr26*. По данным С.Н.Сибикеева с соавторами (2011), при сочетании генов *Lr26* и *Lr19* значительно повышается уровень устойчивости, что подтверждается нашими результатами.

Создание и использование молекулярных маркеров значительно ускоряет скрининг и позволяет провести идентификацию *Lr*-генов как по отдельности, так и в различных сочетаниях, что повышает результативность выявления доноров и источников устойчивости к болезни.

Литература

Гультяева Е.И. Методы идентификации генов устойчивости пшеницы к бурой ржавчине с использованием ДНК-маркеров и характеристика эффективности *Lr*-генов. Санкт-Петербург, 2012, 72 с.

Дорохов Д.Б., Клоке Э. Быстрая и экономичная технология RAPD анализа растительных геномов // Молекулярная генетика, 1997, 3, 4, с. 443-450.

Методика Госкомиссии по сортоиспытанию сельскохозяйственных культур. М., Колос, 1975, 4, 86 с.

Методика Государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур. М., Колос, 1971, 2, 248 с.

Методы селекции и оценки устойчивости пшеницы и ячменя к болезням в странах-членах СЭВ. Прага, Координационный центр, 1988, 321 с.

Плахотник В.В., Судникова В.П., Зеленева Ю.В. Структура патогенного комплекса и морфолого-физиологические свойства возбудителей болезней зерновых колосовых культур в ЦЧР // Научно-практическая конференция «Научное обеспечение устойчивого ведения сельскохозяйственного производства в современных условиях», Пенза, 2010, с. 235-239.

Сибикеев С.Н., Маркелова Т.С., Дружин А.Е. и др. Оценка набора интрогрессивных линий яровой мягкой пшеницы селекции НИИСХ Юго-Востока на устойчивость к расе стеблевой ржавчины *Ug99+Sr24* (ТТКСТ) // Доклады РАСХН, 2011, 2, с. 3-5.

Chelkowski J., Golka L., Stepien L. Application of STS markers for leaf rust resistance genes in near-isogenic lines of spring wheat cv. Thatcher. // J. Appl. Genet., 2003, 44, p. 323-338.

Cherukuri D.P., Gupta S.K., Charpe A. et al. Molecular mapping of *Aegilops speltoides* derived leaf rust resistance gene *Lr28* in wheat // Euphytica, 2005, 143, p.19-26.

Gold J., Yarder D., Townley-Smith F. et al. Development of molecular marker for rust resistance genes *Sr39* and *Lr35* in wheat breeding lines // Electronic J. of Biotechnology, 1999, 2(1), p. 35-40.

Gupta S.K., Charpe A., Koul S. et al. Development and validation of molecular markers linked to an *Aegilops umbellulata*-derived leaf rust-resistance gene, *Lr9*, for marker-assisted selection in bread wheat // Genome, 2005, 48, 5, p. 823-830.

Gupta S.K., Charpe A., Prabhu K.W., Hague O.M.R. Identification and validation of molecular markers linked to the leaf rust resistance gene Lr 19 in wheat // *Theor. Appl. Genet.*, 2006, 113, p. 1027-1036.

Helguera M., Khan I.A., Dubcovsky J. Development of PCR markers for wheat leaf rust resistance gene Lr47 // *Theoretical and Applied Genetics*, 2000, 101 (4), p. 625-631.

Helguera M., Khan I.A., Kolmer J. et al. PCR assays for the Lr 37-Yr 17-Sr38 cluster of rust resistance genes and their use to develop isogenic hard red spring wheat lines // *Crop Science*, 2003, 43, p.1839-1847.

Kerber E.R., Dyck P.L. Transfer to hexaploid wheat of linked genes for adult-plant leaf rust and seedling stem rust resistance from an amphiploid of *Aegilops speltoides* × *Triticum monococcum* // *Genome*, 1990, 33, p. 530-537.

Khan R.R., Bariana H.S., Dholakia B.B. et al. Molecular mapping of stem and leaf rust resistance in wheat // *Theor. Appl. Genet.*, 2005, 111(5), p.845-850.

Kim W., Jonson P.S., Baenziger P.S. et al. Agronomic effect of wheat-rye translocation carrying rye chromatin (1R) from different sources // *Crop Sci*, 2004, 44, p. 1254-1258.

Lagudah E.S., McFadden H., Singh R.P. et al. Molecular genetic characterization of the Lr34/Yr18 slow rusting resistance gene region in wheat // *Theor. Appl. Genet.*, 2006, 114, p.21-30.

Mago R., Miah H., Lawrence G.J. et al. High-resolution mapping and mutation analysis separate the rust resistance genes Sr31, Lr26 and Tr9 on the short arm of rye chromosome 1 // *Theor. Appl. Genet.*, 2005, 112, p.41-50.

Mago R., Spielmeyer W., Lawrence G.J. et al. Identification and mapping of molecular markers linked to Mago R., Zhang P., Bariana H.S. et al. Development of wheat lines carrying stem rust resistance gene Sr39 with reduced McIntosh R.A., Wellings C.R., Park R.F. Wheat rusts: an atlas of resistance genes. CSIRO Publications, 1995, 205 p.

McIntosh R.A., Yamazaki Y., Dubcovsky J. et al. Catalogue of gene symbols // Wheat genetic resources database KOMUGI, 2010. <http://www.shigen.nigac.jp/wheat/komugi/genes/download.jsp>.

Mains E.E., Jackson H.C. Physiologic specialization in the leaf rust of wheat, *Puccinia tritici* Erikss. // *Phytopathology*, 1926, 16, 2.

Peterson R.F., Campbell A.B., Hannah A.E. Adigrammatic scale for estimating rust intensity of leaves and stem of cereals // *Can. J. Res. Sect.* 1948, 26, p. 496-500.

Neu et al. Genetic mapping of the Lr20-Pm1 resistance locus reveals suppressed recombination on chromosome arm 7AL in hexaploid wheat // *Genome*,

2002, 45, p. 737-744.

Park R.F., McIntosh R.A. Adult plant resistances to *Puccinia recondita* f.st. tritici in wheat // *N.Z.J. Crop Hortic. Sci.*, 1994, 22, p. 151-158.

Pestsova E., Ganal M.W., Röder M.S. Isolation and mapping of microsatellite markers specific for the D genome of bread wheat // *Genome*, 2000, 43(4), p. 689-697.

Prabhu K.V., Gupta S.K., Charpe A., Koul S. SCAR marker tagged to the alien leaf rust resistance gene Lr19 uniquely marking the *Aegilops elongatum*-derived gene Lr24 in wheat: a revision // *Plant Breeding*, 2004, 123, p. 417-420.

Prins R., Groenewald J.Z., Marais G.F.J.W. et al. AFLP and STS tagging of Lr19, a gene conferring resistance to leaf rust in wheat // *Theor. Appl. Genet.*, 2001, 103, p. 618-624.

Prins R., Marais G.F., Pretorius Z.A. et al. A study of modified forms of the Lr19 translocation of common wheat // *Theor. Appl. Genet.*, 1997, 95, p. 424-430.

Procurunier J.D., Townley-Smith T.F., Fox S. et al. PCR-based RAPD/DGGE marks linked to leaf rust resistance genes Lr29 and Lr25 in wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Journal of Genetics and Breeding*, 1995, 49, p. 87-92.

Qiu J.W., Schurch A.C., Yahiaoui N. et al. Physical mapping and identification of a candidate for the leaf rust resistance gene Lr1 of wheat // *Theor. Appl. Genet.*, 2007, 115, p. 159-168.

Saal B., Wricke G. Development of simple sequence repeat markers in rye *Secale cereal* L. // *Genome*, 1999, 42, p. 964-972.

Schachermayr G., Messemer M., Feuiller C. et al. Identification of molecular markers linked to the *Aegilops elongatum*-derived leaf rust resistance gene Lr24 in wheat // *Theor. Appl. Genet.*, 1995, 90, p. 982-990.

Schnurbusch T., Bossolini E., Messmer B., Keller B. Tagging and validation of a major quantitative trait locus for leaf rust resistance and leaf tip necrosis in winter wheat cultivar Forno // *Phytopathology*, 2004, 94, p. 1036-1041.

Talbert L.E., Blake N.K., Chee P.W. et al. Evaluation of "sequence-tagged-site" PCR products as molecular markers in wheat // *Theor. Appl. Genet.*, 1994, 87(7), p. 789-794.

Vida G., Gal M., Uhrin A. et al. Molecular markers for the identification of resistance genes and marker-assisted selection in breeding wheat for leaf rust resistance // *Euphytica*, 2009, 170, p. 67-76.

Weng Y., Azhaguvel P., Devkota R.N., Rudd J.C. PCR-based markers for detection of different sources 1AL.1RS and 1BL.1RS wheat-rye translocations in wheat background // *Plant Breeding*, 2007, 126, p. 482-486.

IDENTIFICATION OF LR-GENES IN SAMPLES OF SOFT WHEAT RESISTANT TO BROWN RUST AGENT IN CONDITIONS OF CENTRAL CHERNOZEM REGION WITH USE OF DNA MARKERS

Y.V.Zeleneva, E.I.Gulytaeva, V.V.Plakhotnik

The identification of Lr-genes with use of molecular markers in 65 samples from the VIR collection and 14 selection lines of wheat created in the Central Russian branch of TNIISKH and combining resistance to Brown Rust with a complex of other positive characters was carried out. As a result of screening, existence of genes Lr9, Lr19, Lr24, Lr34, Lr1, Lr10, Lr20, Lr26, and lack of genes Lr21, Lr25, Lr28, Lr29, Lr37, Lr41, Lr47 and Lr50 were revealed in studied samples. The rye translocation 1AL.1RS was found in three Canadian grades. The domination of the gene Lr19 in combination with ineffective genes Lr10, Lr20 and Lr26 was revealed in selection lines from Central Russian branch of TNIISKH.

Keywords: wheat, brown rust, grade, hybrid, DNA markers, Lr-genes, *Puccinia triticina*.

УДК:632.38:633.1(477)

ВИРУСНЫЕ БОЛЕЗНИ ЗЕРНОВЫХ НА ЮГЕ УКРАИНЫ

И.И. Гуляева*, Г.А. Снигур**, В.П. Полищук***, Б.Н. Милкус*

*Одесский государственный аграрный университет

**Киевский национальный университет им. Тараса Шевченко

***Институт защиты растений УААН, Киев

На посевах пшеницы и ячменя на юге Украины обнаружены вирусы желтой карликовости ячменя, полосатой мозаики пшеницы, мозаики костра и карликовости пшеницы. Часто наблюдалась смешанная инфекция. Вирусы идентифицированы с помощью иммуноферментного анализа и ПЦР. Показана зависимость степени заражения растений вирусами от сроков сева.

Ключевые слова: вирус желтой карликовости ячменя, вирус полосатой мозаики пшеницы, вирус мозаики костра, вирус карликовости пшеницы, иммуноферментный анализ, полимеразная цепная реакция.

Вирус желтой карликовости ячменя (ВЖКЯ) – один из наиболее опасных возбудителей заболеваний зерновых культур в мире. Заболевание вызывает комплекс различных штаммов вируса желтой карликовости ячменя (BYDV-MAV и BYDV-PAV) и вируса желтой карликовости зерновых (CYDV-RPV). Вирус находится во флоэме и переносится тлями (D'Arcy et al., 1999). Штаммы BYDV-PAV распространены во многих странах. В Украине ВЖКЯ на посевах зерновых обнаружен Г.А.Снигур (1996). Визуально диагностировать ВЖКЯ невозможно, так как аналогичные симптомы могут быть вызваны другими вирусами, грибами, а также абиотическими факторами (Irybirt., Tresh, 1992). Заболевание часто бессимптомно, концентрация вируса в растении низкая (Кастальева и др., 1966).

Вирус полосатой мозаики пшеницы (ВПП), который переносится клещом *Aceria tulipae*, был обнаружен в 1960-е годы в республиках б. СССР (Развязкина и др., 1963) и в Румынии (Pop, 1962), а в начале 1970-х гг. он был выявлен во многих странах. В Украине ВПП обнаружен Л.Т.Мищенко (2006). В последние годы широкое распространение этого вируса отмечено в южно-европейских странах (Rabenstein et al., 2002; Bakardjieva et al., 2004), причем у восьми генотипов установлена передача ВСПП семенами от 0.5 до 1.5% (Janes et al., 2005).

На многих зерновых культурах вирус

мозаики костра (ВМК) вызывает симптомы хлоротичности, мозаики и деформации листьев, задержку роста и кустистость. Стойкая циркуляция ВМК в природе осуществляется с помощью имаго и личинок пядицы (*Oulema melanopus*), способных переносить вирус, и дикорастущих однодольных сорняков, произрастающих в посевах зерновых культур. ВМК заражает виды растений из семейства Gramineae, из двудольных в круг его хозяев входят растения из шести семейств. В природе вирус сохраняется в многолетних сорняках – резерваторах: *Bromus inermis*, *Aegilops cylindrica* и других (Цыпленков, 1999). При достаточно широкой специализации ВМК, в т.ч. на культурных растениях, вредоносность вируса документально пока не доказана.

Представители подотдела цикадок (*Cicadina*) вредят зерновым больше в южных регионах Украины, причем большой вред они наносят именно в качестве переносчиков вирусов. В последние годы представители семейства цикадок (*Cicadellidae*), и в первую очередь вид *Psammotettix alienus*, приобрели большую значимость при выращивании зерновых в Европе, поскольку они повреждают растения при питании и переносят вирус карликовости пшеницы – ВКП (Бойко, 1990). ВКП распространен также и в СНГ, хотя сведений относительно распространения его в Украине недостаточно.

Впервые он был обнаружен на *Triticum*

aestivum в б. Чехословакии в 1961 году. Он вызывает характерные симптомы на следующих растениях: *Avena sativa* - пожелтение и карликовость, *Hordeum vulgare* - пожелтение, карликовость и снижение урожая, *Lolium multiflorum*, *Poa annua* - угнетение роста, *Secale cereale*, *Triticum aestivum* - пожелтение и сильную карликовость.

ВКП передается персистентно с помощью уникального вектора - цикадки *Psammo-tettix alienus*. Вирус сохраняется во время линьки и не размножается в организме вектора, а в процессе размноже-

ния цикадки не передается потомкам. ВКП не переносится механически, в результате контакта растений, семенами и пылью (Бойко, 1989).

Таким образом, эпидемиология ВКП очень тесно связана с географическим распространением его вектора, который, в основном, распространен в странах южной и восточной Европы в условиях сравнительно теплого и мягкого континентального климата.

Цель исследований заключалась в выявлении вирусов зерновых на посевах озимой и яровой пшеницы и озимого и ярового ячменя на юге Украины.

Методика исследований

Для выявления вирусов, которые поражают озимую и яровую пшеницы, озимый и яровой ячмень в хозяйствах Ананьевского, Килийского, Беляевского и Овидиопольского районов Одесской области, а также в Херсонской и Николаевской областях, были обследованы посевы по следующей схеме: по диагонали поля на каждых 100 га посева выделяли 8-10 учетных участков размером 0,5 x 0,5 м, на которых отбирали растения с симптомами вирусных и вирусоподобных заболеваний, а также внешне здоровые растения. Отбор образцов для последующей идентификации вирусов проводили во второй декаде мая. Собранные образцы высушивали и хранили при комнатной температуре, а также в замороженном виде при температуре -18°C.

Для идентификации вирусов применяли «сэндвич-метод» иммуноферментного анализа с использованием диагностических наборов, полученных из Института биоорганической химии имени М.М.Шемякина ИБХ (Россия). Наборы включали моноклональные антитела и конъюгаты с пероксидазой 4В5 и 4В5-ПХ для выявления штаммов PAV и SGV вируса желтой карликовости ячменя и 4В6 и 4В6-ПХ для выявления штаммов MAV, RPV и RMV этого же вируса. В качестве экстрагирующего буфера использовали 0,1М фосфатный буфер pH 7,0. Учет результатов реакции проводили на приборе DYNATEC (США) при 492 нм.

Для определения вирусов (ВЖКЯ, ВПМП, ВПМЯ, ВКП и ВМК) использовали коммерческие диагностические наборы фирм Agdia (США) и Loewe (Германия). В связи с тем, что поликлональные антитела были конъюгированы с щелочной фосфатазой, продукт ферментативной реакции измеряли при 405 нм. Реакцию считали позитивной в том случае, если показатель оптической плотности при анализе тестируемых растений превышал отрицательный контроль не меньше чем в 2 раза (Ан-

титела 1. 1991(a), Антитела 2, 1991(b), Шпаар, 2004).

Для детекции вируса карликовости пшеницы применяли ПЦР, использовали универсальные видоспецифичные праймеры: Wdv-forward 468-487 5'ATCCCGGGTCCSTCCGACTAC-3' и Wdv-reverse 477-458 5'- GACCCGGGATCGTAAGGGGC-3' (Цыпленков, 1999). Листья злаковых культур (пшеницы, ячменя и дикорастущих злаков) отбирали на растениях, которые, как было установлено в ИФА, были заражены ВКП. Выделение ДНК проводили по методике D.Shepherd et al. (2008) с помощью набора Extract-n-amptm Plant PCR kit (Sigma, США). Навески листьев (приблизительно 30-50 мг) переносили в пробирки эппендорф, добавляли экстрагирующий буфер объемом 50 мкл и нагревали в течение 10 мин при 95°C. Затем добавляли буфер для разведения объемом 50 мкл, после чего образец либо хранили при -20°C, либо сразу использовали для проведения ПЦР. ПЦР проводили по стандартной методике с использованием пары универсальных праймеров.

Для проведения ПЦР использовали 3 мкл ДНК, выделенной описанным выше способом. Реакционная смесь содержала 20 пкмоль праймеров, 200 пкмоль каждого дНТФ, реакционный буфер для ПЦР и 2,5 ед/мл Таq-полимеразы (Fermentas, Латвия) (Shepherd et al, 2008).

Аmplификацию проводили в следующем режиме: 94°C - 4 минуты (94°C - 30 сек., 56°C - 30 сек., 72°C - 3 мин. 30 сек.) - 40 циклов, 72°C - 10 минут. Результаты амплификации проверяли с помощью горизонтального электрофореза в 1% агарозном геле Virus Taxonomy 2005 с помощью прибора «Хийу-Калур» (Латвия) и трансиллюминатора (Bio-rad, США) с использованием стандартных маркеров Gene Ruller 100 bp DNA Ladder plus (Fermentas, Латвия) с последующим фотографированием гелей в ультрафиолетовом свете.

Результаты исследований

В результате маршрутных обследований посевов зерновых культур на юге

Украины обнаружены растения с симптомами вирусной инфекции. Идентифика-

ция вирусов проведена с помощью различных тест-систем. Использование тест-системы с моноклональными антителами позволило обнаружить в посевах изучаемых культур в Одесской области обе группы штаммов ВЖКЯ: PAV+SGV и MAV + RPV + RMV. Установить наличие каждого из штаммов в отдельности было невозможно, так как тест-система была получена на группы штаммов.

Тест-системы к штаммам ВЖКЯ, полученные в лаборатории вирусологии Киевского национального университета имени Т.Г.Шевченко на основе поликлональных антител, подтвердили возможность их использования для диагностики ВЖКЯ, который был обнаружен на посевах озимой пшеницы сортов Одесская 267, Селянка, Знахидка Куяльник; на яровом ячмене сорта Вакула и на озимом ячмене сортов Основа и Абориген. В результате проведенных исследований было установлено, что поражение растений ВЖКЯ составило 41.4%. Чаще всего вирус обнаруживали в Беляевском районе Одесской области.

Вирусы полосатой мозаики пшеницы и вирус мозаики костра были обнаружены

на сортах озимой пшеницы Альбатрос Одесский, Одесская 267, Знахидка, Куяльник и Селянка, а также на сортах озимого ячменя Основа и Абориген. Процент растений, зараженных этими вирусами, почти не различался и составил для ВПМП 44.8%, а для ВМК 48.2%. Однако степень распространения ВПМП и ВМК в обследованных районах Одесской области была разной. Так, в хозяйствах Ананьевского, Беляевского и Овидиопольского районов идентифицировано 3 вируса (ВЖКЯ, ВПМП, ВМК), а в посевах Килийского района обнаружен только ВМК.

Исследования показали наличие смешанной инфекции ВПМП + ВМК и ВПМП + ВМК + ВЖКЯ. 7 образцов было поражено одновременно ВПМП и ВЖКЯ и только 3 образца поражены совместно ВЖКЯ и ВМК. Результаты идентификации вирусов зерновых при разных сроках сева показали 100% поражение озимой пшеницы ВЖКЯ, высеянной в конце сентября. При более поздних сроках сева озимой пшеницы пораженность ВЖКЯ была намного ниже. Однако озимый ячмень при последнем сроке в начале ноября оказался больше всего заражен ВЖКЯ, ВПМП и ВМК (табл. 1).

Таблица 1. Выявление вирусов на пшенице и ячмене разных сроков сева

Сорта	Сроки сева пшеницы											
	25.09.07			5.10.07			15.10.07			25.10.07		
	ВПМП	ВЖКЯ	ВМК	ВПМП	ВЖКЯ	ВМК	ВПМП	ВЖКЯ	ВМК	ВПМП	ВЖКЯ	ВМК
Одесская 267	-	+	-	-	-	-	-	-	+	-	+	-
Селянка	-	+	-	-	+	+	+	-	+	-	-	+
Знахидка	-	+	-	+	-	-	+	-	+	-	-	-
Куяльник	-	+	-	+	-	-	+	-	-	+	-	+
	Сроки сева ячменя											
	10.10.07			17.10.07			20.10.07			1.10.107		
Основа	+	+	+	-	-	-	-	+	-	+	+	+
Абориген	-	-	-	-	-	+	-	-	+	+	+	+

Это может быть связано с плохим физиологическим состоянием растений из-за очень позднего срока сева, вследствие чего имела место более высокая восприимчивость их к заражению вирусами. Не исключено, что озимый ячмень позднего срока сева был заражен вирусами в весенний период вегетации. Представляет интерес и тот факт, что ВПМП и ВМК сильнее заражали озимую пшеницу, посе-

янную 15 октября, но при этом на этих же растениях не был выявлен ВЖКЯ. Возможно, это оптимальный срок сева озимых зерновых культур на юге Украины для их защиты от заражения ВЖКЯ. Однако при этом складываются условия, благоприятные для заражения другими вирусами.

Таким образом, на посевах пшеницы и ячменя в ряде районов Одесской области были обнаружены как смешанное зараже-

ние ВЖКЯ + ВПМП + ВМК, ВПМП + ВМК, так и отдельно - ВЖКЯ, ВПМП и ВМК. Последующее изучение сроков сева пшеницы и ячменя позволит рекомендовать более оптимальные для снижения вредоносности распространенных вирусов, а также выявить вредоносность каждого из них и при смешанной инфекции.

Полученные результаты представляют интерес и в связи с тем, что в литературе нет статистических данных относительно распространения вируса карликовости пшеницы в агроценозах юга Украины. Нашей целью было не только выявить наличие вируса, но и установить распространение данного заболевания.

В результате проведенных исследований обнаружено, что в разных районах юга Украины очень распространены симптомы заболевания, типичные для ВКП – пожелтение листьев, задержка роста и карликовость растений. Обычно процент пораженных растений и степень их поражения были разными. Таким образом, нами впервые в 2009 г. выявлен ВКП в Одесской области на пшенице (сорта Селянка, Кнопка, Знахидка одесская, Куяльник, Одесская 267) и ячмене (сорта Метелица, Абориген, Росава, Основа) и на диких злаках (*Deschampsia sp.*), причем ВКП был обнаружен в Херсонской и Одесской областях.

Также изучено заражение ВПК различных сортов зерновых в зависимости от способов и сроков их сева (табл. 2 и 3).

Таблица 2. Выявление ВКП на озимом ячмене методом ИФА (2009 г.)

Сорта	Методы и сроки сева		
	Сеялочный посев		Ширококорядный
	2.10.08	12.10.08	
Росава	-	+	+
Основа	-	+	+
Тамань	-	-	-
Метелица	+	-	-
Абориген	+	-	-

Анализ полученных результатов позволяет сделать вывод о том, что ВКП на озимом ячмене обнаружен на сортах Росава, Основа, Метелица, Абориген.

Озимый ячмень был посеян обычным и

ширококорядным способом. При обычном посеве ВКП был обнаружен на сортах Метелица и Абориген 2.10.08 срока сева, Росава и Основа 12.10.08 срока сева. При ширококорядном севе 12.10.08 ВКП был обнаружен на сортах Росава и Основа. На сорте Тамань ВКП не проявился вообще, что, по-видимому, может свидетельствовать о его невосприимчивости к этому вирусу.

Полученные результаты позволяют также судить об отсутствии связи между способом, сроком сева зерновых культур и их пораженностью ВКП. Следует отметить, что и в производственных посевах, в частности в Коминтерновском и Беляевском районах Одесской области, ВКП был обнаружен на сортах Основа 20.09.08 срока сева и Росава 2.10.08 срока сева соответственно. Следовательно, основным способом борьбы против ВКП на озимом ячмене должен быть выбор устойчивых сортов.

Таблица 3. Выявление ВКП на озимой пшенице, 2009 г.

Сорта	Сроки сева в 2008 г.					
	5.09	15.09	25.09	5.10	15.10	25.10
Одесская 267	-	+	+	-	-	-
Селянка	+	-	-	-	-	-
Кнопка	+	+	-	-	-	-
Знахидка од.	+	+	-	-	-	-
Куяльник	+	+	+	-	-	-

Тестирование образцов озимой пшеницы показало, что в отличие от озимого ячменя, который оказался зараженным при посеве в оптимальный срок (10-15.10), на пшенице ВКП обнаружен не был. Он был обнаружен лишь с 5.09 по 25.09. Это подтверждает важность срока сева зерновых. Об этом свидетельствуют также данные таблицы 3: ВКП был выявлен при посеве 5.09 на сортах Селянка, Кнопка, Знахидка Од., Куяльник; 15.09 на сортах Одесская 267, Кнопка, Знахидка Од., Куяльник; 25.09 на сортах Одесская 267, Куяльник, а 5.10, 15.10, 25.10 сроках сева ВКП на вышеуказанных сортах обнаружен не был. В связи с этим основное внимание необходимо уделять своевременному севу зерновых колосовых культур (до или после массового лета переносчиков ВКП) и проведению агротехнических мероприятий по контролю за популяцией переносчиков этого виру-

са. Нами было также установлено, что цикадка *Psammotettix alienus* была неспособна пережить суровую и длительную зиму 2009-

2010 гг., поэтому уровень инфицированности посевов в 2010 г. оказался значительно ниже показателей прошлых лет.

Литература

- Антителя 1. Методы // под ред. Кетти Д.М., Мир, 1991(а), с. 68-92.
- Антителя 2. Методы // под ред. Кетти Д.М., Мир, 1991(б), с. 152-165.
- Бойко А.Л. Влияние факторов внешней среды на вирусы, инфицирующие растения // Сельскохозяйственная биология, 1989, 5, с. 120 - 125.
- Бойко А.Л. Экология вирусов растений. Киев, Вища школа, 1990, 167 с.
- Защита растений в устойчивых системах земледельческого использования (в 4-х книгах) // Под общей редакцией Д.Шпаара. Минск, 2004, 4, 345 с.
- Кастальева Т.В., Ерохина Т.Н., Васильева Т.Я., Можяева К.А. Диагностика вируса желтой карликовости ячменя с помощью иммуноферментной тест-системы на основе моноклональных антител // Докл. ВАСХНИЛ, М., 1963, 5, с. 19-21.
- Мищенко Л.Т. Вирус полосатой мозаики пшеницы в Украине и его биологические свойства // Защита растений. Минск, 2006, 30, 1, с. 263-266.
- Резвякина Г.М., Карпова Е. А., Белянчикова Ю. В. Вирус полосатой мозаики пшеницы. // Защита растений от вредителей и болезней, 1963, 9, с. 54-55.
- Цыпленков А.Е. Профилактика вирусных болезней зерновых культур // АГРО, 1999, 21, 4, с. 16-17.
- Снігур Г.А. Епідеміологія вірусів зернових культур в агроценозах України. Автореф. канд. дисс. Київ, 2006, 20 с.
- Bakardjieva N., Krasteva C., Habekuss A., Rabenstein F. Detection of cereal viruses and study of aphid population in Bulgaria // Bulgarian J. Agricultural Science, 2004, 10, p. 161-164.
- D'Arcy C.J., Domier L.L., Torrance L. Detection and diagnosis of luteoviruses // Smith H.G., Barker H (eds). The Luteoviridae. CAB International Publishing, Oxford, UK., 1999, p. 147-168.
- Irybirt M., Tresh J.M. Barley yellow dwarf virus epidemiology: a study in economical complexity // BYDV in West Asia and North Africa. (A.Commeau, K.M.Makkouk (eds). Syria. ICARD, 1992, p. 234-278.
- Janes R.A.C., Coul Is.B.A., Mackie A.E., Dwyer G.I. Seed transmission of Wheat streak mosaic virus shown unequivocally in wheat // Plant Dis., 2005, 89, 10, p. 1048-1050.
- Pop I. Die Strichelvirose des Weizens in der Rumanischen Volksrepublik // Phytopathol., 1962, 43, s. 325-336.
- Rabenstein R., Seifers D.L., Schubert J. Phylogenese relationships, strain diversity and biogeography jritrimoviruses // J. Gen. Virol., 2002, 83, 6, p. 895-906.
- Shepherd D., Martin D., Lefeuvre P., Monjane A., Owor B., Rybicki E., Varsani A. A protocol for the rapid isolation of full geminivirus genomes from dried plant tissue // J. of Virological Methods, 2008, 149, 1, p. 97-102.
- Virus Taxonomy: The Eighth Report of the International Committee on Taxonomy of Viruses. (C.M.Fauquet, M.A.Mayo, J.Maniloff, U.Desselberger, L.A. Ball (eds). Academic Press, 2005, 1162 p.

VIRUS DISEASES OF GRAIN CROPS IN THE SOUTH OF UKRAINE

I.I.Gulyaeva, G.A.Snigur, V.P.Polishchuk, B.N.Milkus

Barley yellow dwarf virus, Wheat streak mosaic virus, Brome mosaic virus and Wheat dwarf virus were found on wheat and barley crops in the south of Ukraine. The mixed infection was often observed. Viruses were identified by means of the immunofluorescence analysis and PCR. Dependence of plant infection degree on sowing terms was shown.

Keywords: *Barley yellow dwarf virus, Wheat streak mosaic virus, Brome mosaic virus, Wheat dwarf virus, immunofluorescence analysis, PCR.*

И.И.Гуляева, аспирант
Г.А.Снигур, к.б.н., virus@bioc.univ.kiev.ua
В.П.Полищук, д.б.н., plant_prot@ukr.net
Б.Н.Милкус, д.б.н., проф., bmilkus@ukr.net

УДК 632.484:635.21+631.83

ВЛИЯНИЕ КАЛИЙНЫХ УДОБРЕНИЙ НА ПОРАЖАЕМОСТЬ КАРТОФЕЛЯ РИЗОКТОНИОЗОМ В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ

А.А. Малюга*, В.Н. Якименко**

*Сибирский НИИ земледелия и химизации сельского хозяйства, п. Краснообск

**Институт почвоведения и агрохимии СО РАН, Новосибирск

В многолетнем полевом опыте выявлены закономерности развития ризоктониоза и изменения численности различных групп почвенных микроорганизмов в зависимости от интенсивности использования минеральных удобрений в посадках картофеля. Одностороннее внесение азотных удобрений при истощенном калийном фоне почвы способствует усилению патологического процесса, обусловленного грибом *Rhizoctonia solani* Kühn., а оптимизация калийного питания снижает численность пропагул в почве, развитие и распространенность черной парши на растениях и клубнях.

Ключевые слова: картофель, дозы калийных удобрений, *R. solani*, развитие болезни, почвенные микроорганизмы, антагонисты, урожайность.

Один из основных факторов, ограничивающих урожайность картофеля в Западной Сибири, - различные заболевания культуры, среди которых почвенно-клубневые инфекции и, в частности, ризоктониоз (черная парша).

В силу биологических особенностей возбудителя данного заболевания борьба с ним сложна и требует комплексного подхода, позволяющего создать условия для повышения защитных реакций растений. Этого можно достичь путем использования химических средств защиты, правильным выбором сроков посадки и уборки культуры, оптимизацией минерального питания растений и т.д.

Вносимые минеральные удобрения, помимо очевидного положительного воздействия на продукционный процесс, оказывают значительное влияние как на физико-химические параметры почвы, так и на численность, состав и активность почвенной биоты (Панников, Минеев, 1987; Микроорганизмы..., 1989), а также на иммунные реакции растений (Попкова, 1979).

Механизм действия удобрений на устойчивость растений очень многообразен. Прежде всего, удобрения оказывают существенное влияние на обмен веществ и, соответственно, на ход биохимических процессов. В свою очередь, изменения в обмене веществ могут влиять на взаимоотношения между растением и паразитом,

в основе которых лежит приуроченность, приспособленность патогена к определенному типу обмена веществ растения. При этом, чем выше его паразитическая специализация, тем теснее взаимосвязь между обменом веществ паразита и растения-хозяина. Влияние удобрений на поражаемость сельскохозяйственных культур достаточно сложное, они могут ускорять или, наоборот, замедлять рост и развитие растений, а это, в свою очередь, будет влиять на устойчивость к определенному патогену.

Так, при высоком содержании азота в почве, особенно при наличии легкоусвояемых его форм, картофель обычно становится более восприимчивым к возбудителям почвенно-семенных инфекций. Недостаток основных элементов питания - азота, фосфора и калия также может снизить устойчивость растений к данным патогенам (Воловик, 1973; Возбудители болезней..., 1980; Попкова и др., 1980; Хомяков и др., 1986; Дорожкин и др., 1989; Czajka, Majchrzak, Kyrowski, 1991; Иванюк и др., 2005).

Многие авторы указывают, что оптимизация доз минеральных удобрений в 1.2-2.7 раза уменьшает пораженность картофеля ризоктониозом и заселенность клубней склероциями гриба за счет хорошего роста и развития растений (Иванюк и др., 2005). Изучение влияния минеральных удобрений на фитосанитарную ситуацию в агроценозах в почвенно-

климатических условиях земледельческой зоны Западной Сибири показало, что внесение сбалансированных доз минеральных удобрений под картофель способствовало повышению устойчивости культуры к болезням и снижало распространенность ризоктониоза и сухих гнилей в 1.5–2 раза (Малюга, 2007, 2008).

В научной литературе особо отмечается роль доступного калия в оптимизации фитосанитарной обстановки в агроценозах и снижении поражаемости растений различными болезнями и вредителями (Воловик, 1973; Минеев, 1999; Якименко, 2003). Изменения в устойчивости связаны с физиологическими процессами, происходящими в растении под влиянием удобрений. Калийные удобрения повышают вязкость цитоплазмы, активность дыхательных ферментов, задерживают распад органических веществ растений. Следовательно, роль калия в обмене веществ растения непосредственно связана с защитными реакциями растения (Попкова, 1979).

По обобщенным данным (Прокошев, Дерюгин, 2000) внесение калийных удобрений в различных опытах в 70% случаев снижало поражение растений грибными заболеваниями и в 60% - бактериальными; в отдельных случаях оптимизация калий-

ного питания позволяла сократить повреждение зерновых культур корневыми гнилями в 3–4 раза. Исследования показали, что повышение содержания водорастворимого калия в почве подавляет развитие конидий гриба *Cochliobolus sativus*, вызывающего корневую гниль (Чичева, Дурынина, 1980). При оптимизации калийного питания картофеля повышается его устойчивость к поражению фузариозом и фитотфторозом, а сбалансированное соотношение между азотом и калием способствует снижению поражаемости клубней серой гнилью в 10 раз (Прокошев, Дерюгин, 2000).

Таким образом, для многих культур рост сопротивляемости воздействию различных патогенов при оптимизированном калийном питании закономерен (Минеев, 1999; Прокошев, Дерюгин, 2000; Якименко, 2003).

В Западно-Сибирском регионе работы по изучению влияния доз калия на фитосанитарную ситуацию в агроценозах картофеля, на численность и состав почвенных микроорганизмов (в т.ч. патогенных), немногочисленны, что обуславливает актуальность проведения подобных исследований.

Цель наших исследований - оценить влияние уровня калийного питания картофеля на развитие и распространенность ризоктониоза, а также продуктивность культуры.

Методика исследования

Полевой стационарный мелкоделяночный опыт по изучению влияния минеральных удобрений на эколого-агрохимическую и фитосанитарную ситуацию в агроценозе был заложен в 1988 году на исходно целинной серой лесной почве со следующими характеристиками (слой 0–20 см): содержание гумуса - 4.9%, физической глины - 30.8%, емкость катионного обмена - 21.1 мг-экв./100 г; валовое содержание азота - 0.22%, фосфора - 0.15 (подвижного - 18 мг/100 г), калия - 1.5% (обменного - 12 мг/100 г). Закладку и проведение опыта осуществляли по общепринятой методике (Доспехов, 1985). Учетная площадь делянки - 4 м², повторность 4-кратная. Первые годы выращивали овощные культуры в севообороте, а с 2000 года - картофель сорта Кемеровский в монокультуре.

Опыты проводили по следующей схеме: вариант 0 - непрерывный многолетний пар (без растений и удобрений), 1- без удобрений (контроль), 2- NP (фон - вносили азотные и фосфорные удобрения из расчета 100% компенсации выноса элементов планируемого урожая культуры), 3- NP + K, 25% (калий в дозе 25% от выноса планируемого урожая), 4- NP +

K, 50%, 5- NP + K, 75%, 6- NP + K, 100%, 7 - NP + K, 125%. Доза калийных удобрений в варианте, например, NPK25% вносилась (с учетом выращиваемой культуры) для поддержания расчетной интенсивности баланса калия в данном варианте - 25%, и т.д. Конкретные дозы удобрений под каждую выращиваемую культуру, данные по продуктивности культур в зависимости от уровня их минерального питания, а также содержания элементов в основной и побочной продукции опубликованы нами ранее (Якименко, 2003). Дозы вносимых в опыте минеральных удобрений под картофель, а также полученный урожай клубней за последние годы показаны в таблице 5. Удобрения в форме аммиачной селитры, двойного суперфосфата и хлористого калия вносили ежегодно весной перед посадкой клубней.

Почвенные образцы отбирали в течение вегетации и анализировали следующими методами: нитратный азот - на иономере, подвижный фосфор - по Чирикову, обменный - по Масловой (Агрохимические..., 1985).

Заселенность почвы пропагулами гриба *Rhizoctonia solani* Kühn. определяли методом множественных почвенных таблеток. Из среднего почвен-

ного образца берется 50 г почвы, просеянной на сите с мешем 2 мм, и влажность ее доводится до 18% путем добавления 7-10 мл воды в зависимости от типа почвы. Полученную смесь почвы и воды растирают до однородного состояния. Далее с помощью пробоотборника производят посев почвенных таблеток на среду Ко и Нога (1971), 10 чашек на 1 образец (в каждой чашке 15 таблеток) и 1 чашка на сухой вес (15 таблеток) для дальнейших пересчетов (Henis et al., 1978).

Пересчет количества пропагул ризоктонии на 100 г сухой почвы (X) производят по формуле:

$x = 100B/A$, где B- количество пропагул в 150 таблетках, шт.; A- количество почвы в 150 таблетках, г.

Пораженность растений картофеля ризоктониозом определяли по методике Франка (J.Frank, S.S.Leach и R.E.Webb (1976)) в баллах, где 0- нет признаков поражения; 1- коричневые штрихи или пятна на основании стебля (длиной 25 мм); 2- пятно или язва на основании стебля до 50 мм; 3- пятно на основании стебля длиной 50 мм, но не окольцовывающее

росток (стебель); 4- обширные язвы, почти окольцовывающие росток (стебель), возможна перетяжка; 5- росток (стебель) полностью окольцован или подломился.

Интенсивность развития ризоктониоза (R,%) на стеблях определяли по формуле:

$$R\% = \Sigma(ab)100/AB,$$

где a- количество пораженных стеблей; b- соответствующий балл поражения (по шкале Франка); A- общее количество стеблей; B- наивысший балл поражения шкалы (5 баллов).

Кроме того, в эти же сроки учитывали показатели продуктивности растений картофеля. Урожайность культуры определяли весовым методом. В это же время подсчитывали процент клубней, заселенных склероциями более чем на 1/10, 1/4 и 1/2 поверхности (Методика исследований... 1967; Методические указания..., 1980). Определение численности грибов, бактерий, в т.ч. актиномицетов в почвенных образцах проводили стандартными методами (Сэги, 1983).

Результаты исследований

Определение численности пропагул ризоктонии в почве показало, что изменение популяции этого гриба зависит от уровня азотного и калийного питания (табл. 1).

Таблица 1. Общая численность пропагул ризоктонии в пахотном слое почвы, шт/100 г

Варианты	Срок отбора почвенных проб*			Средняя
	1	2	3	
Пар	0	0	0	0
Без удобр.	12.5	12.1	4.3	9.6
NP	24.3	15.5	46.0	28.6
NPК ₂₅	19.7	12.7	14.0	15.5
NPК ₅₀	14.4	4.3	21.2	13.3
NPК ₇₅	6.0	0	13.0	6.3
NPК ₁₀₀	0	0	4.2	1.4
NPК ₁₂₅	0	0	4.4	1.5
Средняя	9.6	5.6	13.4	

НСР_{.05} по вариантам - 3.3; по срокам - 2.0; при сравнении частных средних - 5.7

*1- полные всходы картофеля, 2- полная бутонизация, 3- созревание

При внесении только азотных удобрений численность *R. solani* в почве резко увеличивалась, а по мере дополнительного внесения возрастающих доз калийных удобрений существенно снижалась. В начале и середине вегетации в вариантах с повышенными дозами калийных удобрений пропагул ризоктонии обнаружить не удалось. Лишь в фазу созревания клубней, при общем возрастании численности гриба в почве во всех вариантах опыта неболь-

шое количество пропагул отмечалось и в почве с повышенным содержанием калия.

Влияние уровня минерального питания растений на численность *R. solani* в почве агроценоза можно объяснить изменением структуры микробиоценоза и количества основных групп микроорганизмов (табл. 2), среди которых всегда присутствуют антагонисты патогенной микофлоры.

Антагонизм широко распространен в природных микробных сообществах бактерий, грибов, актиномицетов, дрожжей, водорослей, простейших и других микроорганизмов и может оказывать существенное влияние на распространенность возбудителей в пахотном слое и развитие болезней. В качестве антагонистов патогенной микофлоры, в т.ч. *R. solani*, могут выступать бактерии *Pseudomonas* spp., *Bacillus* spp.; грибы *Penicillium* spp., *Trichoderma* spp. (Авдиенко и др., 2000; Asran-Amal et al., 2005; Воронкова, Коломиец, 2005; Шалдьева, 2007; Бурцева, 2009; Маннанов, 2010; Иванчина, Гарипова, 2012; Сенаторова, 2012). Фитосанитарный эффект в отношении ризоктониоза обусловлен увеличением численности антагонистов, особенно актиномицетов и бактерий (табл. 2, 3).

Наивысшая численность пенициллов (4.25×10^3 КОЕ/г в среднем за вегетацию) отмечалась в варианте с внесением NP-удобрений и, соответственно, повышен-

ным (избыточным) содержанием подвижных форм минерального азота при истощенном калийном фоне. Оптимизация калийного фона почвы при сбалансированном применении минеральных удобрений снижала (до $2.37-4.0 \times 10^3$ КОЕ/г почвы) численность популяции этой группы микроорганизмов.

Наиболее существенны эти различия были в начале вегетации. По мере потребления растениями питательных веществ и снижения их концентрации в почвенном растворе разница между вариантами по численности грибов р. *Penicillium* в почве сглаживалась, а в конце вегетации различий практически не было.

Таблица 2. Общая численность бактерий (Б), грибов (Г) и актиномицетов (А) в пахотном слое почвы

Варианты	Срок отбора почвенных проб*									Средняя		
	1			2			3					
	Б	Г	А	Б	Г	А	Б	Г	А	Б	Г	А
Пар	5.41	3.40	0.91	11.22	1.97	0.44	12.27	6.90	0.54	9.63	4.09	0.63
Без удобрений	5.52	2.09	0.42	8.85	1.84	0.66	9.90	5.18	0.70	8.09	3.04	0.59
НР	5.26	9.98	0.60	7.68	5.66	0.96	12.20	7.40	1.00	8.38	7.67	0.85
НРК ₂₅	5.82	4.92	0.44	11.38	4.76	0.92	18.30	7.38	1.64	11.83	5.69	1.01
НРК ₅₀	5.92	2.38	0.48	17.14	3.08	1.37	19.53	7.58	1.58	14.19	4.35	1.14
НРК ₇₅	6.44	2.34	0.84	16.60	2.20	1.82	25.30	7.76	1.63	16.11	4.10	1.43
НРК ₁₀₀	11.22	2.26	1.13	14.26	2.70	1.46	31.20	7.58	1.74	18.89	4.18	1.44
НРК ₁₂₅	9.68	2.24	0.96	14.24	2.85	1.36	23.64	7.74	1.90	15.85	4.28	1.42
Средняя	6.91	3.70	0.72	12.67	3.13	1.12	19.04	7.19	1.34			

НСР₀₅ по вариантам: бактерии - 6.46; грибы - 2.70; актиномицеты - 0.64;

по срокам отбора почвенных проб: бактерии - 3.95; грибы - 2.88; актиномицеты - 0.58.

*1- полные всходы картофеля; 2- полная бутонизация; 3- созревание. Содержание бактерий (Б), грибов (Г) и актиномицетов (А) в пахотном слое: Б и А - шт $\times 10^5$ КОЕ/г; Г - шт $\times 10^3$ КОЕ/г почвы.

Таблица 3. Распространенность антагонистов в пахотном слое почвы

Варианты	Срок отбора почвенных проб									Средняя		
	1			2			3					
	Грибы		Бактерии	Грибы		Бактерии	Грибы		Бактерии	Грибы		Бактерии
	Р	Т	Ps	Р	Т	Ps	Р	Т	Ps	Р	Т	Ps
Пар	3.49	0.08	3.48	0.46	0.18	3.70	5.36	0.32	3.10	0.19	3.59	
Без удобр.	0.70	0	2.57	0.53	0.13	2.14	4.00	0.08	1.74	0.07	2.35	
НР	8.08	0.04	0.86	0.22	0.04	3.90	4.46	0	4.25	0.03	2.38	
НРК ₂₅	0.53	0.04	1.70	1.31	0.09	5.64	5.27	0.04	2.37	0.06	3.67	
НРК ₅₀	0.73	0.04	2.32	0.47	0.26	6.27	8.13	0.04	3.11	0.11	4.30	
НРК ₇₅	0.78	0.08	2.90	0.56	0.09	7.22	9.28	0.04	3.54	0.07	5.06	
НРК ₁₀₀	1.48	0.04	3.44	0.42	0.13	10.9	10.00	0	4.00	0.06	7.12	
НРК ₁₂₅	1.07	0.04	4.68	0.30	0.04	6.60	6.98	0.04	2.78	0.04	5.64	
Средняя	2.11	0.04	2.74	0.53	0.12	5.80	6.68	0.07				

НСР₀₅ по вариантам: Р- *Penicillium* - 2.45 и Т- *Trichoderma* - 0.11 шт $\times 10^3$ КОЕ/г почвы;

Ps- *Pseudomonas* - 2.75 шт $\times 10^5$ КОЕ/г почвы; по срокам отбора почвенных проб: *Penicillium* - 1.24; *Trichoderma* - 0.07; *Pseudomonas* - 1.69.

*1- полные всходы картофеля, 2- полная бутонизация, 3- созревание.

В почве контрольного и фонового вариантов (НР) количество псевдомонад уменьшилось относительно пара, что связано как со значительным снижением уровня подвижных форм макроэлементов, так и с неблагоприятным соотношением между N и K. По мере улучшения условий калийного питания на фоне НР прогрессивно увеличивалась и численность дан-

ных бактерий. Максимальное количество микроорганизмов (7.12×10^5 КОЕ/г почвы) отмечено в варианте НРК₁₀₀, что свидетельствует об оптимальных условиях функционирования почвенного бактериального ценоза. При дальнейшем увеличении дозы калийных удобрений численность этой группы микроорганизмов снижалась (до 5.64×10^5 КОЕ/г почвы), веро-

ятно, из-за повышения концентрации солей в почвенном растворе. Общая численность псевдомицелия в почве всех вариантов опыта возрастала в течение периода вегетации растений.

Таким образом, наши исследования показали, что численность прокариот хорошо отражает уровень супрессивности почвы в результате длительного применения минеральных удобрений.

В связи с тем, что определяющим показателем для развития ризоктониоза является количество почвенного инокулюма (Шалдяева, 2007; Малюга, 2008), поражаемость стеблей картофеля заболеванием в вариантах опыта так же закономерно снижалась с увеличением дозы калийных удобрений и уменьшением численности пропативных структур *R. solani* в почве (рис. 1).

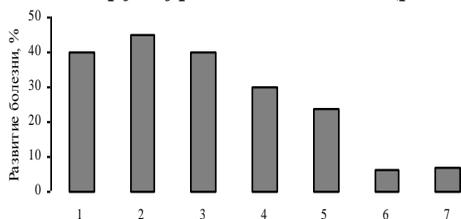


Рис. 1. Развитие ризоктониоза на стеблях картофеля, % (НСР₀₅ = 9.7)

1- без удобрений, 2- NP, 3- NPK₂₅, 4- NPK₅₀, 5- NPK₇₅, 6- NPK₁₀₀, 7- NPK₁₂₅

В варианте NP распространенность ризоктониоза в фазу уборки урожая составляла 45%, в то время как в вариантах NPK₁₀₀₋₁₂₅ болезнью было поражено не более 7% растений.

Аналогичные закономерности прослеживаются и в отношении заселенности клубней нового урожая склероциями гриба (рис. 2).

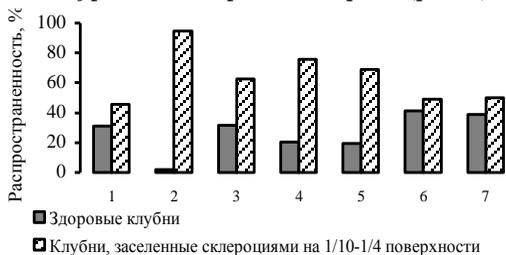


Рис. 2. Влияние различных доз удобрений на распространение ризоктониоза на клубнях нового урожая, % НСР₀₅: здоровые клубни – 10.1; клубни, заселенные склероциями – 15.0. 1- без удобрений, 2- NP, 3- NPK₂₅, 4- NPK₅₀, 5- NPK₇₅, 6- NPK₁₀₀, 7- NPK₁₂₅

Максимально были заселены склероциями ризоктониоза клубни растений, выращиваемых без калия – 95%, тогда как в вариантах NPK₁₀₀₋₁₂₅ данный показатель составлял 48-50%.

Увеличение подвижных форм калия в почве не только оптимизировало фитосанитарное состояние посадок картофеля в отношении ризоктониоза, но и влияло на морфометрические показатели и продуктивность культуры.

Так, масса клубней растения и урожай (т/га) возрастали в соответствии с увеличением количества калия в почве (табл. 4).

Таблица 4. Влияние калийных удобрений на урожай картофеля

Варианты	Масса клубней растения, г	Урожай клубней, т/га
Без удобрений	360.0	7.6
NP	420.0	9.5
NPK ₂₅	610.0	15.7
NPK ₅₀	990.0	21.6
NPK ₇₅	910.0	22.6
NPK ₁₀₀	1210.0	23.5
NPK ₁₂₅	1300.0	26.0

Таким образом, поддержание в почве слабо- или бездефицитного баланса калия (K_{75-100%} на фоне NP) является наиболее целесообразным как с агрономической, так и с экологической точки зрения. Подобная оптимизация калийного питания картофеля приводит к увеличению количества почвенных бактерий, в т.ч. актиномицетов, способствует значительному сокращению численности пропативных структур *R. solani*, что улучшает фитосанитарную обстановку и рост урожайности культуры. Для стабильного получения урожая здоровых клубней картофеля в 20-25 т/га можно рекомендовать дозы минеральных удобрений N100P60K100-120. Одностороннее использование азотных удобрений при низком содержании калия в почве вызывает резкий рост почвенной популяции грибов (в т.ч. фитопатогенных), повышая инфекционный потенциал почвы, что приводит к усилению развития ризоктониоза картофеля и снижению урожайности.

Литература

- Агрохимические методы исследования почв. М., Наука, 1975, 656 с.
- Авдиенко И.Д., Исмаилов З.Ф., Рябченко Н.Ф., Скрыбин К.Г., Стародубцева А.М., Терентьев М.А. Консорциум штаммов-антагонистов для борьбы с бактериальными и грибковыми болезнями растений / Пат. 2149552 Российская Федерация МПК А01N63/00, С12N1/20, С12P39/00. - № 98111359/13; заявл. 15.06.1998; опубл. 27.05.2000.
- Бурцева С., Сырбу Т. Поиск антагонистов, перспективных в борьбе с грибами возбудителями заболеваний сельскохозяйственных культур // *Stiința agricola*, 2009, 1, с. 48-50.
- Возбудители болезней сельскохозяйственных растений Дальнего Востока. М., Наука, 1980, с. 268-280.
- Воловик А.С. Гнили клубней картофеля при хранении. М., Колос, 1973, 72 с.
- Воронкова А.В., Коломиец Э.И. Изучение адаптационной способности и фитозащитного потенциала бактерий *V. subtilis* БИМ В-334 Д в модельных экосистемах // Междунар. научно-практ. конф. (Минск-Нарочь, 25-28 мая 2005 г.). РИВШ, 2005, с. 41-42.
- Дорожкин Н.А., Бельская С.И., Викторчик И.В., Алексеева Т.П., Новикова Л.М. Клубневые гнили картофеля. Минск, 1989, 135 с.
- Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. М., 1985, 351 с.
- Иванчина Н.В., Гарипова С.Р. Влияние ростостимулирующих бактерий (РГРВ) на продуктивность и устойчивость растений // *Агрохимия*, 2012, 7, с. 87-95.
- Иванюк В.Г., Банадысев С.А., Журомский Г.К. Защита картофеля от болезней, вредителей и сорняков. Минск, Белпринт, 2005, 696 с.
- Малюга А.А. Сухие фомозно-фузариозные гнили клубней картофеля при хранении. Новосибирск, 2007, 108 с.
- Малюга А.А. Биологические основы защиты картофеля в лесостепи Западной Сибири от основных почвенно-клубневых инфекций. Автореф. докт. дисс. М., 2008, 35 с.
- Маннанов Р.Н. Взаимоотношения почвенных антагонистов с некоторыми фитопатогенами, вызывающими основные болезни хлопчатника (гоммоз, корневая гниль, фузариоз) и пшеницы (корневая гниль). Автореф. докт. дисс. Ташкент, 2010, 40 с.
- Методика исследований по культуре картофеля. М., НИИКХ, 1967, 264 с.
- Методические указания по оценке селекционного материала на устойчивость к фитофторозу, ризоктониозу, бактериальным болезням и механическим повреждениям. М., ВАСХНИЛ, НИИКХ, 1980, 52 с.
- Микроорганизмы и охрана почв. М., МГУ, 1989, 206 с.
- Минеев В.Г. Агрохимия и экологические функции калия. М., МГУ, 1999, 332 с.
- Панников В.Д., Минеев В.Г. Почва, климат, удобрение и урожай. М., Агропромиздат, 1987, 512 с.
- Попкова К.В. Учение об иммунитете растений. М., Колос, 1979, с. 89-102.
- Попкова К.В., Шнейдер Ю.И., Воловик А.С., Шмыгля В.А. Болезни картофеля. М., Колос, 1980, 304 с.
- Прокошев В.В., Дерюгин И.П. Калий и калийные удобрения. М., Ледум, 2000, 184 с.
- Сенаторова Н.Н. Защита огурца от корневых гнилей с использованием циркона, эпина-экстра и антагонистических микроорганизмов. Автореф. канд. дисс. М., 2012, 21 с.
- Сэги Й. Методы почвенной микробиологии. М., Колос, 1983, 296 с.
- Хомяков М.Т., Адамян К.М., Егорова М.Ф., Харламова М.Н. Влияние минеральных удобрений на пораженность клубней картофеля болезнями при хранении // *Бюлл. ВНИИЗР*, 1986, 62, с. 33-37.
- Чичева Т.Б., Дурьнина Е.П. Сохранение конидий *Helmintosporium sativum* в почве в зависимости от ее физико-химических свойств и вносимых минеральных удобрений // *Биологические науки*, 1980, 11, с. 90-96.
- Шалдыбаева Е.М. Экологическое обоснование систем мониторинга и защиты картофеля от ризоктониоза в Западной Сибири. Автореф. докт. дисс. Краснодар, 2007, 40 с.
- Якименко В.Н. Калий в агроценозах Западной Сибири. Новосибирск, СО РАН, 2003, 231 с.
- Asran-Amal A., Abd-El salam K.A., Omar M.R., Aly A.A. Antagonistic potential of *Trichoderma* spp. against *Rhizoctonia solani* and use of M13 microsatellite-primed PCR to evaluate the antagonist genetic variation // *Journal of Plant Diseases and Protection*, 2005, 112 (6), p. 550-561.
- Czajka W., Majchrzak B., Kyrowski T. Wplyw nawozenia azotowego na zdrowotnosc przechowywanych bulw ziemniaka // *Acta Acad. agr. ac. techn. osten. Agr.*, 1991, 52, s. 219-228.
- Frank J., Leach S.S., Webb R.E. Evaluation of potato clone reaction to *Rhizoctonia solani* // *Plant dis. reporter*, 1976, 60, 11, p. 910-912.
- Henis Y. A new pellet soil-sample and its use for the study of population dynamics of *Rhizoctonia solani* // *Phytopathology*, 1978, 19, p. 1269-1273.
- Ko W., Hora F.K. A selective medium for the quantitative determination of *Rhizoctonia solani* in soil // *Phytopathology*, 1971, 61, p. 707-710.

THE INFLUENCE OF POTASSIUM FERTILIZERS ON THE PATHOGENESIS OF BLACK SCAB OF POTATOES IN WESTERN SIBERIA

A.A.Malyuga, V.N.Yakimenko

A long-term field experiment has revealed the influence of potassium fertilizers on the pathogenesis of black scab of potatoes the number of different groups of soil microorganisms. Nitrogen fertilization on the background of depleted potassium supply promoted dramatic increase of pathological process caused by the fungus *Rhizoctonia solani* Kühn., while optimization of soil potassium status resulted in significant decrease of propagules number in the soil, of development and incidence of the disease on plants and tubers.

Keywords: potato, potassium fertilizer, *Rhizoctonia solani*, disease, soil microorganism, antagonist, productivity.

УДК 632.51(470.345)

ДИНАМИКА СОРНОГО КОМПОНЕНТА АГРОФИТОЦЕНОЗОВ МОРДОВИИ**Д.В. Бочкарев, Н.В. Смолин, А.Н. Никольский***Национальный исследовательский Мордовский ГУ им. Н.П.Огарева, Саранск*

Рассмотрен процесс изменения сорной флоры агрофитоценозов с 1932 г. по настоящее время. Приводятся конспекты сорных видов в различные периоды исследований. Рассчитаны коэффициенты сходства видового состава сорных растений во времени и по культурам. Выявлена степень адвентизации сорного компонента агрофитоценозов в разные периоды исследований.

Ключевые слова: сорные растения, агрофитоценоз, изменение, численность, агротехника, сельскохозяйственная культура.

Агрофитоценоз - нестабильное растительное сообщество, состав и свойства которого находятся в тесной зависимости от степени антропогенного воздействия. Как отмечают исследователи (Mirkin, 1994; Миркин, Наумова, 1998), ведущим элементом формирования сорного компонента полевого фитоценоза является интенсивность нарушения среды произрастания, выраженная степенью антропогенного воздействия. По мнению Н.Н.Луновой и соавт. (2007), большую роль в защите сельскохозяйственных культур от вредных объектов играет фитосанитарный мониторинг. Изучение тенденций и закономерностей этого процесса служит одним из факторов успешной борьбы с сорняками и получения высоких урожаев сельскохозяйственных культур.

В XX веке в России следует выделить несколько периодов, в значительной степени повлиявших на коренное изменение видового спектра сорных растений. Создание в 30-х годах крупных сельскохозяйственных предприятий, оснащение их техникой, укрупнение площади обрабатываемых участков, введение севооборотов, применение посевных агрегатов и очистка семян, отказ от складывавшейся веками традиционной агротехники значительно изменили видовой состав сорных растений. Широкомасштабное применение гербицидов, начатое в середине 1960-х годов, также внесло определенный вклад в этот процесс. Активизация товарообмена, особенно в области сельского хозяйства, между странами и регионами при-

вела к увеличению доли адвентивных видов в сорном компоненте современных агрофитоценозов (Лунова, 2003).

В связи с этим изучение динамики сорного компонента агрофитоценозов за длительный период времени является актуальным исследованием, позволяющим вскрыть влияние историко-экономических факторов на структуру и состав агрофитоценозов региона в целом.

Исследования растительного покрова Мордовии были начаты более 150 лет назад. Среди ученых следует выделить К.А.Космовского (1890), исследовавшего земли республики, входившие на тот момент в состав Пензенской губернии, Д.И.Литвинова (1888) и В.В.Алехина (1913), изучавших растительный покров Тамбовской губернии. Растительность территории Нижегородской губернии, также частично вошедшей в состав современной территории Республики Мордовия, была описана В.В.Докучаевым в 1884-1890 гг., а позднее В.И.Талиевым (1902-1915 гг.). Зачастую исследователи ограничивались изучением флоры естественных фитоценозов, не затрагивая сорную растительность (Кузьмин, 1941).

Начало изучения сорной растительности полей Мордовской автономной области было положено профессором И.И.Спрыгиным, руководившим геоботаническим отрядом в 1931-1932 гг. Последующие масштабные исследования сорной флоры Большеигнатовского района и территории СХПК Заря были проведены через 5 лет. По постановлению Совнаркома Мордовской АССР от 29 марта 1936 г.

было введено обязательное картирование засоренности полей республики, которое

было осуществлено в 1936-1938 гг. под руководством П.К.Кузьмина.

Методика

В 2002-2011 гг. на территории СХПК «Заря» Б.-Игнатовского района нами были проведены собственные исследования по определению засоренности посевов по местам предыдущих геоботанических обследований. Засоренность посевов определяли количественным методом в третьей декаде июля (перед уборкой зерновых культур, середина вегетации пропашных культур) по методике НИИ сельского хозяйства Юго-Востока (1969). Численность сорных растений определяли непосредственным подсчетом их стеблей на пробных площадках, выделяемых с помощью рамки размером 100×100 см, где учитывали количество сорных растений каждого вида. Виды, встречавшиеся редко и не попавшие в рамку, записывали отдельно. Численность (A) рассчитывали по формуле $A = a/ns$, где a - число встреченных особей (стеблей) растений; n - число учетных площадок, s - размер учетной площадки, м². Для сравнения видового состава сорных видов агрофитоценозов мы применили коэффициенты сходства (коэффициент Жаккара) который рассчитывается по следующей формуле $K_j = c/(a + b - c)$, где: a - количество видов в фитоценозе А; b - то же в фитоценозе В; c - число видов, встречающихся

одновременно в обоих фитоценозах (Ивойлов, 2000).

Большеигнатовский район расположен в пределах 55°00' с.ш. и 45°30' в.д. северо-восточной части Мордовии в бассейнах рек Пьяна и Алатырь, являющихся притоками Суры, впадающей в Волгу.

Климат здесь умеренно континентальный. Средняя температура января -12.3°C, среднегодовая +3.5°C. За год выпадает около 550 мм осадков. Продолжительность вегетационного периода в среднем составляет 150 дней. Почвы - выщелоченный и оподзоленный черноземы, тяжелосуглинистые, содержание фосфора и калия - среднее и выше среднего для зерновых культур. Реакция почвенной среды - слабокислая, близкая к нейтральной.

В годы наших обследований в структуре посевных площадей преобладали озимая пшеница (площадь от 150 до 600 га); яровая пшеница (от 240 до 725 га); ячмень яровой (от 150 до 530 га), кукуруза на силос и зерно (от 50 до 310 га); бобовые (до 100 га); многолетние травы (от 250 до 700 га). Структура посевных площадей, сложившаяся в хозяйстве, типична для большинства сельскохозяйственных предприятий Республики Мордовия (Бочкарев и др., 2009).

Результаты исследований

Результаты ботанических исследований позволяют судить о засоренности посевов, которая существовала многие столетия из-за сложившегося примитивного уровня агротехники. Г.Г.Данилов (1964) отметил, что глубина вспашки не превышала 1.5-2 вершка (6-9 см). Обработка почвы в республике вплоть до начала коллективизации осуществлялась за счет

конной тяги, при этом плугом обрабатывалось от 4 до 6% пашни, основная же площадь обрабатывалась сохой.

В 1932 г. в структуре посевной площади хозяйства были озимая рожь, овес, конопля и чистый пар. В посевах возделываемых культур и парах было отмечено 70 видов сорных растений (табл. 1).

Таблица 1. Засоренность сельскохозяйственных культур СХПК «Заря» Б.-Игнатовского района, 1932 г. шт/м²

Сорные виды	Пар	Озимая рожь	Овес	Конопля
Малолетние				
Эфемеры				
Звездчатка средняя (<i>Stellaria media</i> L.)	28	7	10	
Яровые ранние				
Гореч птичий (<i>Polygonum aviculare</i> L.)	15			4
Крупка дубравная (<i>Draba nemorosa</i> L.)	11	редко		
Марь белая (<i>Chenopodium album</i> L.)	3		2	1
Проломник северный (<i>Androsale septenthonatis</i> L.)	12			
Зимующие				
Василек синий (<i>Centaurea cyanus</i> L.)	редко	5	7	
Воробейник полевой (<i>Buglossoides arvensis</i> L.)			5	
Гулявник Лезеля (<i>Sisymbrium loesellii</i> L.)	41	9	11	
Гулявник струйчатый (<i>Sisymbrium Sophia</i> L.)	11			
Живокость полевая (<i>Consolida regalis</i> G.)	редко	1		
Змееголовник тимьяноцветный (<i>Dracocephalum thymiflorum</i> L.)	6		6	
Качим степной (<i>Gypsophila muralis</i> L.)	10			
Крестовник весенний (<i>Senecio vernalis</i> Webb.)	10			редко
Куколь обыкновенный (<i>Agrostemma githago</i> L.)	4			
Пастушья сумка (<i>Capsella bursa-pastoris</i> L.)	20	редко		

Ромашка непахучая (<i>Matricaria perforata</i> Mill)	4	редко		редко
Рыжик мелкоплодный (<i>Camelina microcarpa</i> A.)	6	12		
Скерда кровельная (<i>Crepis tectorum</i> L.)	5	2	редко	
Сорные виды				
	Пар	Озимая рожь	Овес	Конопля
Фиалка полевая (<i>Viola arvensis</i> L.)	10			
Чистец однолетний (<i>Stachys annua</i> L.)	6			
Ярутка полевая (<i>Thlaspi arvense</i> L.)	8	редко		
Яснотка стеблеобъемлющая (<i>Lamium amplexicaule</i> L.)	3	редко	8	
Озимые				
Метлица полевая (<i>Apera spica-venti</i> L.)	132	159		
Двулетники				
Дрема белая (<i>Melandrium album</i> Mill.)	5		редко	
Икотник серый (<i>Berteroa incana</i> L.)	25	1	6	редко
Липучка растопыренная (<i>Lapulla squarrosa</i> R.)	7	редко		
Лопух паутинистый (<i>Arctium tomentosum</i> Mill.)	редко			
Пастернак посевной (<i>Pastinaca sativa</i> L.)	8			
Тмин обыкновенный (<i>Carum carvi</i> L.)				1
Свербига восточная (<i>Bunias orientalis</i> L.)	4	7		
Смолевка обыкновенная (<i>Silene vulgaris</i> L.)	3	7	3	
Чертополох колючий (<i>Carduus acanthoides</i> L.)	4			
Многолетние				
Корневищные				
Звездчатка злаковая (<i>Stellaria graminea</i> L.)	редко			1
Мятлик луговой (<i>Poa pratensis</i> L.)				8
Пырей ползучий (<i>Elytrigia repens</i> L.)	128		10	34
Тысячелистник обыкновен. (<i>Achillea millefolium</i> L.)				14
Хвощ полевой (<i>Equisetum arvense</i> L.)	16	18		2
Чистец болотный (<i>Stachys palustris</i> L.)	10		10	
Ясколка полевая (<i>Cerastium arvense</i> L.)	8	2	2	
Корнеотпрысковые				
Бодяк полевой (<i>Cirsium arvense</i> L.)	7	5	4	
Вьюнок полевой (<i>Convolvulus arvensis</i> L.)	11	6	6	
Горошек мышиный (<i>Vicia cracca</i> L.)	6		редко	
Льнянка обыкновенная (<i>Linaria vulgaris</i> Mill.)	12		10	
Молочай прутьевидный (<i>Euphorbia virgata</i> Webb.)	7		2	
Осот полевой (<i>Sonchus arvensis</i> L.)	6	28	56	
Стержнекорневые				
Короставник полевой (<i>Knautia arvensis</i> L.)	5	редко	редко	
Лапчатка серебристая (<i>Potentilla argentea</i> L.)	редко			2
Ноняя темно-бурая (<i>Nonea pulla</i> L.)	9			
Одуванчик лекарств. (<i>Taraxacum officinale</i> Webb.)	3		редко	1
Полынь горькая (<i>Artemisia absinthium</i> L.)	6			
Мочковатокорневые				
Подорожник большой (<i>Plantago major</i> L.)	1			
Щучка дернистая (<i>Deschampsia cespitosa</i> L.)	356**			
Луковичные				
Лук круглый (<i>Allium rotundum</i> L.)		4		

**Данный вид встречался в понижениях и ложбинах, где талые воды задерживаются на длительный срок

***В посевах редко встречались горец шероховатый, дымянка лекарственная, пикульник ладанниковый, сушеница топяная, аистник цикутный, подмаренник цепкий, рыжик яровой, донник белый, овсяница красная, клевер гибридный, клевер луговой, клевер средний, лапчатка прямая, подорожник средний, сурепка обыкновенная, чистец прямой, клевер ползучий.

Наиболее засоренными в тот период были поля чистого пара. Как правило, пары были поздними (так называемыми «крестьянскими») и отчасти выполняли функцию пастбищ. Всего в парах было обнаружено 62 вида сорных растений, наиболее распространенными из которых являлись - из малолетних: горец птичий,

крупка дубравная, проломник северный, качим постенный, пастушья сумка. Особенно сильно были распространены гулявники Лезеля и струйчатый. Много было в паровых полях метлицы обыкновенной - основного озимого сорного вида того времени. Обильно встречались двулетники, в особенности икотник серо-зеленый,

пастернак посевной. Из многолетних корневищных существенное распространение в парах имели пырей ползучий, хвощ полевой, чистец болотный. Из корнеотпрысковых - бодяк щетинистый, осот полевой, льянка обыкновенная. Стержнекорневые виды были представлены короставником полевым, но-неей темно-бурой, польнью горькой, одуванчиком лекарственным и др.

Сорных растений в посевах озимой ржи было 24 вида (основные - метлица полевая и осот полевой), в посевах овса обнаружено 23 вида (наибольшее распространение из малолетних - змееголовник тимьяно-цветный, воробейник полевой, василек синий, гулявник Лезеля; из многолетних - осот полевой, пырей ползучий и вьюнок полевой, чистец болотный). В посевах конопли зарегистрировано 14 видов, основными из которых были хвощ полевой, тысячелистник обыкновенный, пырей ползучий и др., что объясняется размещением конопли на пойменных почвах. В среднем по культурам и паровым полям на 1 м² в 1932 г. было обнаружено 286 сорных растения. Из них на долю малолетних приходилось 59%, многолетних - 41%.

Наибольшее количество видов на тот период имели: из малолетников - зимующие (27% от общего числа видов), в частности фиалка полевая, качим постенный, крестовник весенний, пастушья сумка, ясotka стеблеобъемлющая. Также существенную долю занимали яровые ранние виды (13%). Из них самыми распространенными были марь белая, крупка дубравная, горец птичий, проломник северный. Озимые сорные виды представлены только метлицей полевой, однако от средней численности малолетних растений на 1 м² она занимала 43%. Из многолетних широкое видовое разнообразие имели стержнекорневые - 12 видов, однако по численности преобладали корневищные, из которых основными были пырей ползучий, хвощ полевой, чистец болотный. В посевах отмечалось обилие корнеотпрысковых сорных растений, но на их долю приходилось только 14% от общего количества видов. Из них особо многочислен-

ными были осот полевой, вьюнок полевой, бодяк щетинистый, льянка обыкновенная и др.

Важной характеристикой состава сорной флоры является ботанический спектр слагающих ее видов (рис. 1). В 1932 г. он был достаточно широким, всего отмечено 16 семейств сорных растений. В посевах преобладали представители астровых (19%), бобовых (13%), яснотковых, гвоздичных и капустных (11%).



Рис. 1. Долевое участие семейств в формировании



Рис. 2. Экологические группы сорных видов по отношению к условиям увлажнения, 1932 г.

В посевах (рис. 2) преобладали мезофитные виды (54% от общего количества), значительную долю занимали ксеромезофиты (29%) и мезоксерофиты (10%).

Анализируя группы сорных растений по времени их заноса, можно отметить, что основная их доля приходилась на архефиты (виды, занесенные до 16 века) - 88%. Количество неофитов было на уровне 12% от их общего числа, основную часть представляли однолетние растения, родина которых - Средиземноморский регион. Здесь следует выделить гулявник Лезеля, свербигу восточную, рыжик посевной и

рыжик мелкоплодный. Из многолетних видов встречались чистец прямой и молочай прутьевидный. Многие из них успешно натурализовались и получили широкое распространение. Необходимо отметить, что гулявник Лезеля встречался во всех культурах.

Ко времени второго периода обследований посевов СХПК «Заря» (1936 г.) положение в организации сельского хозяйства Мордовии коренным образом изменилось. Обработываемая тракторами площадь пашни достигла 95%. Вместо позднего пара начали вводить черный и ранний пар, а под яровые культуры - раннюю зябь. Глубина обработки почвы увеличилась до 20-22 см (Дробижев, 1981). К 1936 г. в структуре посевных площадей СХПК «Заря» значительную долю занимала яровая пшеница (ранее не возделываемая), а также просо и бобовые культуры.

Анализ результатов геоботанических исследований (Кузьмин, 1941) показал, что в посевах встречалось 62 вида сорных растений, а наиболее засорены были посевы проса (23 вида). Средняя засоренность составляла 69 растений на 1 м². Существенное распространение в этой культуре получили: из малолетних яровых ранних горец птичий, дымянка лекарственная, марь белая; из зимующих в большом количестве здесь произрастали подмаренник цепкий и чистец однолетний. Из многолетних большую вредоносность просу приносили корневищные сорняки: пырей ползучий, чистец болотный, из корнеотпрысковых бодяк щетинистый, льянка обыкновенная, мышиный горошек, осот полевой, вьюнок полевой.

Также высока оказалась засоренность посевов яровой пшеницы (58 растений на 1 м², относящихся к 36 видам). Наиболее распространенными были из малолетних дымянка лекарственная, марь белая, василек синий, липучка растопыренная, гулявник Лезеля; из многолетних пырей ползучий, хвощ полевой, чистец болотный, вьюнок полевой, бодяк щетинистый.

Посевы овса были менее засоренными, всего в посевах было обнаружено 47 сорных растений на 1 м², однако их видовой

спектр был самым высоким из всех культур (36 видов). Из малолетних яровых ранних в посевах овса отмечали марь белую, гулявник Лезеля. Из зимующих чаще в посевах овса встречались куколь обыкновенный, василек синий, чистец однолетний. Из многолетних видов в посевах овса наибольшее распространение получили пырей ползучий, хвощ полевой, чистец болотный. Из корнеотпрысковых растений особо вредоносными были осот полевой, бодяк щетинистый.

В посевах озимой ржи было обнаружено 29 видов сорных растений общей численностью 55 шт./м², из яровых ранних горец птичий, дымянка лекарственная, крупка дубравная; из зимующих василек синий, гулявник Лезеля. Встречалась в посевах ржи метлица полевая. В отличие от яровых зерновых культур, в посевах было меньше корневищных - всего 2 вида (ясколка полевая, пырей ползучий), однако корнеотпрысковые были также широко представлены.

Минимальное число сорных растений, как на единицу площади (42 шт./м²), так и по видовому обилию (23) было отмечено в бобовых культурах. Среди них особо многочисленными были марь белая, чистец однолетний, смолевка обыкновенная, тысячелов посевной, скерда кровельная.

Редко встречались в посевах горец шероховатый, овсюг обыкновенный, рыжик яровой, воробейник полевой, живокость полевой, качим постенный, крестовник весенний, пастушья сумка, ромашка непахучая, фиалка полевая, ярутка полевая, донник белый, пастернак посевной, рыжик озимый, свербига восточная, чертополох колючий, звездчатка злаковая, тысячелистник обыкновенный, ясколка полевая, молочай прутьевидный, нивяник обыкновенный, одуванчик лекарственный, подорожник средний, сурепка обыкновенная, кипрей розовый, подорожник большой; редко встречаемые: крупка дубравная, пикульник двунадрезанный, проломник северный, сушеница топяная, змееголовник тимьяноцветный, смолевка обыкновенная, мятлик луговой, лапчатка прямая, лапчатка серебристая.

В среднем по культурам в 1936 г. численность растений составляла 54 шт/м². Из них на долю малолетних приходилось 54%, многолетних - 46%. Наиболее распространенными были: из малолетников яровые ранние виды (28% от общего количества видов). Из них наибольшую численность имели василек синий, гулявник Лезеля, змееголовник тимьяноцветный, куколь обыкновенный. Яровые ранние виды занимали порядка 18%. Наиболее распространенными в тот период были горец птичий, марь белая, гулявник лекарственный, дымянка лекарственная. Озимые были представлены одним видом - метлицей полевой. Из многолетних наибольшее число видов имели стержнекорневые, однако по количеству на учетной площадке доминировали корнеотпрысковые виды. Из них особо многочисленны были осот полевой, вьюнок полевой, бодяк щетинистый, льнянка обыкновенная.

Существенные изменения экологических условий в агрофитоценозе, вызванные глубокой отвальной вспашкой, расширением спектра возделываемых культур, введением севооборотов способствовали снижению видового разнообразия сорных растений на 12%, а их численности более чем в 5 раз по сравнению с 1932 годом. Существенно сократилась численность двулетних видов, так как по своим биологическим особенностям они не смогли произрастать на полях с глубокой периодической обработкой почвы. Введение севооборотов с яровыми культурами, очистка посевного материала снизили численность метлицы полевой. Уменьшилось число корневищных видов. Из посевов исчезли овсяница красная, редко стал встречаться тысячелистник обыкновенный. Число побегов пырея, который при вспашке плугом с предплужником слабо развивался, сократилось более чем в 10 раз. Из многолетних доминирующими стали корнеотпрысковые сорные виды, что объясняется меньшим повреждением их корневой системы рабочими органами почвообрабатывающих орудий. Численность корнеотпрысковых на 1 м² по сравнению с 1932 годом сократилась вдвое. В то же время ввоз сортовых семян яровой пшеницы для посева из Саратовской области стал причиной появления овсяга обыкновенного, ранее не встречавшегося на полях республики.

Доминирующими ботаническими семействами, как и в первый период обследований, оставались астровые (18% от общего количества), бобовые и капустные - по 15%. Всего в посевах отмечены сорные растения из 15 семейств (рис. 3).

Экологическая группировка сорных видов по отношению к условиям увлажнения показала, что большая их часть относилась к группе мезофитов (42%). Также обильно представлены ксеромезофиты - 39% и мезоксерофиты - 11% (рис. 4).

Экологическая группировка сорных видов по отношению к условиям увлажнения показала, что большая их часть относилась к группе мезофитов (42%). Также обильно представлены ксеромезофиты - 39% и мезоксерофиты - 11% (рис. 4).



Рис. 3. Доля семейств в спектре видов



сорных растений, 1936 г.

Рис. 4. Экологические группы сорных растений по отношению к условиям увлажнения, 1936 г.

Интенсификация сельского хозяйства, сопровождавшаяся ввозом семенного материала и новой техники, оказала существенное влияние и на появление новых заносных сорных растений. Количество адвентивных видов возросло до 24%. Среди них преобладали малолетние виды - гулявник лекарственный, чистец одно-

Корнеотпрысковые							
Бодяк щетинистый (<i>Cirsium arvense</i> L.)	4	2	3	1	12	4	редко
Вьюнок полевой (<i>Convolvulus arvensis</i> L.)	3	3	4	3	8	2	редко
Лагука татарский (<i>Lactuca tatarica</i> L.)	2	1	редко		редко		
Молочай прутевидный (<i>Euphorbia virgata</i> W.)		редко	4				1
Осот полевой (<i>Sonchus arvensis</i> L.)	редко	1	2	редко	2	редко	
Стержнекорневые							
Одуванчик лекарственный (<i>Taraxacum officinale</i> Webb.)	7*	13*	редко		редко	редко	16
Ползучие							
Лапчатка гусиная (<i>Potentilla anserina</i> L.)							1

*Имеет существенное распространение при посеве озимых культур по пласту многолетних трав.

**В посевах редко встречались горчица полевая, мальва пренебреженная, гулявник Лезеля, скерда кровельная, лопух паутинистый, снык обыкновенный, чертополох колючий, подмаренник настоящий, горошек мышиный, борщевик Сосновского, короставник полевой, лапчатка серебристая, нивяник обыкновенный, пижма обыкновенная, полынь обыкновенная, щавель курчавый, лютик едкий, подорожник большой, цикорий обыкновенный, льнянка обыкновенная, полынь горькая, смолевка обыкновенная, дрема белая.

В среднем на 1 м² в годы наших исследований произрастало 53 экземпляра сорных растений, из которых на долю малолетних приходилось 59%, многолетних - 41%. Среди малолетников как и ранее доминировали зимующие виды (21% от общего числа видов) - ромашка непахучая, фиалка полевая и трехцветная, подмаренник цепкий, ярутка полевая. Яровые ранние были представлены 10 видами, из которых наиболее распространенными оказались марь белая, овсюг обыкновенный, пикульник обыкновенный. Яровые поздние были представлены 2 видами, однако их количество на 1 м² из малолетних было максимальным. Из многолетних стержнекорневые виды имели самый широкий видовой спектр (10), однако по численности на единице площади преобладали корнеотпрысковые (бодяк щетинистый, вьюнок полевой), а из корневищных - хвощ полевой.

Систематически проводимые в течение 10 лет исследования показали, что основные сорные виды во всех культурах сохранялись из года в год. Однако при умеренном и повышенном увлажнении как численное, так и видовое разнообразие сорных растений несколько увеличилось (Никольский и др., 2012). Помимо погодных условий существенное влияние на уровень засоренности оказали антропогенные факторы. Нестабильная экономическая ситуация, отсутствие системного применения гербицидов способствовали росту уровня засоренности посевов. Ши-

рокое применение дискования на глубину 12-14 см в качестве основной обработки существенно влияло на увеличение численности хвоща полевого, бодяка щетинистого и вьюнка полевого. В посевах вновь появился пырей ползучий, который в 80-е годы практически исчез (Ивойлов, Ивойлов, 2002). Однако начатое в первое десятилетие XXI века применение повсходовых гербицидов на ячмене и яровой пшенице значительно снизило численность овсюга.

Вместе с уменьшением количества видов в настоящее время выросла доля семейства астровые (31%), количество видов из семейств капустные и яснотковые составило 11% (рис. 5).

Потепление климата отразилось и на соотношении экологических групп сорняков по условиям увлажнения (рис 6). Как и в предыдущие периоды исследований, в 2002-2011 гг. основную долю составили мезофиты (42). Выросло (38%) количество ксеромезофитов, количество гигромезофитов составило всего 6%.

Наши данные согласуются с результатами Ю.Я.Спиридонова с соавт. (2004) об изменении количественного и качественного состава сорного ценоза из-за агротехнических приемов возделывания сельскохозяйственных культур, и от погодных условий. Ими установлено, что в последние годы из-за потепления климата увеличилась численность и вредоносность зимующих видов (ромашки непахучей, подмаренника цепкого, фиалки полевой, василька синего, пастушьей сумки, ярутки полевой).

Доля неофитов в общей массе выросла за последние 80 лет и составляет 29%. В посевах появились виды сорных растений, которые в 1932 г. на полях не встречались: овсюг обыкновенный, борщевик Сосновского, щирица запрокинутая, щавель курчавый.

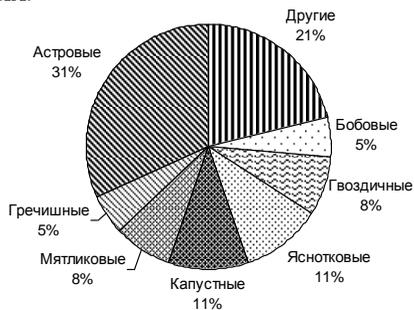


Рис. 5. Доля семейств в спектре видов сорных растений, 2002-2011 гг.



Рис. 6. Экологические группы сорных видов по отношению к условиям увлажнения, 2002-2011 гг.

Сопоставление имеющихся в нашем распоряжении данных геоботанических обследований 30-х годов с результатами наших исследований показало, что за 80-

летний период произошли значительные изменения в видовом составе сорных растений агрофитоценозов СХПК "Заря", подтверждающиеся результатами статистической обработки.

Таблица 3. Коэффициент сходства сорной флоры между озимыми культурами и яровыми зерновыми

Культуры	Коэффициент сходства по годам					
	1932		1936		2002-2011	
	ози- мые	яро- вые	ози- мые	яро- вые	ози- мые	яро- вые
Озимые зерновые	1		1		1	
Яровые зерновые	0.53	1	0.45	1	0.61	1

Таблица 4. Коэффициент сходства сорной флоры культур за восьмидесятилетний период

Годы	Коэффициент сходства по годам					
	озимые зерновые			яровые зерновые		
	1932	1936	2011	1932	1936	2011
1932	1			1		
1936	0.72	1		0.77	1	
2002-2011	0.55	0.63	1	0.48	0.61	1

Состав сорного компонента озимых и яровых зерновых культур существенно отличался во все периоды исследований. Вместе с тем, при унификации обработки почвы под различные культуры, использовании гербицидов из одних и тех же химических групп в последние годы наметилась тенденция к сближению со-става сорных флор. Коэффициент сходства в 2011 г. вырос на 20% по сравнению с 1936 г. (от 0.45 до 0.61).

Заключение

За 80-летний период в составе сорной флоры СХПК «Заря» произошли существенные изменения. В озимых зерновых культурах видовой состав изменился более чем на 45%, у яровых зерновых - на 52%. Из посевов исчезли яровые ранние - горец птичий (предпочитающий более плотные почвы), крупка дубравная, проломник северный, сушеница топяная. Однако редко встречавшийся в тот период овсюг обыкновенный стал одним из злостных сорняков яровых зерновых культур. Практически в 2 раза сократилось число

зимующих видов. Из посевов исчезли куколь обыкновенный (занесен в красную книгу Республики Мордовия), змееголовник тимьяноцветный. Злостные сорняки 30-х годов гулявник Лезеля и струйчатый редко встречаются в посевах многолетних трав, на обочинах дорог и необрабатываемых участках. Малораспространенные в 30-е годы подмаренник цепкий и ромашка непахучая в настоящее время повсеместно присутствуют по причине устойчивости к гербицидам группы 2,4-Д и 2М-4Х. По-прежнему остаются в фитоценозах

фиалка полевая и трехцветная. За 80-летний период полностью выпала из посевов метлица полевая, чему способствовало увеличение доли яровых культур, где данный вид из-за своих биологических особенностей произрастать не может.

В настоящее время в посевах обильно встречаются яровые поздние виды - щирица запрокинутая и ежовник обыкновенный, ранее не отмеченные исследователями. Это связано с возделыванием в хозяйстве кукурузы.

Двулетние виды, обильно встречавшиеся в первый период обследований, в настоящее время произрастают лишь в посевах многолетних трав, где складываются благоприятные условия для их развития. Состав корневищных видов сократился до 4. Из посевов исчезли ясколка полевая, звездчатка злаковая, тысячелистник обыкновенный. Снизилась численность пырея ползучего, однако хвощ полевой сохранил обилие своей популяции. Корнеотпрысковые виды все время сохраняли свое значи-

тельное численное присутствие, а их спектр увеличился за счет появления в посевах млокана татарского. Численность осота полевого сократилась по сравнению с 30-ми годами более чем в 10 раз.

Из стержнекорневых наибольшее распространение получил одуванчик лекарственный из-за наличия в севооборотах многолетних трав с длительным сроком использования. В посевах отмечен борщевик Сосновского - эргазиофитный вид, получивший широкое распространение в республике в последние несколько десятков лет (Смолин и др., 2011).

Анализ имеющихся в нашем распоряжении геоботанических материалов обследований полей и наши собственные исследования показывают, что основным фактором, влияющим на видовой состав и численность сорных растений в посевах сельскохозяйственных культур, является уровень антропогенной нагрузки.

Литература

- Бочкарев Д.В., Смолин Н.В., Зайчикова Т.Ф. Состояние и перспективы развития земледелия в Республике Мордовия // Нива Поволжья, 2009, 4, 13, с. 1-6.
- Данилов Г.Г. Из истории земледелия Мордовии. Саранск, Мордовское книжное издательство, 1964, 112 с.
- Ивойлов А. В., Ивойлов Д. А. Сорная растительность Республики Мордовия, ее флористический и агрофитоценотический анализ // Аграрная наука Евро-Северо-Востока, 2002, 3, с. 35.
- Ивойлов А. В. Анализ данных агрономических исследований методами непараметрической статистики. Саранск, изд-во МГУ, 2000, 68 с.
- История Мордовской АССР: в 2 томах. Саранск, Мордовское книжное издательство, т 2, 1981, 432 с.
- Кузьмин П. К. Сорные растения полей Мордовской АССР и меры борьбы с ними. Саранск, Мордовское Государственное издательство, 1941, 232 с.
- Лунева Н.Н. Видовой состав сорных растений и тенденции его изменчивости в агроценозах Ленинградской области // Проблемы изучения адвентивной и синантропной флоры в регионах СНГ. Москва-Тула, Изд. Бот. сада МГУ, 2003, с. 62-63.
- Лунева Н.Н., Соколова Т.Д., Надточий И.Н., Навицкене Г.Ф., Филиппова Е.В. Оценка засоренности сельскохозяйственных посевов в Новгородской области // Вестник защиты растений, 2007, 3, с.34-45.
- Лунева Н.Н. О ботанических наименованиях сорных растений // Защита и карантин растений, 2003, 11, с. 17-20.
- Миркин В.М., Наумова Л.М. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа, Гилем, 1998, 413 с.
- Никольский А.Н., Бочкарев Д.В., Смолин Н.В., Дворецкий С.А. Экологическая флуктуация сорного компонента агрофитоценоза озимой пшеницы // Вестник Алтайского ГАУ, 2012, 9, с. 33-37.
- Смолин Н.В., Бочкарев Д.В., Никольский А.Н. Поиск путей борьбы с борщевиком Сосновского продолжается // Защита и карантин растений, 2011, 8, с. 26-28.
- Спиридонов Ю.Я., Протасова Л.Д., Ларина Г.Е. Изменение видового состава сорняков // Защита и карантин растений, 2004, 10, с.6-8.
- Спрыгин И. И. Геоботанический отчет по Игнатовскому совхозу свиноводтреста им. М. Горького. Рукопись, 1932, 21 с.
- Mirkin V.M. Which plant communities do exist? // J. Veget.Sci., 1994, 5, 2, p. 283-284.

WEED DYNAMICS IN AGROPHYTOCENOSSES OF THE REPUBLIC OF MORDOVIA

D.V.Bochkarev, N.V.Smolina, A.N.Nikolskiy

The weed flora dynamics in agrophytocenoses is reviewed since 1932 to now. Weed species in different periods of research are listed. The coefficients of similarity in weed species composition are counted over time and across cultures, as well as the fraction of adventive weeds in agrophytocenoses.

Keywords: weed, agrophytocenosis, flora dynamics, agrotechnology, crop.

Д.В.Бочкарев, к.с.-х.н.,
Н.В.Смолин, д.с.-х.н., Smolina89@mail.ru
А.Н.Никольский, к.с.-х.н., Al_mzr@mail.ru

УДК 632.938.1:633.16

ОЦЕНКА УСТОЙЧИВОСТИ СОРТОВ И ОБРАЗЦОВ ЯРОВОГО ЯЧМЕНЯ ИЗ КОЛЛЕКЦИИ ЛЕНИНГРАДСКОГО НИИСХ К ВОЗБУДИТЕЛЮ МУЧНИСТОЙ РОСЫ**Н.В. Иванова*, Т.Н. Радюкевич*, А.В. Анисимова**,
Л.М. Бондарева*, О.Н. Ковалева******* Ленинградский НИИСХ, п.Белогорка**** Всероссийский НИИ защиты растений, Санкт-Петербург***** Всероссийский НИИ растениеводства, Санкт-Петербург*

Мучнистая роса ячменя, вызываемая *Blumeria graminis* (DC.) Golovin ex Speer f. sp. *hordei* Em. Marchal (*Erysiphe graminis* DC. f. sp. *hordei* Em. Marchal), является одной из наиболее вредоносных болезней (Rasmusson, 1985; Czembor, 1996; Atzema, 1998). Потери урожая, вызванные этой болезнью, могут достигать 25% при среднем показателе, равном 10% (Пересыпкин, 1969; Zwatz 1987; Czembor, Czembor, 2001). Сильное развитие болезни снижает кустистость растений, уменьшает число зерен в колосе, массу 1000 зерен (Иванов и др., 1986).

В последние годы в Ленинградской области наблюдается значительное поражение ярового ячменя мучнистой росой на производственных посевах. Ранее эта болезнь проявлялась лишь на отдельных коллекционных образцах ячменя. Такая активизация патогена, по нашему мнению, связана с благоприятными для него погодными условиями.

Наиболее эффективный метод защиты посевов ячменя от мучнистой росы -

возделывание устойчивых сортов. В Европе начиная с 30-х годов прошлого века началось использование в селекции ячменя генов расоспецифической устойчивости (Honecker, 1938). В последующий период селекционеры использовали аллели гена устойчивости *Mla* (*Mla6*, *Mla7*, *Mla9*, *Mla12* и *Mla13*) и гены *Mlk*, *Mlg*, *M(La)*, *Mlh*, *Mlr* (Czembor, Czembor, 1998, 1999, 2001). Однако эффективность этих генов в защите от болезни сохранялась не более нескольких лет. Исключение составляет лишь ген устойчивости *mlo*, который сохраняет свою эффективность, будучи включенным в генотип многих сортов ячменя с 1979 года по настоящее время (Czembor, Bladenopoulos, 2001).

Целью нашей работы является изучение устойчивости к мучнистой росе сортов ярового ячменя из коллекции Ленинградского НИИСХ «Белогорка» и выделение сортов, обладающих полевой устойчивостью к возбудителю этого заболевания, для использования в селекции.

Методы исследований

Оценку образцов коллекции ярового ячменя проводили в течение 3-х лет на опытном поле Ленинградского НИИСХ Россельхозакадемии (Ленинградская область, п.Белогорка), предшественником ячменя во все годы изучения был картофель. Число изучаемых сортов составило 102 в 2009 г., 96 - в 2010 г. и 101 в 2011 г. Посев и уборка проводились ручным

способом, площадь деланки 1 м².

При изучении сортов ячменя по хозяйственно-биологическим признакам пользовались «Методическими указаниями по изучению мировой коллекции ячменя и овса» (1981), при оценке сортов по устойчивости к возбудителю мучнистой росы использовали шкалу Э.Э. Гешеле (1978).

Результаты исследований

В 2009 году мучнистой росой были поражены 50% образцов, развитие болезни составило от 5 до 80%.

Известно, что ячмень заражается возбудителем мучнистой росы при температуре от +15°C до +22°C и относительной

влажности воздуха 50-100% (Пересыпкин, 1969). В 2009 г. благоприятные условия для возбудителя мучнистой росы сложились в июне-июле в период выхода в трубку и колошения растений при среднесуточной температуре в июне 13.6°C

(осадков выпало 118.1 мм, что на 53.1 мм выше нормы). В июле среднесуточная температура воздуха была 16.5°C, осадков - 78 мм, что соответствует среднемуголетним показателям. Высокая влажность и температура воздуха способствовали развитию гриба.

На фоне сильнопораженных (развитие болезни 50% и выше) сортов, таких как Karin (Швеция), Белогорский, Колизей, Ленинградский, Мураш (Россия), Nordic (США), WgA 9-1 (Эфиопия), Нутанс 302 и БИОМ (Россия), были отмечены сорта относительно устойчивые. Развитие болезни - 10-20% отмечено на сортах Зевс, Нутанс 129, Княжич (Россия), Криничный (Беларусь), Романтик (Украина), Илек 16 (Казахстан), Inari (Финляндия), Balga, Druvis, Idumeja (Латвия) Kimberley (США) и др. Единичные пустулы (3-5%) *V. graminis* были отмечены на сортах Рахат, Балтика (Россия), Јла, Айдас (Литва), Kristaps (Латвия). Не отмечено симптомов болезни на сортах Ястреб, Карат, Вулкан, Тонус (Россия), Ansis, Klinta, Malva (Латвия), Annabel, Margret, Xanadu (Германия), Rejas (Чехия) и др.

Погодные условия во время вегетации ячменя в 2010 году складывались иначе. Среднесуточная температура воздуха превышала среднемуголетнюю в мае на +3.3°C, в июне и июле, соответственно, на +0.4°C и +5.6°C. Осадки выпадали неравномерно; если в мае и июне их выпало больше нормы, то в июле во время колошения ячменя было сухо, осадков выпало на 21.9 мм меньше нормы. Высокая температура 22.3°C и низкая влажность воздуха в июле не способствовали развитию болезни. Слабое поражение отмечено только у сортов Rejas (Чехия) и Дейсе (Канада).

В 2011 году первые месяцы вегетации ячменя (май, июнь) были достаточно теплыми (среднесуточная температура воздуха превышала среднемуголетние значения), сухими, количество выпавших осадков меньше нормы. В июле температура воздуха достигала 20.5°C, что на 3.8°C выше среднемуголетней, осадков

выпало +29.2 мм к среднемуголетним данным, что также было очень благоприятно для развития возбудителя мучнистой росы. Наблюдалось массовое поражение образцов ячменя. Только у 12 из 101 сорта не обнаружены симптомы поражения патогеном. К ним относятся Ястреб, Вакула (Россия), Прибужский 26, Мыть, Донецкий 15, Оболонь, Гармония (Украина), Xanadu, Жозефин (Германия), Balder (Финляндия), Jersy, Maridol (Чехия).

У сортов Святогор, Белогорский, Ленинградский, Суздавец, Двина, Ворсинский, Л1611 (Россия), Cecilia (Швеция), Saloon (Чехия), Parkland (Канада) и др. развитие заболевания достигало 50% и более. На этом фоне выделены сорта, пораженные в пределах 10-30% : Балтика, Северянин, Челябинец 2, Зевс, Вулкан, Биос-1, Ранний-1 (Россия), Криничный (Беларусь), Романтик (Украина), Илек 34 (Казахстан), Inari (Финляндия), Ansis, Druvis, Klinta, Malva (Латвия), Amulet, Heris, Rejas, Primus (Чехия), Annabel (Германия), Kimberley (США) и др. Слабое развитие болезни (до 5%) наблюдали на сортах Карат, Рахат, Княжич, Тонус (Россия), Илек 16 (Казахстан), Balga, Idumeja, Kristaps (Латвия), Айдас, Јла (Литва), Margret (Германия), Toledo (Великобритания).

В результате изучения устойчивости коллекционных сортов ярового ячменя к мучнистой росе в годы эпифитотии заболевания (2009 и 2011) выделено 15 сортов, показавших устойчивость и очень слабую пораженность (5-10%) этой болезнью (табл.).

Это сорта Рахат, Тонус, Вакула, Ястреб (Россия), Романтик (Украина), Илек 16 (Казахстан), Jersy, Heris (Чехия), Xanadu, Margret (Германия), Ansis, Klinta, Malva, Kristaps (Латвия) и Айдас (Литва). У устойчивого в полевых условиях сорта Heris присутствует ген *mlo*, детерминирующий устойчивость к мучнистой росе (Kokina et al., 2008). У остальных выделенных нами сортов, представленных в базе данных (vir@vir.nw.ru), гены устойчивости к

мучнистой росе не идентифицированы.

Некоторые сорта ячменя, выделенные по устойчивости к мучнистой росе,

обладали ценными хозяйственными признаками, такими как длина колоса, масса 1000 зерен.

Таблица. Агробиологическая характеристика сортов ярового ячменя, устойчивых к возбудителю мучнистой росы (средние за 2009 и 2011 гг.)

Сорта	Родословная	Происхождение	Разновидность	Высота растений, см	Длина колоса, см	Вегетац. период, дней	Развитие болезни, %	Масса 1000 зерен, г (2011 г.)
Ленинградский (стандарт)	T-2146 / Kaisa	Россия	pallidum	75.7	5.1	70	80.0	37.0
Суздалец (стандарт)	Defra/3/Первенец/Зазерский85//H.bulbosum /4/H.bulbosum//Идеал/Московский (аналог DGC-110/LINE-192-4)	Россия	nutans	68.3	8.7	80	90.0	50.1
Margret	Viskosa/Scarlett	Германия	nutans	66.0	7.0	78	5.0	46.0
Xanadu	Viskosa/Scarlett	Германия	nutans	57.0	6.5	78	0	41.0
Айдас	КМ-1192/Ofir (2781-7)/Effendi	Литва	nutans	74.5	8.5	81	3.0	44.3
Heris	HE-4436/CE-431	Чехия	nutans	62.0	7.5	79	1.0	45.0
Jersy	Scalett/Jersey/Malz/Tolar/Pasadena/Annabel/Prestige	Чехия	nutans	71.5	7.0	79	0	46.0
Ястреб	Престиж (Одесский 151/Прерия)	Россия	medicum	63.5	5.5	76	0	39.0
Рахат	(Визит / ДГС/46)/H. bulbosum	Россия	nutans	81.0	7.0	78	5.0	54.3
Тонус	к-29280/(КМ 938/Зерноградский 476/85)	Россия	nutans	62.0	6.5	81	5.0	51.3
Вакула	Паллидум 107/Паллидум 731	Россия	pallidum	62.4	5.9	75	0	38.6
Klinta	TORKEL/CF-42	Латвия	nutans	68.0	6.5	77	10.0	46.7
Ansis	JAREK/TAIFUN	Латвия	nutans	64.3	8.1	78	10.0	47.0
Malva	STN-8142/STN-7542	Латвия	nutans	52.0	7.7	76	10.0	47.1
Kristaps	CF-79502/STN-9023	Латвия	nutans	56.7	6.2	75	1.0	36.3
Романтик	Первенец/Триумф// Candice	Украина	nutans	77.6	9.1	76	10.0	47.3
Илек 16	к-23683/(Харьковский 70/Илийский)	Казахстан	nutans	71.4	5.7	78	10.0	43.3

Сорта Романтик, Айдас, Ansis, Рахат и Тонус по этим признакам не уступали или превосходили двурядный сорт-стандарт

Суздалец. Сорта Вакула и Ястреб превышали шестирядный сорт-стандарт Ленинградский по длине колоса и массе 1000 зерен.

Литература

Гешеле Э.Э. Основы фитопатологической оценки в селекции растений. М., Колос, 1978, с. 3-9.

Иванов М.В., Гусева К.А., Вершинина В.И. Создание исходного материала ярового ячменя, устойчивого к мучнистой росе. Селекция, семеноводство и технологии возделывания зерновых культур в Северо-Западной зоне РФСР // Сборник научных трудов, Л., 1986, с. 79-83.

Методические указания по мировой коллекции ячменя и овса. 3-е изд., перераб. Сост.: М.В.Лукьянова, Н.А.Родионова, А.Ф.Трофимовская; ВИР, Л., 1981, 31 с.

Пересыпкин В.Ф. Сельскохозяйственная фитопатология. М., Колос, 1969, 479 с.

Atzema J.L. Durability of mlo resistance in barley against powdery mildew caused by *Erysiphe graminis*

f. sp. *hordei* PhD Thesis, Swiss Fed. Inst Technol., Zurich, Switzerland, 1998.

Brandle U.E. Studies on the genetic structure of local populations of *Erysiphe graminis* f. sp. *hordei* Marchal. Ph. D. Thesis, Swiss Federal Institute of Technology, Zürich, Switzerland, 1994, 65 p.

Czembor J.H. Presence and expression of resistance genes to powdery mildew of barley in selections from Tunisian barley landraces. PhD. Thesis Plant Pathol. Dep., Montana St. Univ. Bozeman, USA, 1996.

Czembor J.H., Bladenopoulos K. Genes for resistance to powdery mildew (*Blumeria graminis* f. sp. *hordei*) in cultivars bred in Greece // Citation: Cereal Rusts and Powdery Mildews Bulletin [www.crpmb.org/] 2001/0316czembor

Czembor J.H., Czembor H.J. Powdery mildew re-

sistance in cultivars of spring barley from Polish Register // Plant Breeding and Seed Science, 1998, 42, p. 87-99.

Czembor J.H., Czembor H. J. Powdery mildew resistance in cultivars of winter barley from Polish Register // Plant Breeding and Seed Science, 1999, 43, p. 65-75.

Czembor J.H., Czembor H.J. Resistance to powdery mildew in barley cultivars and breeding lines included in 1998-2000 Polish registration trials // Plant Breeding and Seed Science, 2001, 45, p. 19-28.

Honecker L. Über die physiologische Spezialisierung des Gerstenmeltaues als Grundlage für die Immunitätszüchtung. Züchter, 1938, 10, p. 169-181.

Hovmöller M.S., Caffier V., Jalli M. et al. The European barley powdery mildew virulence survey and disease nursery 1993-1999 // Agronomie, 2000, 20, p. 729-744.

Jørgensen J.H. Genetics of powdery mildew re-

sistance in barley // Critical Review in Plant Science, 1994, 13, p. 97-119.

Kokina A.I., Legzdi Ha L., Berzi Ha I., Bleidere M., Rashal I., Rostoks N. Molecular marker based characterization of barley powdery // Latvian Journal of Agronomy, 2008, 11, p. 77-82.

Limpert E., Godet F., Müller K. Dispersal of cereal mildews across Europe // Agricultural and Forest Meteorology, 1999, 97, p. 293-308.

Rasmusson D.C. Barley American Society of Agronomy, Crop Science Society of America, Soil Science Society of America, Publishers, Madison, Wisconsin, 1985.

Zwats B. Analyse der Resistenzfaktoren und Virulenzfaktoren im Wirt-Parasit-System Sommergeste-Sorten und Mehltau (*Erysiphe graminis* D.C. f. sp. hordei) in Oesterreich // Bodenkultur, 1987, 38, p. 341-349.

Н.В.Иванова, к.с.-х.н., lenniish@mail.ru

Т.Н.Радюкевич, ст.н.с., lenniish@mail.ru

А.В.Анисимова, к.б.н., annaanis@mail.ru

Л.М.Бондарева, н.с., lenniish@mail.ru

О.Н.Ковалева, к.с.-х.н., o.kovaleva@vir.nw.ru

УДК 632.937.32

БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ЭНТОМОФАГА *NESIDIOCORIS TENUIS* REUTER (НЕТЕРОПТЕРА, MIRIDAE) ПРИ ПИТАНИИ ПЫЛЬЦОЙ

И.М. Пазюк, А.Л. Васильев

Всероссийский НИИ защиты растений, Санкт-Петербург

В последние десятилетия клоп слепняк *Nesidiocoris tenuis* Reuter наряду с видами из родов *Macrolophus* и *Dicyphus* применяется в биологической защите растений. Его используют в качестве энтомофага белокрылок, паутинных клещей, тлей, минеров, а также яиц и гусениц младших возрастов чешуекрылых в закрытом грунте в странах Средиземноморья и Северо-Восточной Азии (Zhang et al., 2003; Tellez, Tapia, 2006; Kabiri, Vila, 2009; Pazyuk, 2010). Для незидиокориса характерен смешанный тип питания с животной и растительной компонентой в рационе. Его способность выживать при питании исключительно на растениях оказалась незначительной: личинки клопа развивались только при питании соком растений табака, но не завершали развитие при питании соком растений томата, перца и баклажана, а также огурца (Urbanaja et al., 2005; Пазюк, 2008, 2009а).

Семейство Miridae, к которому относится клоп *N. tenuis*, включает виды с различной трофической специализацией, которая распространяется и на пыльцу. Не-

которые слепняки специализируются на цветах, развиваясь исключительно в соцветиях, но основная масса видов на цветках находится временно и играет незначительную роль в их опылении по сравнению с другими насекомыми-опылителями. О питании пыльцой у слепняков известно немного, но в качестве источника питания растительного происхождения она, вероятно, играет определенную роль для видов, являющихся зоофитофагами, то есть способных питаться как животной, так и растительной пищей. Есть предположения, что посещение соцветий и использование богатых сахарами ресурсов цветков может увеличить репродуктивный потенциал и плодовитость мирид (Wheeler, 2001).

Пыльца - естественный биологически активный продукт с важными питательно-диетическими свойствами благодаря микроэлементам, белкам, витаминам и волокнистым веществам. Кроме этого, она обладает антиоксидантным, антимикробным и биостимулирующим свойствами, а также противонитратным эффектом. В отличие от богатого сахарами нектара,

пыльца является преимущественно ресурсом азота (белков и аминокислот). Уровень протеинов в ней варьирует от 2,5% и до 61% (Мойриш, 1976; Wackers et al., 2005).

В природе пыльца служит существенным (альтернативным), либо дополнительным источником питания для энтомофагов из различных классов и семейств: клещей Phytoseiidae, жуков Carabidae, Coccinellidae, сетчатокрылых Chrysopidae, мух Syrphidae, клопов Anthocoridae, Nabidae, Reduviidae и др. (Zaher et al., 1969; Gilbert, 1981; Kiman, Yeargan, 1985; Laroche, 1990; Villaneve et al., 2005; Berkvens et al., 2008; Lungren, 2009). Так, она пригодна для обеспечения преимагинального развития и репродукции некоторых видов хищных клещей фитосеид (*Euseius tularensis*, *Amblyseius victorialis*), божьих коровок (*Coleomegilla maculata*, *Harmonia axyridis*), клопов-антокорид (*Orius albidipennis*, *O. insidiosus*, *O. laevigatus*, *O. naivashae*, *O. thripoborus*, *O. vicinus*) (Kiman, Yeargan 1985; Cocuzza et al., 1997; Berkvens et al., 2008; Lungren, 2009; Bonte et al., 2012). Во многих из этих случаев при питании исключительно пыльцой показатели доли особей, завершивших развитие, и количества отложенных яиц статистически значимо ниже таковых при питании на животной пище.

Пыльца играет важную роль для некоторых энтомофагов, выступая в качестве подкормки при питании на неподходящих по составу питательных веществ жертвах, то есть она компенсирует субоптимальные диеты (Lungren, 2009). Питание пыльцой позволяет личинкам некоторых лигид (*Geocoris punctipes*), набид (*Nabis americana*, *N. alternatus*, *N. caspiformis*), редувид (*Sinea complexa*, *S. confusa*, *Zelus renardii*, *Z. socius*) и пентатомид (*Podisus acutissimus*) увеличить продолжительность периода выживания без завершения развития, что дает больше шансов на поиск и потребление животных жертв (Naranjo, Gibson, 1996).

В некоторых случаях при краткосроч-

ных экспериментальных выпусках искусственно добавленная пыльца не улучшает защитный эффект (по сравнению с выпусками хищников) внесения без пыльцы, и в то же время приводит к увеличению числа вредителей, питающихся ею (Skirvin et al., 2006). Применение пыльцы в качестве подкормки сокращает потребление хищниками жертв на 40-55%, хотя некоторых из них привлекает в места нахождения жертв (Skirvin et al., 2007). В других случаях при длительной колонизации потребление пыльцы является преимуществом, определяющим эффективность хищников в агроценозе, обусловленную их способностью выживать в периоды низкой численности, либо при отсутствии жертв (Анисимов и др., 2005; Yaninek, 2007).

Выявление потребления энтомофагами пыльцы значительно интенсифицировало биологический метод. В частности, это позволило разработать способы сохранения полезных насекомых в агроценозах (Асякин и др., 2003; Jonsson et al., 2008), усовершенствовать методики массового разведения насекомых в условиях биофабрики: пыльца вошла в состав питательных сред для *Chrysopa carnea* (Методические указания..., 1979), ее используют в качестве подкормки при разведении коровок, клопов из семейств Anthocoridae и Miridae (Анисимов и др., 2005; Riddik, 2009). Пыльца может заменить пищу животного происхождения (*Tetranychus urticae*) при массовом разведении на растениях фасоли хищных клещей *Amblyseius victorialis* (James, 1993).

О роли пыльцы для питания и жизнедеятельности *N. tenuis* в настоящее время в литературе данных нет. Поэтому цель нашей работы - определить в лабораторных условиях влияние питания пыльцой на продолжительность развития личинок, продолжительность жизни имаго и плодовитость незидиокописа для последующей оценки ее пригодности в качестве подкормки при выпусках клопа в теплицы и для массового разведения этого энтомофага.

Методика исследований

Лабораторная культура клопа *Nesidiocoris tenuis* Reuter получена от особей корейской популяции (г. Сувон) и впервые привезена в лабораторию биологи-

ческой защиты растений ВИЗР в 2004 году. Клопов содержали в садках на растениях табака *Nicotiana tabacum* L. при 25-27°C. В качестве корма для клопов

использовали яйца зерновой моли *Sitotroga cerealella* Oliv.

Оценку продолжительности развития личинок незидиокориса при питании цветочной пылью проводили в лабораторных условиях при индивидуальном содержании в чашках Петри на листьях табака. Пыльца-обножка (разнотравье), хранившаяся при температуре 25°C в пластиковом вентилируемом контейнере, размалывалась и подавалась россыпью. Во втором варианте в качестве корма личинкам предлагали пищу животного происхождения - яйца зерновой моли *S. cerealella*, так же россыпью. В третьем - кормом для личинок служила смесь пыльцы и яиц зерновой моли. Личинок в опыте содержали при температуре 23-24°C. Корм подавали каждые двое суток в избытке. Всего в эксперименте было протестировано 35, 35 и 40 личинок для первого, вто-

рого и третьего вариантов. На стадии имаго клопы продолжали питаться теми же видами корма, что и на стадии личинки. Взрослых особей сформировали по парам, которые содержали индивидуально в пластиковых стаканах (500 мл) на рассаде табака. Первые 10 суток жизни клопов растений табака в стаканах меняли через день. Затем эти растения с отложенными в ткани яйцами инкубировали в отдельных стаканах и учитывали число вышедших личинок. Через 10 суток смену растений прекращали и далее учитывали только продолжительность жизни имаго незидиокориса.

Достоверность влияния пыльцы на исследуемые показатели определяли методом одно- и двухфакторного дисперсионного анализа, а достоверность различий между средними значениями оценивали при помощи тестов Tukey HSD и Kruskal-Wallis test. Статистику проводили в программе SYSTAT 10.02.

Результаты исследований

Результаты лабораторного эксперимента по оценке развития личинок незидиокориса при питании на трех видах диеты приведены на графике (рис.).

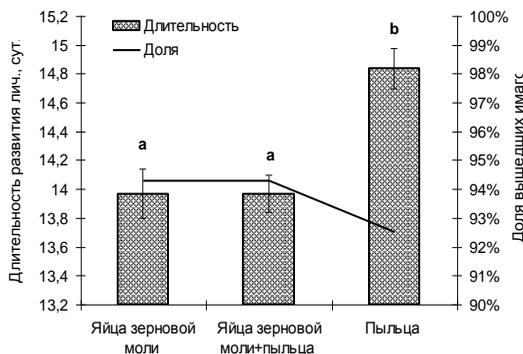


Рис. Продолжительность развития личинок незидиокориса при питании на различных видах диеты

a, b - различия значимы при $p < 0.001$ по Tukey HSD (для длительности)

Наличие пыльцы в рационе личинок незидиокориса при содержании пищи животного происхождения (яиц зерновой моли) не изменяло продолжительность их развития (13.97 ± 0.13 суток) по сравнению с личинками, питавшимися только яйцами зерновой моли на листьях табака (13.97 ± 0.17). В отсутствие яиц зерновой моли личинки клопа при питании пылью на листьях табака развивались несколько дольше личинок, питавшихся животной пищей, - 14.83 ± 0.14 суток (HSD, $p < 0.001$) (на 6% по сравнению с варианта-

ми 1 и 2). Высокая доля выхода имаго в варианте с пылью (92.5%) по сравнению с таковой на смешанной диете и при питании личинок яйцами зерновой моли (94.3% и 94.3% соответственно) показала оптимальность такой диеты для личинок. Отметим, что в предыдущих исследованиях при питании исключительно растительными соками табака личинки незидиокориса заканчивали развитие за более продолжительный период - 24.6 ± 2.45 суток при 24°C, а доля вышедших имаго составляла 44% (Пазюк, 2008). Таким образом, пыльца может быть существенным источником питания для личинок незидиокориса при выращивании на растениях табака, способным значительно улучшить условия развития личинок по сравнению с их питанием только соками растений.

При питании взрослых клопов на трех видах диеты - яйца зерновой моли, яйца зерновой моли + пыльца, пыльца - была показана одинаковая продолжительность жизни самок незидиокориса: 21.5 ± 1.59 , 22.4 ± 1.52 и 23.8 ± 1.25 суток соответственно (табл. 1). В аналогичных условиях самцы незидиокориса жили значительно меньше, чем самки при питании яйцами зерновой моли (в вар. 1) и при питании на смеси яиц и пыльцы (в вар. 2) - 16.7 ± 0.81 и 17.9 ± 1.39 суток соответственно (дис. анализ, $p < 0.05$). При питании исключительно пылью (вар. 3) продолжительность жизни самцов составляла 22.8 ± 1.74 суток и достоверно не

отличалась от продолжительности жизни самок в этом варианте диеты ($p > 0.05$). Так, самцы, питавшиеся пыльцой на листьях табака, жили значимо дольше, чем самцы, воспитывавшиеся на других вариантах диеты ($p < 0.05$) (табл. 1).

Таблица 1. Продолжительность жизни самок и самцов клопа *Nesidiocoris tenuis* при питании на различных диетах

Корм	Яйца зерновой моли	Яйца зерновой моли + пыльца	Пыльца
Самки	21.5± 1.59 а	22.4±1.52 а	23.8±1.25 а
Самцы	16.7± 0.81 а	17.9±1.39 ab	22.8±1.74 с

а, b, с - различия между значениями продолжительности жизни значимы при $p < 0.05$ (Tukey HSD) (в строках).

Можно предположить, что увеличение продолжительности жизни самцов в третьем варианте позволяет увеличить время на поиск самок и связанную с этим более успешную реализацию репродуктивного потенциала.

Плодовитость самок незидиокориса (ее оценивали по числу личинок, вышедших из яиц, отложенных каждой самкой за первые 10 суток жизни) варьировала в зависимости от варианта диеты (табл. 2) ($p < 0.001$). Большое количество личинок было отмечено в вар. 2, где самки питались на смешанной диете (яйца зерновой моли и пыльца) - 87 (73-97) особей. Этот результат значимо не отличался от такового в первом варианте (яйца зерновой моли), где в среднем выходило 75 (65-82) личинок от самки за 10 суток (Kruskal-Wallis test, $p = 0.085$). Значительно меньшая плодовитость была отмечена в варианте 3, где самки питались только пыльцой на растениях табака - 29 (24-40) особей (Kruskal-Wallis test, $p < 0.001$). Максимальные значения количества личинок от самки за 10 дней распределились таким же образом - 118, 96 и 47 особей в вар. 2, 1 и 3 соответственно. Однако, для значений минимального количества личинок клопа характерно другое распределение: их наименьшее количество оказалось одинаковым в вар. 1 и вар. 3, где корм составля-

ли только яйца зерновой моли, либо только пыльца - по 23 и 24 особи. Этот показатель был в 2 раза ниже, чем при содержании незидиокориса на смеси яиц зерновой моли и пыльцы (в вар. 2) - 46 личинок от самки за 10 суток. Доля пар, оставивших потомство, составила 100% в вариантах, где в состав диеты вошли яйца зерновой моли, и только 82% при питании исключительно пыльцой.

Таблица 2. Характеристики плодовитости самок *Nesidiocoris tenuis* при питании на различных диетах

Варианты	Число пар	Количество личинок от самки за 10 сут.			% самок с потомством
		медиана (квартили)	мин.	макс.	
Яйца зерновой моли	15	75 (65-82) а	23	96	100
Яйца зерновой моли + пыльца	15	87 (73-97) а	46	118	100
Пыльца	11	29 (24-40) b	24	47	82

а, b - различия между значениями продолжительности жизни значимы при $p < 0.001$ (Kruskal-Wallis test).

Таким образом, пыльца является одним из источников питания хищного клопа *N. tenuis*. Она позволяет личинкам клопа развиваться до стадии имаго, а самкам - откладывать яйца и оставлять потомство при отсутствии животной пищи (жертв). Неоптимальные показатели продолжительности развития личинок и плодовитости самок, выращенных на пыльце, позволяют высказать мнение о том, что она не может служить полноценной заменой животному корму (яйцам зерновой моли). Но в экстремальной ситуации отсутствия энергетически более ценной животной пищи пыльца является альтернативным источником питания, способным удовлетворить потребности при развитии личинок и при созревании яиц на стадии имаго, внося существенный вклад в сохранение популяции в агроценозе.

Этот результат показывает наличие широкой для данного вида пищевой специализации. Учитывая, что перспектив-

ной является оценка пищевого субстрата, основанная на нескольких независимых критериях - физиологическом (пригодности для питания) и этологическом (предпочтение при выборе) (Резник, 1999), в дальнейшем можно оценить влияние наличия доступной пыльцы на изменение потребления клопом *N.tenuis* различных видов жертв (белокрылок, тлей, паутиных клещей и др.). При массовом разведении клопа *N.tenuis* пыльца может быть использована в качестве дополнительного источника питания при условии оценки возможности сокращения количества потребляемых яиц зерновой моли. В практике биологической защиты в теплицах может быть апробировано применение пыльцы в качестве дополнительной подкормки в превентивных выпусках незидиокориса в начале вегетационного сезона. Как, например, это имело место для хищных клещей *Amblyseius degenerans* и *A. limonicus*, для которых добавление пыльцы рогоза широколиственного на растения партенокарпического огурца

увеличило рост популяции и привело к снижению численности трипса по сравнению с контролем (van Rijn et al., 1999). Высаживание растений-цветоносов в теплицах с овощными культурами, как еще один прием сохранения популяции незидиокориса в период низкой численности жертв, может быть применен при условии подбора оптимального вида растения, удовлетворяющего потребностям клопа в пыльце и безопасного с точки зрения фитосанитарии (не накапливающего инфекционного начала, вредных членистоногих). Например, в теплицах при выращивании огурца при выпусках афидофага златоглазки обыкновенной использовали растения гвоздики Шабо в качестве нектароноса и продуцента пыльцы.

Этот прием позволил замедлить миграцию взрослых особей из теплицы на 15 дней (Бондаренко, Моисеев, 1971). Также требуется проведение исследований в подборе пыльцы оптимальной по составу и ее испытания в качестве корма в ряде поколений клопа незидиокориса.

Литература

Анисимов А.И., Юрченко О.С., Hulshof J. Оценка возможности применения цветочной пыльцы для повышения эффективности хищных клопов ориусов в борьбе с калифорнийским трипсом // Биологические средства защиты растений, техн. их изуч. и применения. ВИЗР, СПб, 2005, с. 222-229.

Асякин Б.П., Красавина Л.П., Белякова Н.А. Растения-нектароносы в биологической защите овощных культур от вредителей // ВИЗР, РАСХН, СПб, 2003, 44 с.

Бондаренко Н.В., Моисеев Е.Г. Эффективность златоглазки обыкновенной в борьбе с тлями на овощных и декоративных культурах в теплицах Ленинградской области // Записки ЛСХИ, 1971.

Иойриш Н.П. Продукты пчеловодства и их использование // М., Россельхозиздат, 1976, с. 128-137.

Методические указания по разведению златоглазки обыкновенной на искусственных микрокапсулированных питательных средах. Под ред. А.М.Непомнящей, А.С.Абашкина, И.Г.Язловецкого и др., Кишинев, 1979, 16 с.

Пазюк И.М. Особенности биологии клопа *Nesidiocoris tenuis* Reuter (Miridae) при питании тепличной белокрылкой // Вестник защиты растений, 2008, 3, с. 65-70.

Пазюк И.М. Особенности развития личинок клопа *Nesidiocoris tenuis* (Reuter) (Miridae) при питании на растениях // Проблемы защиты растений в условиях современного сельскохозяйственного производства: материалы науч. конф. Всерос. НИИ защиты растений; СПб, 2009, с. 44-47.

Резник С.Я. Методика исследования пищевой специализации насекомых: подход экспериментатора // Методические проблемы развития зоологии. СПб, 1999, с. 56-58.

Berkvens N., Bonte J., Berkvens D., Deforce K., Tirry L., DeClercq P. Pollen as an alternative food for *Harmonia axyridis* // BioControl, 2008, 53, p. 201-210.

Bonte J., Vangansbeke D., Maes S., Bonte M., Conlong D., De Clercq P. Moisture source and diet affect development and reproduction of *Orius thripoborus* and *Orius naivashae*, two predatory anthocorids from southern Africa // J. of Insect Science, 2012, 12, 1.

Cocuzza G.E., DeClercq P., VandeVeire M., DeCock A., Degheele D., Vacante V. Reproduction of *Orius laevigatus* and *Orius albidipennis* on pollen and *Ephestia kuehniella* eggs // Entomologia Experimentalis et Applicata, 1997, 82, p. 101-104.

Gilbert F.S. Foraging ecology of hoverflies: Morphology of the mouthparts in relation to feeding on nectar and pollen in some common urban species // Ecological Entomology, 1981, 6, p. 245-262.

James D.G. Pollen, mould mites and fungi improvements to mass rearing of *Typhlodromus doreanae* and *Amblyseius victoriensis* // Experimental and Applied Acarology, 1993, 17, p. 271-276.

Jonsson M., Wratten S.D., Landis D.A., Gurr G.M. Recent advances in conservation biological control of arthropods by arthropods // Biological Control, 2008, 45, 2, p. 172-175.

Laroche A. The food of carabid beetles (Coleoptera: Carabidae, including Cicindelinae) // Faberies, 1990, 5, p. 1-132.

Lundgran J.G. Relationships of natural enemies and non-prey foods // Springer, 2009, 453 p.

Kimman Z.B., Yeargan K.V. Development and reproduction of the predator *Orius insidiosus* (Hemiptera: Anthocoridae) reared on diets of selected plant material and arthropod prey // Annals of the Entomological Society of America, 1985, 78, p. 464-467.

Kabiri F., Vila E. A success story against *Ostrinia nubilalis* in maize crops, and now against *Tuta absoluta* in tomato crops // Annual Biocontrol Industry Meeting Lucerne, 2009, p. 27.

Naranjo S.E., Gibson R.L. Phytophagy in predaceous Heteroptera: effects on life history and population dynamics // Zoophytophagous Heteroptera: Implications for life history and integrated pest management. Edit. by O.Alomar, R.N.Wiedenmann, Thomas Say // Publ. Entomol., Proceedings, Entomological Society of America, Lanham, Md, 1996, p. 57-93.

Pazyuk I.M. The functional response of zoophytophagous bugs *Nesidiocoris tenuis* (Reuter) and *Macrolophus pygmaeus* (Rambur) (Heteroptera: Miridae) preying eggs of whitefly *Trialeurodes vaporariorum* (Westw.) (Homoptera: Aleyrodidae) // Защита растений в условиях закрытого грунта: перспективы XXI века: информ. бюлл. МОББ/ВПСР, Несвиж, 2010, с. 47-51.

Riddick E.W. Benefits and limitations of factitious prey and artificial diets on life parameters of predatory beetles, bugs, and lacewings: a mini-review // BioControl, 2009, 54, p. 325-339.

Skirvin D.J., Kravar-Garde L., Reynolds K., Jones J., Mead A., Fenlon J. Supplemental food affects thrips predation and movement of *Orius laevigatus* (Hemiptera: Anthocoridae) and *Neoseiulus cucumeris* (Acari: Phytoseiidae) // Bulletin of Entomological Research, 2007, 97, p. 309-315.

Skirvin D., Kravar-Garde L., Reynolds K., Jones J., Williams de Courcy M. The influence of pollen on combining predators to control *Frankliniella occidentalis* in ornamental chrysanthemum crops // Biocontrol Science and Technology, 2006, 16, 1, p. 99-105.

Tellez M.M., Tapia G. *Nesidiocoris tenuis* Reuter, a

polyphagous predator. *Nesidiocoris tenuis* Reuter, un depredador polifago // Horticultura, Revista de Industria, Distribuciyun y Socioeconomna Hortecola, 2006, 2, 193, p. 62-65.

Urbaneja A., Tapia G., Stansly P. Influence of host plant and prey availability on developmental time and survivorship of *Nesidiocoris tenuis* (Het: Miridae) // Biocontrol Science and Technology, 2005, 15, 5, p. 513-518.

Van Rijn P.C.V., Tanigoshi L.K. Pollen as food for the predatory mites *Iphiseius degenerans* and *Neoseiulus cucumeris* (Acari: Phytoseiidae): dietary range and life history // Experimental and Applied Acarology, 1999, 23, p.785-802.

Villenave O., Thierry D., Al Mamun A., Lode Th., Rat-Morris E. The pollens consumed by common green lacewings *Chrysoperla* spp. (Neuroptera: Chrysopidae) in cabbage crop environment in western France // Eur. J. Entomol., 2005, 102, p. 547-552.

Wackers F.J., van Rijn P.C.J., Plant B.J. Plant-provided food for carnivorous insects: a protective mutualism and its applications // Cambridge University Press, 2005, 359 p.

Wheeler A.J. Biology of the plant bugs (Hemiptera, Miridae): pests, predators, opportunists // Cornell Univ. Press, 2001, 507 p.

Yaninek S. Biological control of the cassava green mite in Africa: overcoming challenges to implementation. In: Biological control: a global perspective: case studies from around the world. Edit. by Vincent Ch., Goettel M.S., Lazarovits G. // Wallingford, Oxon, GBR, 2007, 466 p.

Zaher M.A., Wafa A.K., Shehata K.K. Life history of the predatory mite *Phytoseiulus plumifer* and the effect of nutrition on its biology (Acarina: hytoseiidae) // Entomologia Experimentalis et Applicata, 1969, 12, p. 383-388.

Zhang G-sh., Chen Q-j., Zeng Q., Zheng Yu-zhen. Investigation on the natural enemies of *Spodoptera litura* Fabricius in tobacco field in Fujian Province // Acta Agriculturae Universitatis Jiangxiensis, 2003, 1, p. 20.

И.М.Пазюк, к.б.н., ipazyuk@gmail.com
А.Д.Васильев, к.б.н., eni_mail@list.ru

УДК 632.934:633.11

ЭФФЕКТИВНОСТЬ ХИМИЧЕСКОЙ ЗАЩИТЫ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ ОТ КОМПЛЕКСА ГРИБНЫХ БОЛЕЗНЕЙ В УСЛОВИЯХ СТЕПНОЙ ЗОНЫ СЕВЕРНОГО КАЗАХСТАНА

А.Т. Аубакирова

РМИЦ фитосанитарной диагностики и прогнозов, Макинск, Казахстан

Многие возбудители заболеваний не контролируются полностью приемами агротехники и биологическими методами, а в процессе интенсификации и растениеводства сохраняются предпосылки для распространения и увеличения вредоносно-

сти фитопатогенов, становятся неизбежными фунгицидные обработки посева. В то же время эффективность применения фунгицидов зависит от многих факторов и требует изучения условий их оптимального применения (Гончаров, 2007).

Методика исследований

В опытах 2007-2009 гг. в степной зоне Акмолинской области (Енбекшильдерский район, КХ «Алишер») определяли эффективность предпосевной об-

работки семян и фунгицидной обработки растений (как порознь, так и в совместном применении). Эффективность препаратов для обработки семян опре-

деляли путем закладки полевых и производственных опытов на яровой пшенице сорта Акмола-2 на фоне нулевой технологии с учетом методик регистрационных испытаний (Касымжанов, 1997). Размер деланок 25-30 м², повторность 4-кратная. Норма высева 3.0-3.5 млн шт./га. Глубина заделки семян 6-7 см.

Погодные условия в годы исследований заметно различались, что отразилось на эффективности препаратов и урожайности пшеницы. 2007 и 2009 гг. были более увлажненными и благоприятными для роста и развития растений, а 2008 год отличался более длительным периодом засухи.

Протравливание семян яровой пшеницы проводили «ПС-10» с нормой расхода воды 8-10 л/т. Используются одно- и двух-трех-компонентные протравители: винцит 5% КС (флутриафол 2.5% + тиabendазол 2.5%, Кеминова А/С, Дания); винцит форте КС (флутриафол 37.5 г/л + тиabendазол 25 г/л + имазалил 15 г/л, Кеминова А/С, Дания); колфуго Супер 20% ВС (карбендазим 200 г/л, Агро-Кеми Кфт., Венгрия); ламадор КС (протиокназол 250 г/л + тебуконазол 150 г/л, Байер КропСайенс); раксил, 6% ВРК (тебуконазол 60 г/л, Байер КропСайенс); тебикур ФС 60 6% ВРК (тебуконазол 60 г/л, Астек, Индия); витавакс 200 ФФ 34% ВСК (карбоксин 170 г/л + тирам 170 г/л, КемтураЕуроп Лтд., США) в качестве эталона.

Для защиты посевов яровой пшеницы от аэрогенной инфекции были разово применены зарубежные фунгициды тилад (пропиконазол 250 г/л, ЦянгуСевенконтинент Грин Кемикал Ко. Лтд., Китай, МоерКемсайенс); атлант (тебуконазол 250 г/л, Чина КропКэмикалПротекшин Компании Лимитэд, Ки-

тай); мистик (тебуконазол 250 г/л, Нуфарм, Австрия); триафол (флутриафол 250 г/л, Чина КропКэмикалПротекшин Компании Лимитэд, Китай); колфуго Супер (карбендазим 200 г/л, АгроКемиКфт., Венгрия); тилт (пропиконазол, Сингента, Швейцария) - эталон. Препараты применяли разово (контроль - без химзащиты). Обработки посевов яровой пшеницы фунгицидами проводились при проявлении первых признаков болезней, когда по прогнозу их развитие могло превысить порог вредоносности.

Провели сноповый анализ и обмолот семян с площади 0.5 м² в каждой повторности, а биометрическое измерение и структурный анализ 50 растений - двукратно. Показатели урожайности приводили к стандартной влажности зерна (14%) согласно ГОСТу и пересчитывали в ц/га.

Экономическую эффективность рассчитывали по формуле

$$\text{Ээф} = \text{Ссу} - \text{Зхс},$$

где Ээф- экономическая эффективность, Ссу- стоимость сохраненного урожая, Зхс - затраты на проведение химических обработок. Проводилась также оценка хозяйственной эффективности применения фунгицидов.

При закладке полевых и производственных опытов и статистической обработке данных руководствовались методами, изложенными Б.А.Доспеховым (1985).

Наряду с определением биологической эффективности применения фунгицидов на посевах яровой пшеницы проведена также сравнительная оценка их хозяйственной эффективности в борьбе с комплексом основных заболеваний.

Результаты исследований

Согласно результатам исследований протравливание семян положительно влияло на продуктивную кустистость растений и массу 1000 зерен, причем эффективность препаратов в подавлении развития корневых гнилей проявлялась во все годы и мало зависела от различных условий погоды. В связи с этим урожайность яровой пшеницы существенно различалась по годам, и хозяйственная эффективность препаратов в увлажненные годы составила от 16.2 до 27.5%, а в условиях засухи заметно снизилась и составила от 7.7 до 14.1%.

Расчет экономической эффективности предпосевной обработки семян показывает значительную окупаемость затрат (табл. 1). Лучшие результаты из протравителей обеспечили ламадор (прибавка 2.9 ц/га), несколько ниже от препаратов винцит форте, раксил 6% и витавакс 200 ФФ. Самую низкую прибавку дал колфуго супер (1.6 ц/га).

Наименьшая окупаемость затрат была от колфуго Супер и винцита и составила 4.4-4.7 раза соответственно, у остальных препаратов она достигала 5.4-7.4 раз.

Таблица 1. Экономическая эффективность протравливания семян яровой пшеницы (полевой опыт, 2007-2009 гг.)

Препараты	Норма расхода, л/т	Урожайность, ц/га	Прибавка, ц/га	Биологическая эффективность, % против		Затраты на обработку семян, тенге	Стоимость сохраненного зерна, тенге	Окупаемость затрат в число раз
				корневой гнили	пыльной головни			
Контроль (без обработки)	-	12.1	-	-	-	-	-	-
Витавакс 200 ФФ 34% ВСК (эталон)	1.5	14.5	2.4	56.8	100	660	3600	5.4
Винцит 5% КС	1.5	14.3	2.2	51.4	100	705	3300	4.7
Винцит форте КС	1.0	14.7	2.6	54.1	100	630	4050	6.4

Раксил 6% ВРК	0.4	14.7	2.6	56.3	100	555	3900	7.0
Колфуго супер 20% ВС	2.0	13.7	1.6	45.9	80.6	540	2400	4.4
Тебикуро ФС 6% ВРК	0.4	14.3	2.2	53.0	100	540	3300	6.1
Ламадор КС	0.15	15.0	2.9	57.9	100	585	4350	7.4
НСР ₀₅		0.91						

В отдельном опыте испытывали влияние фунгицидов против листовых болезней без протравливания семян. В 2007 и 2009 годах погодные условия были благоприятными для развития септориоза и бурой ржавчины, отмечались эпифитотии этих болезней, а в 2008 году из-за сильной засухи на яровой пшенице бурая ржавчина не проявилась, а септориоз развивался в слабой степени, поэтому фунгицидная обработка не применялась.

При проведении фунгицидных обработок защита листьев верхнего яруса способствовала полноценному наливу зерна и повышению урожайности на обработанных участках на 0.7-3.3 ц/га, а окупаемость затрат от 1.5 до 4.6 раз.

Наибольшая прибавка урожая получена в вариантах с обработкой растений препаратами мистик, триафол и атлант. Масса 1000 зерен увеличилась, соответственно, на 10.4 и 11.8% по сравнению с контролем (табл. 2).

Таблица 2. Хозяйственная и экономическая эффективность фунгицидов и их влияние на структуру урожая яровой пшеницы (2007 и 2009 гг.)

Препараты	Норма расхода, л/га	К-во колосков в колосе, шт.	Масса 1000 зерен, г	Урожайность, ц/га		Хозяйственная эффективность, %	Затраты на обработку, тенге	Стоимость сохраненного урожая, тенге	Окупаемость затрат в число раз
				средняя	прибавка				
Контроль (без обработки)	-	13.5	34.7	16.0	-				-
Тилт 250 КЭ (эталон)	0.5	13.9	36.5	18.3	2.3	14.4	990	3450	3.5
Тилад 250 КЭ	0.5	13.8	36.8	18.4	2.4	15.0	975	3600	3.7
Атлант 25% КЭ	0.5	14.3	38.7	19.0	3.0	18.8	1005	4500	4.5
Мистик КЭ	0.6	14.1	38.3	18.8	2.8	17.5	1080	4200	3.9
Триафол 25% СК	0.5	14.0	38.8	19.3	3.3	20.6	1065	4950	4.6
Колфуго Супер 20% ВС	1.5	13.8	35.1	16.9	0.7	4.4	885	1350	1.5
НСР ₀₅				0.64					

На основе проведенных опытов, отобраны наиболее эффективные препараты для комплексной системы химической защиты пшеницы от болезней, включающей протравливание семян и обработку вегетирующих растений. Для защиты яровой пшеницы от корневой гнили - витавакс, ламадор, раксил, для обработки против листостебельных болезней - тилт,

триафол, мистик. Данные об урожайности и экономические расчеты подтверждают высокую эффективность химических препаратов. В среднем за 2 года исследований прибавка урожая (от 5.5 до 6.1 ц/г) была получена при полной защите растений от болезней, включающей протравливание семян перед посевом и обработку растений фунгицидом в фазу колошения (табл. 3, 4).

Таблица 3. Эффективность протравливания семян и обработки посевов фунгицидами против комплекса болезней яровой пшеницы (среднее за 2007 и 2009 гг.)

Варианты	Норма расхода, л/т, кг/т	Биологическая эффективность, % против				Масса 1000 зерен, г	Урожайность зерна, ц/га		Хозяйственная эффективность, %
		пыльной головки	корневой гнили	бурой ржавчины	септориоза		средняя	сохраненный	
Контроль	-	-	-	-	-	33.8	16.0	-	
Витавакс 200 ФФ 34% ВСК + тилт 250 КЭ (эталон)	1.5 л/т + 0.5 л/га	100	52.3	69.5	51.1	38.3	21.5	+5.5	34.3
Ламадор КС + триафол 25% СК	0.15 л/т + 0.5 л/га	100	57.6	75.0	55.6	39.5	22.1	+6.1	38.1

Раксил 6% ВРК + мистик КЭ	0.4 л/т + 0.6 л/га	100	53.4	72.3	52.8	38.8	21.8	+5.8	36.2
НСР ₀₅	1.16								

Производственное испытание эффективности препаратов проводили в 2009 г., определяли биологическую, хозяйственную, экономическую эффективность комплексного применения препаратов ламадор КС 0.15 л/т (против семенной инфекции) и триафол 25% КЭ 0.5 л/га против аэрогенной инфекции. Общая площадь под опытом составила 50 га. Препараты исполь-

зовали в 3-кратной повторности при разовом применении. На контрольных участках обработки фунгицидами не проводились.

В производственных условиях прибавка только от применения протравителя семян ламадор составила 3.3 ц/га. При дополнительной обработке посевов в период вегетации от аэрогенной инфекции прибавка составила 8.5 ц/га (табл. 4).

Таблица 4. Экономическая эффективность обработки семян яровой пшеницы протравителями и посевов фунгицидом (производственный опыт, 2009 г.)

Показатели	Контроль (без обработок)	Ламадор КС, 0.15 л/т	Ламадор КС, 0.15 л/т + триафол 25% КЭ, 0.5 л/га
Урожайность, ц/га	18.2	21.5	26.7
Прибавка урожая, ц/га	-	3.3	8.5
Производственные затраты, тг/га, в т.ч.:	11082	12132	13930
- на обработку	-	585	1650
- на уборку дополн. урожая	-	465	1198
Стоимость валовой продукции, тг, в т.ч. дополнительного урожая	27300	32250	40050
Себестоимость продукции, тг/т	6089	5596	5217
Окупаемость дополнительных затрат	-	4.7	4.5
Условно чистый доход, тг	16218	20118	26120
Уровень рентабельности, %	146.3	165.8	187.5

Таким образом, анализ экономической эффективности применения фунгицидов в условиях степной зоны Акмолинской области при эпифитотийном развитии листовых болезней показал их

значительную окупаемость и повышение рентабельности производства даже при относительно невысоких урожаях, что позволяет рекомендовать ее для широкого использования.

Литература

Абеленцев В.И. Эффективность протравителей семян // Защита и карантин растений, 2003, 3, с. 14-16.

Гончаров Н.Р. Экономические, организационные и правовые проблемы защиты растений // Защита и карантин растений, 2007, 9, с. 10-13.

Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. М., Агропромиздат, 1985, 351 с.

Методические указания по проведению регистрационных испытаний фунгицидов, протравителей семян и биопрепаратов в растениеводстве // Под ред. Касымханова А.Ю. Алматы-Акмола, 1997, 64 с.

Шкаликов В.А. Защита растений от болезней. М., Колос, 2001, 244 с.

А.Т.Аубакирова, соискатель,
aubakirova_at@mail.ru

УДК 632.7:631.234

ВЛИЯНИЕ МЕТИЛЖАСМОНАТА НА РАЗВИТИЕ ОРАНЖЕРЕЙНОЙ БЕЛОКРЫЛКИ В ЗАКРЫТОМ ГРУНТЕ

М.О. Петрова, Т.Д. Черменская

Всероссийский НИИ защиты растений, Санкт-Петербург

Жасмоновая кислота и ее производное метилжасмонат являются эндогенными регуляторами роста и развития растений (Wasternack, 2007). Эти соединения играют важную роль в запуске индуцированной системной устойчивости растений в

ответ на атаку фитопатогенов и фитофагов, что объясняет особый интерес к ним в исследованиях по разработке способов защиты сельскохозяйственных культур от вредных организмов (Poza et al., 2004).

Метилжасмонат - одна из ключевых

молекул, широко используемых в качестве элиситоров, индуцирующих синтез вторичных метаболитов (терпеноиды, флавоноиды, фенольные вещества, алкалоиды и др.) во многих растениях, культурах растительных клеток и каллусов (Sirvent, Gibson, 2002; Hayashi et al., 2003; Qian et al., 2004). Кроме индукции синтеза различных летучих соединений, жасмоны отвечают также за индукцию белков-ингибиторов протеиназы и полифенолоксидазы, что было показано на примере табака, томата и люцерны (Farmer, Ryan, 1990, 1992; Farmer et al., 1992; Baldwin, Preston, 1999). Растения огурца оказались очень чувствительными к метилжасмона-

ту. Воздействие этого элиситора приводило к значительному росту липоксигеназной и гидропероксидлиазной активности, а также к увеличению содержания летучих С6-продуктов (Avdiushko et al., 1995).

Перспективность использования для защиты растений препаратов на основе метилжасмоната хорошо обоснована в работах по фитопатогенам (Тютюрев, 2002). Однако аналогичные исследования по фитофагам практически отсутствуют. Цель нашей работы - изучить влияние обработок метилжасмонатом растений огурца на поведение и демографические показатели оранжерейной белокрылки, являющейся одним из основных вредителей этой сельскохозяйственной культуры.

Методика исследований

Разведение культуры оранжерейной белокрылки осуществлялось в лабораторных условиях на растениях фасоли (*Phaseolus vulgaris* L.) при температуре 20-22°C и световом дне 16 часов. Метилжасмонат (метилвый эфир жасмоновой кислоты) был получен от фирмы Sigma-Aldrich® (США).

Опыты проводили в боксах теплицы стандартного образца (теплица ВИЗР), где в ящиках выращивали растения огурца сорта Флори (7 растений на 1 м², повторность 4-кратная). Опыт включал три варианта: контроль (растения выращены из необработанных семян); замачивание семян в растворе метилжасмоната (1 обработка); замачивание семян + обработка растений метилжасмонатом (2 обработки). Семена выдерживали в растворе метилжасмоната (1 г/л) в течение 1 ча-

са, после чего они были высажены в почву. Контрольные семена были замочены в воде (1 час). Растения высаживали в теплицу в фазе двух настоящих листьев. Вторая обработка была проведена раствором метилжасмоната (1 г/л) с помощью лабораторного опрыскивателя. Через неделю во всех вариантах была выпущена белокрылка из расчета 20 особей на растение. Один раз в неделю подсчитывали количество имаго на растениях. Биологическую эффективность (БЭ) рассчитывали по формуле С.Хендерсона и Е.Тилтона (Henderson, Tilton, 1955). Кроме того, оценивали урожай огурца (количество и вес плодов).

Достоверность различий между вариантами проверяли по *t*-критерию или используя ANOVA анализ (MicroCal Origin, version 3.01).

Результаты исследований

По нашим наблюдениям, обработка метилжасмонатом замедляла скорость прорастания семян огурца. Этот феномен с семенами сои уже отмечался в литературе (Anderson, 1988).

Наилучший защитный эффект достигался при схеме - предпосевная обработка семян + последующее опрыскивание растений в фазе 2-х настоящих листьев (различия между вариантами статистически достоверны по всем датам учета).

Численность вредителя через неделю после выпуска имаго уменьшалась в 3.3 раза и продолжала снижаться до четвертой недели. Снижение численности белокрылки через 2 недели после выпуска наблюдалось и в варианте с обработанными семенами - в 1.6 раза (рис. 1).

В дальнейшем в период массового размножения белокрылки ее численность при двух обработках была в 6.5 раз ниже, чем в контроле, а при одной - в 1.8 раза.

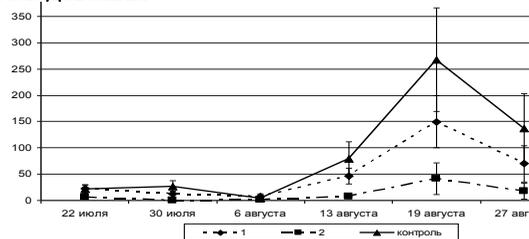


Рис. 1. Динамика численности имаго оранжерейной белокрылки (экз/растение) при обработке метилжасмонатом (мелкоделаяночный опыт): 1- обработка семян, 2- обработка семян + обработка растений; 22 июля - первый учет через неделю после выпуска вредителя

Таким образом, численность вредителя сдерживалась в обоих вариантах опыта независимо от периода наблюдения. Полный спад численности 6 августа во всех вариантах объясняется сменой поколения вредителя, а затем количество белокрылки начало нарастать, но при этом было ниже, чем в контроле, где обработки не проводились.

Динамика численности оранжерейной белокрылки, вероятно, отражает механизм воздействия метилжасмоната на ее поведение. Так, на примере ряда объектов (капуста *Brassica oleracea*, табак *Nicotiana tabacum* (Avdiushko et al., 1997) и люцерна *Medicago sativa* (Farmer, Ryan, 1990; Farmer et al., 1992)) было показано, что экзогенная обработка молодых растений метилжасмонатом резко увеличивает липоксигеназную активность, ведущую к образованию в тканях листа повышенного количества C_6 -альдегидов, обладающих антифидантной активностью для ряда видов членистоногих, а также жасмонат-индуцированных протеинов и ингибиторов протеиназ. Как известно, увеличение содержания этих веществ вызывает продолжительное ингибирование интенсивности питания ряда фитофагов на обработанных растениях (Hildebrand et al., 1993; Greelman, Mullet, 1997).

Ранее было показано, что использование в качестве элиситоров жасмоновой кислоты или ее летучего метилового эфира - метилжасмоната индуцирует накопление в растениях ряда защитных веществ, отпугивающих фитофагов или снижающих их способность к нормальному развитию (Staswick, 1992; Reinbothe et al., 1994). В полевых условиях при обработках в фазе двух настоящих листьев растений томата *Lycopersicon esculentum* var. Асе жасмоновой кислотой отмечалось существенное снижение численности совки *Spodoptera exigua* и *Trichoplusia ni* (на 50-80%), тли *Myzus persicae* и *Macrosiphum euphorbiae*, трипса *Frankliniella occidentalis* Perg. и листоеда *Epitrix hirtipennis* Melsheimer., а поврежденность листьев комплексом вредителей снижалась более чем на 60% (Thaler, 1999; Thaler et al., 2001). Важно отметить, что обработки не оказывали отрицательного действия на общее развитие растений и их урожайность.

В наших опытах биологическая эффективность в варианте с двумя обработками была выше и на каждую дату учета и находилась в пределах 72.5-91.3%, достигнув максимального значения 13 августа (то есть на пике численности вредителя) и составила

84.6% (рис. 2). При обработке только семян эффективность составила 41.4-52.3% в зависимости от периода учета. Согласно нашим данным применение метилжасмоната позволяет эффективно сдерживать численность оранжерейной белокрылки на растениях огурца в течение месяца, при этом стимулируется плодоношение культуры и повышается ее урожайность.

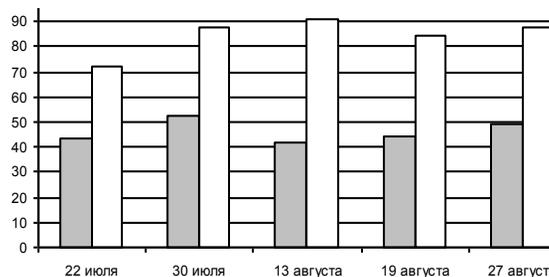


Рис. 2. Биологическая эффективность (%) применения метилжасмоната для контроля оранжерейной белокрылки (мелкоделяночный эксперимент). 1- обработка семян (слева), 2- то же + обработка растений (справа)

При сравнении показателей урожайности оказалось, что в варианте, где метилжасмонат применялся и для обработки семян, и для обработки растений, урожай значительно превысил не только контроль, но и другой вариант по количеству плодов, среднему весу и по урожайности в целом. Прибавка урожая составила при одной обработке 11%, при двух - 72% по сравнению с контролем.

Наиболее реальный результат практического использования производных жасмоновой кислоты в отношении вредителей - создание и применение препаратов, повышающих выработку биологически активных веществ, обладающих репеллентной или антифидантной для фитофагов активностью. Имеющиеся данные позволяют сделать заключение, что искусственное индуцирование защитных реакций растений с помощью синтетических элиситоров может стать важным приемом защиты растений от фитофагов. Полученные результаты не являются окончательными, в дальнейшем изучение действия метилжасмоната будет продолжено.

Литература

Тютюрев С.Л. Научные основы индуцированной болезнестойчивости растений. СПб, 2002, 328 с.

Anderson J.M. Jasmonic acid-dependent increases in the level of specific polypeptides in soybean suspen-

sion cultures and seedlings // J. Plant Growth Reg., 1988, 7, p. 203-211.

Avdushko S.A., Brown G.C., Dahlman D.L., Hildebrand D.F. Methyl jasmonate exposure induced insect resistance in cabbage and tobacco // Environmental Entomol., 1997, 26, p. 642-654.

Avdushko S.A., Croft K.P.C., Brown G.C., Jackson M., Hamilton-Kemp T.R., Hildebrand D.F. Effect of volatile methyl jasmonate on the oxylipin pathway in tobacco, cucumber, and Arabidopsis // Plant Physiol., 1995, 109, p. 1227-1230.

Bolter C.J., Dicke M., Van Loop J.J.A., Visser J.H., Posthumus M.A. Attraction of Colorado potato beetle to herbivore-damaged plants during herbivory and after its termination // J. Chem. Ecol., 1997, 23, p. 1003-1023.

Farmer E.E., Johnson R.R., Ryan C.A. Regulation of expression of proteinase inhibitor genes by methyl jasmonate and jasmonic acid // Plant Physiol., 1992, 98, p. 995-1002.

Farmer E.E., Ryan C.A. Interplant communication: airborne methyl jasmonate induces synthesis of proteinase inhibitors in plant leaves // Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1990, 87, p. 7713-7716.

Greelman R.A., Mullet J.E. Biosynthesis and action of jasmonates in plants // Ann. Rev. Plant Physiol. Plant Mol. Biol., 1997, 48, p. 355-381.

Gundlach H., Muller M.J., Kutschan T.M., Zenk M.H. Jasmonic Acid Is a Signal Transducer in Elicitor-Induced Plant Cell Cultures // Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 1992, 89, p. 2389-2393.

Hayashi H., Huang P.Y., Inoue K. Up-Regulation of Soyasaponin Biosynthesis by Methyl Jasmonate in Cultured Cells of *Glycyrrhiza glabra* // Plant Cell Physiol., 2003, 44, p. 404-411.

Henderson C.F., Tilton E.W. Tests with acaricides against the brown wheat mite // J. Econ. Entomol., 1955, 48, p. 157-161.

Hildebrand D.F., Brown G.C., Jackson D.M., Hamilton-

Kemp T.R. Effects of some leaf-emitted volatile compounds on aphid population increase // J. Chem. Ecol., 1993, 19, p. 1875-1887.

Pozo M.J., Van Loon L.C., Pieterse C.M.J. Jasmonates-signals in plant-microbe interactions // J. Plant Growth Reg., 2004, 23, p. 211-222.

Qian Z.G., Zhao Z.J., Xu Y., Qian X., Zhong J.J. Novel Chemically Synthesized Hydroxyl-Containing Jasmonates as Powerful Inducing Signals for Plant Secondary Metabolism // Biotechnol. Bioeng., 2004, 86, p. 809-816.

Reinbothe C., Tewes A., Lehmann J., Parthier B., Reinbothe S. Induction by methyl jasmonate of embryogenesis-related proteins and mRNAs in *Nicotiana glauca* // Plant Sci., 1994, 104, p. 59-70.

Sirvent T., Gibson D. Induction of Hypericins and Hyperforin in *Hypericum perforatum* L. in Response to Biotic and Chemical Elicitors // Physiol. Mol. Plant Pathol., 2002, 60, p. 311-320.

Staswick P. Jasmonate, genes, and fragrant signals // Plant Physiology, 1992, 99, p. 804-807.

Talarczyk A., Hennig J. Early Defence Responses in Plants Infected with Pathogenic Organisms // Cell. Mol. Biol. Lett., 2001, 6, p. 955-970.

Thaler J.S. Induced resistance in agricultural crops: effects of jasmonic acid on herbivory and yield in tomato plants // Environmental Entomol., 1999, 28, 1, p. 30-37.

Thaler J.S., Stout M.J., Karban R., Duffey S.S. Jasmonate-mediated induced plant resistance affects a community of herbivores // Ecological Entomology, 2001, 26, 3, p. 312-324.

Van der Fits L., Memelink J. ORCA3, a Jasmonate-Responsive Transcriptional Regulator of Plant Primary and Secondary Metabolism // Sigtrans, 2000, 289, p. 295.

Wasternack C. Jasmonates: an update on biosynthesis, signal transduction and action in plant stress response, growth and development // Annals of Botany, 2007, 100, p. 681-697.

Т.Д.Черменская, к.б.н.,
tchermenskaya@yandex.ru
М.О.Петрова, к.б.н.

УДК 632.51

АРЕАЛ И ЗОНА ВРЕДНОСТИ ОБЕРНЫ БЕХЕНА

Т.Д. Соколова*, И.А. Будревская**

*Всероссийский НИИ защиты растений, Санкт-Петербург

**Картографическая фабрика ВСЕГЕИ, Санкт-Петербург

Оберна Бехена (смолевка широколистная, смолевка-хлопушка, хлопушка) (*Oberna behen* (L.) Ikonn., синонимы *Behenantha behen* (L.) Ikonn., *Cucubalis venosus* Gilib. non valde publ., *Silene cucubalis* Wib., *Silene latifolia* (Mill.) Britt. et Rendle, *Silene venosa* Aschers., *Silene vulgaris* (Moench) Garcke, семейство гвоздичные Caryophyllaceae Juss., род Оберна *Oberna* Adans.) – стержнекорневой многолетник. Все растение гладкое, сизо-зеленое. Стебель 40-100 см высотой, прямостоячий, утолщен в узлах, наверху ветвистый. Семядоли овальные, 7-10 мм в длину.

Листья супротивные, ланцетовидные или яйцевидно-ланцетные, заостренные, сидячие, нижние сужены в короткий черешок. Цветы на

тонких цветоножках, собранные ветвистым полузонтиком на концах стеблей и ветвей. Чашечка вздутая, широко-яйцевидная, с 5 треугольными острыми зубцами и 20 жилками. Лепестки белые, отгиб их почти до основания рассечен, в 1.5-2 раза длиннее чашечки. Коробочка почти шаровидная, 8-9 мм в диаметре. Семена почковидные, матово-черные. Прорастание лучше всего происходит с глубины 0.5 см. Цветет и плодоносит с июня до сентября. Одно растение дает до 8000 семян. Зрелые семена сохраняют свою всхожесть в почве не менее 8 лет. Оберна Бехена распространена в Европе, северной Монголии, Японии, занесена в Северную Африку, Северную и Южную Америку.

На территории б. Советского Союза встречается во всех районах европейской части, кроме Крайнего Севера, в Западной и Восточной Сибири, Средней Азии, на Кавказе, Дальнем Востоке. Произрастает обычно в разреженном травяном покрове. Предпочитает более сухие местообитания, легкие, песчаные почвы. Засоряет посевы зерновых и пропашных культур, многолетних трав, встречается в садах, огородах, также вдоль дорог, по окраинам полей, на паровых полях.

Векторная карта распространения оберны Бехена создана в масштабе 1:20 000 000 в проекции "Равновеликая Альберса на СССР", 9, 1001, 7, 100, 0, 44, 68, 0, 0 по результатам анализа опубликованных в открытой печати картографических материалов и литературных источников. Ареал подразделяется на зоны основного распространения, спорадического рас-

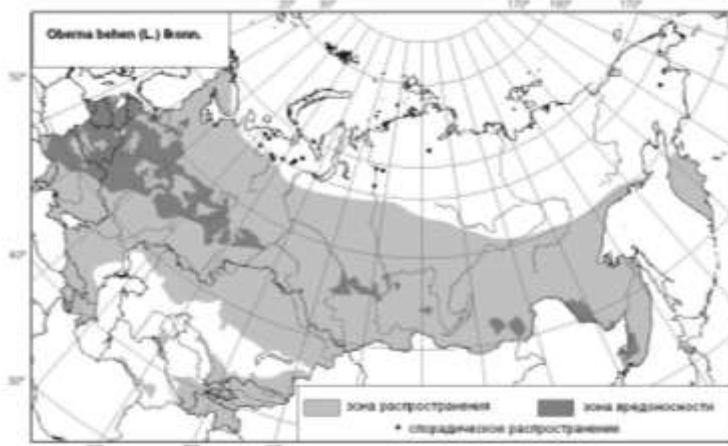


Рис. Ареал и зона вредности оберны Бехена

пространения и вредности. Зоны основного

Александрова К.И., Барабаш Г.И., Камаева Г.М., Камышев Н.С. Определитель сорняков Центрального Черноземья. Воронеж: Изд-во Воронежского университета, 1975, 276 с.

Ботанический атлас. Редактор Шишкин Б.К. Москва-Ленинград, изд-во сельскохозяйственной литературы, журналов и плакатов, 1963, 150 с..

Дорогостайская Е.В. Сорные растения Крайнего Севера СССР. Ленинград: Наука, 1972, 172 с.

Королева И.В., Вильчевская Е.В., Рухович Д.И. Компьютерная карта пахотных земель. М., лаборатория почвенной информации Докучаевского института почвоведения, 2003.

Никитин В.В. Географическое распространение важнейших сорных растений СССР и их динамика // Ботанический журнал, 1979, 64, 7, с. 943-949.

Никитин В.В. Сорные растения флоры СССР. Ленинград: Наука, 1983. 454 с.

Районы распространения важнейших сорных растений в СССР. Ред. А.Н.Волков. М.-Л., Изд-во

распространения и вредности показаны полигонами, зона спорадического распространения показана точками. За основу была взята карта ареала оберны Бехена (хлопушки) из А.Н.Волкова (1935). Ареал подтвержден данными К.И.Александровой и др. (1975), О.Н.Коровиной (1982,1983), В.В.Никитина (1979,1983), Е.В.Шляковой (1982).

По данным Е.В.Шляковой (1982), оберна Бехена в Нечерноземной зоне засоряет посевы многолетних трав в обилии до 3 баллов, в посевах других культур отмечается единично вплоть до северных пределов земледелия, на востоке чаще, чем на западе. Размножается семенами вплоть до южной границы полосы северной тайги. По данным К.И.Александровой и др. (1975), оберна Бехена засоряет яровые зерновые культуры и многолетние травы во всех областях Центральной Черноземной зоны. Спорадическое распространение указано по

Границы зоны вредности даны по В.В.Никитину (1979,1983), уточнены в соответствии со сведениями об обилии и встречаемости данного вида, содержащимися в приведенных источниках, и согласованы с границами пахотных земель (Королева и др., 2003). В соответствии со сведениями В.В.Никитина (1979, 1983), оберна Бехена нередко засоряет зерновые культуры, травы и пропашные культуры в лесной зоне; в более южных районах в посевах встречается реже.

Е.В.Дорогостайской (1972) и А.И.Толмачеву (1976).

Литература

колхозной и совхозной литературы, 1935, 153 с.

Сорнополевые растения Нечерноземной зоны РСФСР. Каталог мировой коллекции ВИР. Ред. О.Н.Коровина. ВИР, Л., 1982, вып. 338, 117 с.

Сорные растения советского Дальнего Востока. Каталог мировой коллекции ВИР. Ред. О.Н.Коровина, ВИР, Л., 1983, вып. 374, 46 с.

Флора Северо-Востока европейской части СССР, Ред. А.И.Толмачев. Л., Наука, 1976, т.2, с. 229-230.

Шлякова Е.В. Определитель сорно-полевых растений Нечерноземной зоны. Л., Колос, 1982, 208 с.

Работа выполнена в рамках проекта МНТЦ «Создание электронного агроатласа России и сопредельных стран» № 2625.

Т.Д.Соколова, к.б.н., vizrsps@mail333.com
И.А.Будревская, natal-lune@yandex.ru



ДОЛЖЕНКО ВИКТОР ИВАНОВИЧ

**К 60-ЛЕТИЮ СО ДНЯ РОЖДЕНИЯ ДОКТОРА СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ НАУК,
ПРОФЕССОРА, АКАДЕМИКА РОССЕЛЬХОЗАКАДЕМИИ, АКАДЕМИКА-СЕКРЕТАРЯ
ОТДЕЛЕНИЯ ЗАЩИТЫ И БИОТЕХНОЛОГИИ РАСТЕНИЙ РОССИЙСКОЙ АКАДЕМИИ
СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ НАУК**

Виктор Иванович Долженко родился 29 августа 1953 года в г. Мукден Китайской Народной Республики. В 1976 г. окончил с отличием Ленинградский сельскохозяйственный институт по специальности ученый агроном по защите растений. После службы в военно-морском флоте поступил в аспирантуру Всесоюзного научно-исследовательского института защиты растений (ВИЗР). После успешного окончания аспирантуры прошел путь от агронома, руководителя лаборатории (1987), руководителя отдела (1991), заместителя директора по научной работе (1996).

С 2004 года после защиты докторской диссертации в виде научного доклада, одновременно с работой в ВИЗР возглавляет кафедру химической защиты растений и экотоксикологии Санкт-Петербургского государственного аграрного университета. В 2007 году В.И.Долженко был избран членом-корреспондентом, а в 2010 г. – действительным членом Российской академии сельскохозяйственных наук по специальности защита растений. В 2009 году научное сообщество Россельхозакадемии единодушно избрало В.И.Долженко академиком-секретарем Отделения защиты растений, в настоящее время Отделения защиты и биотехнологии растений.

В.И.Долженко внес большой вклад в разработку концептуальной модели формирования федерального ассортимента фитосанитарных препаратов на основе зонально-адаптивного подхода при оценке их биологической эффективности, безопасности и регламентов применения, которая положена в основу государственной системы регистрационных испытаний пестицидов в Российской Федерации.

Серией работ по зональным системам защиты зерновых культур он обогатил отечественную науку и практику новыми достижениями по фитосанитарии. Особое внимание в работах юбиляра уделяется разработке технологий и методов предотвращения и преодоления побочных эффектов от применения пестицидов. Им непосредственно разработана, апробирована и внедрена в практическую деятельность защиты растений региональная система мониторинга резистентности вредителей к пестицидам на примере клопа вредная черепашка в условиях Сальских степей Предкавказья.

По инициативе В.И.Долженко разработаны современные методы изучения и оценки биологической эффективности и безопасности применения пестицидов. Методические указания по регистрационным испытаниям инсектицидов, акарицидов, моллюскоцидов, родентицидов, фунгицидов и гербицидов утверждены научно-техническим советом

Министерства сельского хозяйства Российской Федерации и используются в системе регистрационных испытаний пестицидов. В Государственном каталоге пестицидов и агрохимикатов, разрешенных к использованию на территории Российской Федерации, зарегистрировано более 900 препаратов на основании исследований, проведенных по методикам и с участием В.И.Долженко, что позволяет динамично развивать фитосанитарную отрасль растениеводства для обеспечения продовольственной безопасности страны.

Заслуженным признанием профессиональных качеств В.И.Долженко является назначение его экспертом по фитосанитарным средствам Европейской организации по защите и карантину растений, избрание в 2009 г. вице-президентом, а в 2013 г. президентом Восточно-палеарктической региональной секции Международной организации по биологической защите растений.

Большое внимание В.И.Долженко уделяет экологическим и экотоксикологическим исследованиям. Так, при непосредственном его участии для целей мониторинга поведения действующих веществ пестицидов разработаны инструментальные методы определения микроколичеств пестицидов в растениях, сельскохозяйственном сырье, пищевых продуктах и объектах окружающей среды. Разработанные для большого числа инсектицидов, фунгицидов и гербицидов, применяемых на зерновых, картофеле, овощных, свекле, льне, подсолнечнике и других культурах, методы утверждены Федеральной комиссией МЗ РФ и широко используются научными учреждениями и территориальными управлениями Роспотребнадзора и Россельхознадзора.

Много делается В.И.Долженко для решения вопросов борьбы с особо опасными вредными организмами. Разработана и апробирована в Иркутской, Саратовской, Оренбургской, Волгоградской областях и Ставропольском крае экологизированная система мероприятий по борьбе с вредными саранчовыми, включающая мониторинг вредителей, энтомофагов и энтомопатогенов, агротехнические и специальные мероприятия с применением биорегуляторных инсектицидов (димилин, матч, номолт). Реализация эколого- и ресурсосберегающей барьерной технологии борьбы с вредными саранчовыми позволяет эффективно подавлять вредителя при обработке 25-50% защищаемой площади.

Рекомендации по технологии, технике и средствам борьбы с вредными саранчовыми утверждены и рекомендованы к использованию НТС Минсельхоза России.

В.И.Долженко создана научная школа по фитосанитарной токсикологии, подготовлено 11 докторов и кандидатов наук. В настоящее время он руководит аспирантской подготовкой шести человек.

Наряду с научными исследованиями В.И.Долженко большое внимание уделяет научно-организационной работе. Он является членом диссертационного и ученого советов ВИЗР, экспертом по фитосанитарным средствам Европейской организации по защите растений, членом Экспертного совета при Правительстве Российской Федерации по развитию и модернизации агропромышленного комплекса, членом Экспертного совета по агропромышленному комплексу при Федеральной антимонопольной службе, членом межведомственной комиссии при Минсельхозе по вопросам безопасного обращения с пестицидами и агрохимикатами, членом межведомственной комиссии при Минэкономразвития по вопросам реализации принципов надлежащей лабораторной практики, членом научно-технических советов Минсельхоза и Россельхознадзора.

Большую работу В.И.Долженко проводит по популяризации научных знаний будучи главным редактором журнала «Агро XXI», заместителем главного редактора – «Вестник защиты растений» и членом редколлегии – «Защита и карантин растений».

В.И.Долженко опубликовано более 300 научных работ, в числе которых 11 монографий, крупные обобщающие теоретические и научно-практические статьи, методические и учебно-методические работы, патенты.

Поздравляя Виктора Ивановича с юбилеем, коллектив ВИЗР желает ему доброго здоровья, оптимизма и успехов во всех творческих начинаниях.

Содержание

СТРАТЕГИИ ПАРАЗИТИЗМА ЭНТОМОПАТОГЕННЫХ МИКРООРГАНИЗМОВ И ИХ РОЛЬ В СНИЖЕНИИ ЧИСЛЕННОСТИ ФИТОФАГОВ <i>Г.Р.Леднев, В.В.Долгих, В.А.Павлюшин</i>	3
ДИНАМИКА ЧИСЛЕННОСТИ ЛУГОВОГО МОТЫЛЬКА PYRAUSTA (=LOXOSTEGE) STICTICALIS L. (PYRALOIDEA, CRAMBIDAE) НА ЮГЕ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ РОССИИ В 2003-2012 гг. <i>Ю.М.Мальши, Ю.С.Токарев, А.А.Зверев, М.И.Саулич, Ю.А.Захарова, Ю.Б.Аханаев, А.Н.Фролов</i>	18
ВЕДЬМИНА МЕТЛА ЛЮЦЕРНЫ (ФИТОПЛАЗМОЗ): ЭТИОЛОГИЯ БОЛЕЗНИ И СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ. <i>Д.З.Богоутдинов</i>	26
ИДЕНТИФИКАЦИЯ LR-ГЕНОВ У ОБРАЗЦОВ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ, УСТОЙЧИВЫХ К ВОЗБУДИТЕЛЮ БУРОЙ РЖАВЧИНЫ В УСЛОВИЯХ ЦЧР, С ИСПОЛЬЗОВАНИЕМ ДНК-МАРКЕРОВ <i>Ю.В.Зеленева, Е.И.Гуляева, В.В.Плахотник</i>	34
ВИРУСНЫЕ БОЛЕЗНИ ЗЕРНОВЫХ НА ЮГЕ УКРАИНЫ <i>И.И.Гуляева, Г.А.Снигур, В.П.Полищук, Б.Н.Милкус</i>	40
ВЛИЯНИЕ КАЛИЙНЫХ УДОБРЕНИЙ НА ПОРАЖАЕМОСТЬ КАРТОФЕЛЯ РИЗОКТОНИОЗОМ В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ <i>А.А.Малюга, В.Н.Якименко</i>	45
ДИНАМИКА СОРНОГО КОМПОНЕНТА АГРОФИТОЦЕНОЗОВ МОРДОВИИ <i>Д.В.Бочкарев, Н.В.Смолин, А.Н.Никольский</i>	51
<u>Краткие сообщения</u>	
ОЦЕНКА УСТОЙЧИВОСТИ СОРТОВ И ОБРАЗЦОВ ЯРОВОГО ЯЧМЕНЯ ИЗ КОЛЛЕКЦИИ ЛЕНИНГРАДСКОГО НИИСХ К ВОЗБУДИТЕЛЮ МУЧНИСТОЙ РОСЫ. <i>Н.В.Иванова, Т.Н.Радюкевич, А.В.Анисимова, Л.М.Бондарева, О.Н.Ковалев</i>	61
БИОЛОГИЧЕСКИЕ ПОКАЗАТЕЛИ ЭНТОМОФАГА NESIDIOCORIS TENUIS REUTER (HETEROPTERA, MIRIDAE) ПРИ ПИТАНИИ ПЫЛЬЦОЙ <i>И.М.Пазюк, А.Л.Васильев</i>	64
ЭФФЕКТИВНОСТЬ ХИМИЧЕСКОЙ ЗАЩИТЫ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ ОТ КОМПЛЕКСА ГРИБНЫХ БОЛЕЗНЕЙ В УСЛОВИЯХ СТЕПНОЙ ЗОНЫ СЕВЕРНОГО КАЗАХСТАНА. <i>А.Т.Аубакирова</i>	69
ВЛИЯНИЕ МЕТИЛЖАСМОНАТА НА РАЗВИТИЕ ОРАНЖЕРЕЙНОЙ БЕЛОКРЫЛКИ В ЗАКРЫТОМ ГРУНТЕ <i>М.О.Петрова, Т.Д.Черменская</i>	72
АРЕАЛ И ЗОНА ВРЕДНОСТИ ОБЕРНЫ БЕХЕНА <i>Т.Д. Соколова, И.А. Будревская</i>	75
<u>Хроника</u>	
АКАДЕМИК ДОЛЖЕНКО ВИКТОР ИВАНОВИЧ	77

Contents

STRATEGIES OF PARASITISM OF ENTOMOPATHOGENIC MICROORGANISMS AND THEIR ROLE IN BIOCONTROL <i>G.R.Lednev, V.V.Dolgikh, V.A.Pavlyushin</i>	3
POPULATION DYNAMICS OF <i>LOXOSTEGE STICTICALIS</i> IN THE SOUTH OF THE EUROPEAN PART OF RUSSIA IN 2003–2012. <i>Y.M.Malysh, Y.S.Tokarev, A.A.Zverev, M.I.Saulich, Y.A.Zakharova, Y.B.Akhanaeva, A.N.Frolov</i>	18
PHYTOPLASMA DISEASES OF ALFALFA: ETIOLOGY AND STATE OF KNOWLEDGE <i>D.Z.Bogoutdinov</i>	26
IDENTIFICATION OF LR-GENES IN SAMPLES OF SOFT WHEAT RESISTANT TO BROWN RUST AGENT IN CONDITIONS OF CENTRAL CHERNOZEM REGION WITH USE OF DNA MARKERS. <i>Y.V.Zeleneva, E.I.Gulyaeva, V.V.Plakhotnik</i>	34
VIRUS DISEASES OF GRAIN CROPS IN THE SOUTH OF UKRAINE <i>I.I.Gulyaeva, G.A.Snigur, V.P.Polishchuk, B.N.Milkus</i>	40
THE INFLUENCE OF POTASSIUM FERTILIZERS ON THE PATHOGENESIS OF BLACK SCAB OF POTATOES IN WESTERN SIBERIA. <i>A.A.Malyuga, V.N.Yakimenko</i>	45
WEED DYNAMICS IN AGROPHYTOCENOSES OF THE REPUBLIC OF MORDOVIA <i>D.V.Bochkarev, N.V.Smolina, A.N.Nikolskiy</i>	51
<u>Brief Reports</u>	
EVALUATION OF RESISTANCE TO POWDERY MILDEW OF CULTIVARS AND SAMPLES OF SPRING BARLEY FROM COLLECTION OF LENINGRAD AGRICULTURAL RESEARCH INSTITUTE. <i>N.V.Ivanova, T.N.Radyukevich, A.V.Anisimova, L.M.Bondarev, O.N.Kovalev</i>	61
BIOLOGICAL CHARACTERISTICS OF THE ENTOMOPHAGE NESIDIOCORIS TENUI REUTER (HETEROPTERA, MIRIDAE) FEEDING BY POLLEN. <i>I.M.Pazyuk, A.L.Vasilyev</i>	64
EFFICIENCY OF SPRING WHEAT CHEMICAL PROTECTION FROM THE COMPLEX OF FUNGAL DISEASES IN CONDITIONS OF STEPPE ZONE OF NORTHERN KAZAKHSTAN. <i>A.T.Aubakirova</i>	69
THE INFLUENCE OF METHYL JASMONATE ON THE DEVELOPMENT OF TRIALEURODES VAPORARIORUM IN HOUSHOUSES <i>M.O.Petrova, T.D.Chermenskaya</i>	72
AREA AND ZONE OF HARMFULNESS OF <i>OBERNA BEHEN</i> (L.) IKONN. <i>T.D.Sokolova, I.A.Budrevskaya</i>	75
<u>Chronicle</u>	
ACADEMICIAN DOLZHENKO VIKTOR IVANOVICH	77

ISSN 1727-1320