

Республиканское Государственное Предприятие
«Научно-производственный центр зернового хозяйства им. А.И. Бараева»
МСХ РК

УДК 632.4:633.11(574.2)

на правах рукописи

РУКАВИЦИНА ИРИНА ВИКТОРОВНА

**Альтернариоз, фузариоз, гельминтоспориоз пшеницы, возделываемой
на черноземах степной зоны Северного Казахстана**

Специальность: 03.00.07 – микробиология

Диссертация

на соискание ученой степени кандидата биологических наук

Научный руководитель:
доктор биологических наук,
профессор З.П. Карамшук

Республика Казахстан

Астана, 2006

СОДЕРЖАНИЕ

	стр.
Определения.....	4
Обозначения и сокращения.....	5
ВВЕДЕНИЕ	6
1 Состояние изученности вопроса о распространении и биологических особенностях возбудителей альтернариоза, фузариоза, гельминтоспориоза пшеницы	10
1.1 Распространение болезней, вызываемых грибами родов <i>Alternaria</i> , <i>Bipolaris</i> , <i>Fusarium</i>	12
1.2 Биология возбудителей альтернариоза, гельминтоспориоза, фузариоза.....	17
1.3 Меры борьбы с фитопатогенными грибами, возбудителями болезней зерновых культур.....	24
2 Объекты, методы и условия проведения исследований	29
3 Пути передачи возбудителей альтернариоза, фузариоза, гельминтоспориоза	36
3.1 Почва как источник распространения патогенных грибов.....	36
3.2 Заселенность патогенными грибами перезимовавшей стерни пшеницы.....	39
3.3 Распространение патогенных грибов на сорных растениях.....	42
3.4 Заспоренность патогенными грибами приземных слоев воздуха над растениями.....	45
4 Распространение патогенных грибов родов <i>Alternaria</i>, <i>Bipolaris</i>, <i>Fusarium</i> на семенах мягкой и твердой пшеницы в зависимости от агротехнических приемов	47
4.1 Распространение грибов на семенах мягкой пшеницы в зависимости от генотипа.....	47
4.2 Распространение грибов на семенах сортов яровой пшеницы коллекционного питомника.....	52
4.3 Заселенность грибами семян пшеницы в зависимости от технологии возделывания.....	57
4.4 Распространение грибов на семенах пшеницы, возделываемой в хозяйствах Акмолинской области.....	59
5 Биологические особенности патогенных грибов родов <i>Alternaria</i>, <i>Bipolaris</i>, <i>Fusarium</i>	62
5.1 Влияние источников углерода и азота на изменения морфологических признаков патогенных грибов.....	62
5.2 Ферментативная активность.....	72
5.3 Токсичность культуральной жидкости.....	78
5.4 Биотические отношения между патогенными грибами.....	82
5.4.1 Антагонистические отношения.....	82
5.4.2 Протокооперация.....	88

6 Способы ограничения распространения возбудителей грибных болезней пшеницы.....	100
6.1 Антифунгальное действие лекарственных растений.....	100
6.2 Устойчивость пшеницы к поражению патогенными грибами	112
6.3 Протравливание семян пшеницы.....	114
6.4 Облучение семян пшеницы Co^{60}	117
ЗАКЛЮЧЕНИЕ.....	126
СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ.....	130
ПРИЛОЖЕНИЯ	

ОПРЕДЕЛЕНИЯ

В настоящей диссертации применены следующие термины с соответствующими определениями:

биологическая эффективность - результат применения пестицида в полевых условиях, выраженный показателями гибели или снижения численности вредных организмов, или степени повреждения ими защищаемых растений;

Грей (Гр). 1 Гр – доза ионизирующего излучения, передающая (сообщающая) энергию в 1 Дж (джоуль) массе вещества в 1 кг;

генотип – совокупность всех локализованных в хромосомах генов организма, его наследственная материальная основа;

генофонд – совокупность генов популяции, характеризующаяся определенной их частотой;

изолят – культура микробов, изолированных из какого-либо конкретного источника;

инфекционный фон – специальный питомник (теплица, вегетационный домик), в котором в условиях искусственного заражения определенным заболеванием проводят оценку селекционного материала;

линия – потомство одной гомозиготной особи у самоопыляющихся культур;

протокооперация – взаимодействие, благоприятное для двух организмов, но оно не обязательно;

репродукция – воспроизведение, следующее за элитой звено размножения (пересев) элитных семян;

суперэлита – предшествующее элите звено размножения, потомства самых лучших отобранных растений, наиболее полно передающих все признаки и свойства возделываемого сорта;

сферопласт - клетка, полностью лишенная клеточной оболочки;

штамм - потомство отдельной изоляции в чистой культуре, и состоит он обычно из культуры происходящей от одиночной колонии;

элита – потомство лучших, отобранных растений данного сорта, наиболее полно передающее все его признаки и свойства.

ОБОЗНАЧЕНИЯ И СОКРАЩЕНИЯ

В настоящей диссертации применены следующие обозначения и сокращения:

в.с.к. – водно-суспензионный концентрат
в.р.к – водно-растворимый концентрат
г/ м² – грамм на метр квадратный
Гр - грей
г/сосуд – грамм на сосуд
ед. ИДК – единица измерения деформации клейковины
КЖ - культуральная жидкость
КАА – крахмало-аммиачный агар
кг/т – килограмм на тонну
к.с. – концентрат суспензии
л/т – литр на тонну
МПА – мясо-пептонный агар
м/сек – метр в секунду
мм – миллиметр
мкм - микрометр
м² – квадратный метр
см – сантиметр
Со⁶⁰ – кобальт-60
с.п. – сыпучий порошок
тыс/г – тысяч на грамм
т.к.с. – текучий концентрат суспензии
γ - гамма
шт/м³ – штук на метр кубический
ц/га – центнер на гектар

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность темы

Согласно «Концепции устойчивого развития агропромышленного комплекса Республики Казахстан на 2006-2010 годы» важнейшей задачей является получение высококачественной и экологически чистой зерновой продукции, соответствующей мировым стандартам [1].

Северный Казахстан занимает ведущее место по производству зерна пшеницы, которое является стратегическим ресурсом Республики, здесь сосредоточено до 73% посевных площадей, из которых 86% занято только под посевами яровой пшеницы [2]. Однако в последнее время в зерносеющих регионах на черноземах степной зоны Северного Казахстана отмечается ухудшение фитосанитарной обстановки, одной из причин которой является распространение возбудителей альтернариоза, фузариоза, гельминтоспориоза. Патогенные грибы родов *Alternaria*, *Fusarium*, *Bipolaris* заселяют поверхность зерна, проникают в зародышевую зону, а также поражают прикорневую зону стеблей пшеницы, что в последствии приводит к снижению качества и урожайности этой культуры. Особую опасность представляют токсины, продуцируемые отмеченными микромицетами [3, 4, 5, 6, 7].

Нарушение агротехники возделывания зерновых культур (отсутствие севооборотов, снижение доз минеральных и органических удобрений, неэффективность используемых пестицидов), возделывание неустойчивых к грибным болезням сортов пшеницы приводит к микроэволюционным изменениям в популяциях грибов и обуславливает появление новых отселектированных патотипов фитопатогенов [8].

Поэтому особое внимание в развитии сельскохозяйственного производства необходимо уделять усовершенствованию агротехнических приемов и возделыванию устойчивых к возбудителям грибных болезней сортов зерновых культур.

На сегодняшний день малоизученными остаются вопросы эколого-географических и биологических особенностей, видового состава возбудителей альтернариоза, фузариоза, гельминтоспориоза. Решение этих проблем позволит изыскать возможные способы ограничения их распространения в посевах пшеницы на черноземах степной зоны Северного Казахстана.

Цель и задачи исследований

Целью исследований является изучение биологических и экологических особенностей грибов родов *Alternaria*, *Fusarium*, *Bipolaris*, распространенных на поверхности семян и в зародышевой зоне, прикорневой зоне стеблей сортов мягкой и твердой пшеницы различного эколого-географического происхождения, в зависимости от агротехнических приемов, для изыскания возможных способов ограничения их распространения.

Для достижения поставленной цели решались следующие задачи:

- исследование распространения основных фитопатогенных грибов на поверхности и в зародышевой зоне семян пшеницы, в зависимости от агротехнических приемов;

- определение путей передачи грибов родов *Alternaria*, *Fusarium*, *Bipolaris* (почва, стерня, сорные растения, приземные слои воздуха над растениями, семена пшеницы и ее прикорневая зона);
- изучение особенностей морфолого-культуральных и физиолого-биохимических свойств возбудителей альтернариоза, фузариоза и гельминтоспориоза пшеницы;
- исследование влияния метаболитов, возбудителей альтернариоза, фузариоза и гельминтоспориоза пшеницы на рост и развитие проростков пшеницы;
- исследование особенностей биотических отношений между грибами *Alternaria*, *Fusarium*, *Bipolaris*, *Trichoderma lignorum*;
- изыскание способов ограничения распространения возбудителей альтернариоза, фузариоза, гельминтоспориоза.

Научная новизна

Впервые из зародышевой зоны семян и прикорневой зоны стеблей яровой мягкой и твердой пшеницы различного эколого-географического происхождения, возделываемой на черноземах Северного Казахстана, независимо от генотипа пшеницы и технологии ее возделывания, выделен основной патоккомплекс, включающий грибы *Alternaria alternata* (Fr.) Keissler., *Bipolaris sorokiniana* Sacc., *Fusarium oxysporum* Schlecht., которые могут находиться в биотических отношениях – протокооперации.

Установлен механизм антагонистического действия местного штамма гриба *Trichoderma lignorum* (156-Т) по отношению к возбудителям грибных болезней зародышевой зоны семян пшеницы: к *A. alternata* - проявляющегося в форме гиперпаразитизма, к *B. sorokiniana* – взаимного агрессивного антагонизма, к *F. oxysporum* - в форме территориального антагонизма. Механизм антагонистического действия *Tr. lignorum* по отношению к фитопатогенным грибам проявляется в общих изменениях морфологических признаков: укорачивании клеток гиф мицелия, концентрации и передвижении в них структурных элементов и вакуолизации; образовании хламидоспор в виде цепочки по всей длине гифы (у *F. oxysporum*); внедрении прорастающих конидий *Tr. lignorum* в клетки гиф мицелия и конидий *A. alternata*; в разрыве клеточной оболочки конидий, в выходе наружу прозрачной оболочки с клетками будущей гифы гриба (у *B. sorokiniana*).

Определено антифунгальное действие водных вытяжек лекарственных растений (подорожника большого, зверобоя продырявленного, валерианы лекарственной, тысячелистника обыкновенного, ромашки аптечной, календулы лекарственной, мяты перечной, лука репчатого, чеснока посевного) по отношению к *A. alternata*, *B. sorokiniana*, *F. oxysporum*, проявляющееся в нарушении метаболизма клеток грибов и морфологических изменениях конидий и мицелия.

Основные положения, выносимые на защиту:

- Из зародышевой зоны семян сортов яровой мягкой и твердой пшеницы различного эколого-географического происхождения, возделываемой на черноземах Северного Казахстана, независимо от сортовых особенностей и технологии возделывания этой культуры, выделяется основной патоккомплекс, включающий грибы *A. alternata*, *B. sorokiniana*, *F. oxysporum*.
- Биотические взаимоотношения между грибами *A. alternata* и *F. graminearum*, *A.*

alternata и *F. oxysporum*, *A. alternata* и *Alternaria* sp., *F. oxysporum* и *B. sorokiniana*, выражены по типу протокооперации.

- Механизм антагонистического действия местного штамма гриба *Tr. lignorum* (156-Т) к грибу *A. alternata* проявляется в форме гиперпаразитизма, к *B. sorokiniana* - взаимного агрессивного антагонизма, к *F. oxysporum* - в форме территориального антагонизма. Антагонистическое действие гриба *Tr. lignorum* обуславливает изменение морфологических признаков: укорачивание клеток в гифах мицелия, концентрацию и передвижение в них структурных элементов; образование хламидоспор по всей длине гифы гриба; внедрение прорастающих конидий в клетки гиф мицелия и конидий, разрыв клеточной оболочки конидий и выход наружу клетки будущей гифы гриба.

- Грибы *A. alternata*, поражающие зародышевую зону семян различных сортов пшеницы, обладают токсическим действием, уменьшают содержание белка и клейковины в зерне, приводят к снижению всхожести семян (до 42%), что дает основание отнести их к группе паразитов.

- Антифунгальное действие водных вытяжек исследованных лекарственных растений проявляется у грибов рода *Alternaria* в виде деформации и усиленной пигментации конидий, прорастании конидий одновременно несколькими клетками, образовании хламидоспор в клетках гиф мицелия; у грибов рода *Fusarium* - в концентрации структурных элементов в клетках, образовании хламидоспор в клетках гиф мицелия; у грибов рода *Bipolaris* - биполярном прорастании клеток конидий, укорачивании и утолщении клеток гиф мицелия.

Практическая ценность работы

Создана коллекция штаммов фитопатогенных грибов, которую можно использовать для получения культуральных фильтратов в качестве селективирующего агента в селекции при выведении сортов, устойчивых к возбудителям грибных болезней.

Результаты исследований биологических особенностей возбудителей альтернариоза, фузариоза и гельминтоспориоза могут быть основой для массовой оценки семенного материала пшеницы на устойчивость к отмеченным возбудителям грибных болезней.

Проявление антифунгального действия вытяжек из лекарственных растений следует использовать для создания биопрепаратов, направленных на ограничение распространения возбудителей грибных болезней.

Диссертационная работа входила в общую тематику лаборатории микробиологии «Разработать научные основы стабилизации плодородия южных черноземов на основе дифференцированной системы удобрений, минимализации системы обработки почв и установить химические, физические и биологические параметры почвенного плодородия различных агроэкосистем (целина, залежь, пашня) Северного Казахстана» (№ госрегистрации 0101 РК00384).

Апробация работы

Основные положения диссертационной работы ежегодно докладывались на заседаниях ученого совета РГП «Научно-производственный центр зернового хозяйства им. А.И. Бараева» МСХ РК, а также на Международной конференции, посвященной 10 - летию независимости Казахстана «Итоги и перспективы селекции яровой пшеницы на устойчивость к абиотическим и биотическим факторам внешней среды» (Шортанды, 2001), IV- Международной конференции «Наука и образование - ведущий фактор стратегии «Казахстан-2030» (Караганда, 2002), региональной научно-практической конференции, посвященной 35-летию юбилею Аграрно-технологического института «Достижения и проблемы научного прогресса в отраслях АПК» (Костанай, 2002), 7-Пущинской школе-конференции молодых ученых «Биология-наука XXI века» (Пущино, 2003), международной научно-практической конференции, посвященной 95-летию со дня рождения академика ВАСХНИЛ А.И. Бараева «Развитие идей почвозащитного земледелия в новых социо-экономических условиях» (Шортанды, 2003), на 1-й Центрально-Азиатской конференции по пшенице (Алматы, 2003), международной научной конференции «Стратегия научного обеспечения АПК РК в отраслях земледелия, растениеводства и садоводства: Реальность и перспективы» (Алматы, 2004).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 18 научных работ, из них 11 статей, в том числе 3 в журналах, рекомендованных Комитетом по надзору и аттестации в сфере науки и образования МОН РК, 2 методических указания по курсу «Микробиология» (в соавторстве), находится на рассмотрении в Комитете по интеллектуальной собственности заявка на изобретение.

Структура и объем диссертации. Диссертационная работа состоит из введения, обзора литературы, главы, описывающей объекты и методы исследований, пяти глав, содержащих собственные результаты исследований, заключения, выводов, практических рекомендаций, приложений, списка использованных источников. Материал диссертации изложен на 148 страницах компьютерного текста, иллюстрирован 56 рисунками, 13 таблицами, список источников литературы включает 349 наименований, в том числе 50 на иностранном языке.

1 Состояние изученности вопроса о распространении и биологических особенностях возбудителей альтернариоза, фузариоза, гельминтоспориоза пшеницы

В последние годы интенсификация зернового производства в развитых странах мира вызвала широкое распространение второстепенных в прошлом заболеваний [9, 10]. Если в середине двадцатого века исследователи считали наиболее вредоносными заболеваниями зерновых культур головню, ржавчину, мучнистую росу [11], то в настоящее время актуальна защита от корневых гнилей, болезней зерна и колоса, вызываемых возбудителями корневых гнилей. Именно поэтому указанное заболевание называют «болезнью прогресса» или «болезнью века» [12, 13, 14, 15]. Корневые гнили встречаются в различных эколого-географических зонах возделывания зерновых культур. Степень их вредоносности колеблется по годам в зависимости от климатических условий, возделываемой культуры, применяемой агротехники. Вредоносность гнилей проявляется в гибели всходов, в изреживании посевов и угнетении взошедших растений, а также в ухудшении таких компонентов урожая, как количество и масса зерен в колосе, масса 1000 зерен [16]. Корневые гнили, по мнению исследователей европейских стран, наиболее вредоносны в период вегетации зерновых культур [17].

Корневые гнили, черный зародыш, альтернариоз, фузариоз изучаются во всех зерносеющих странах мира. Широкие исследования по изучению распространения, вредоносности и поиску мер защиты зерновых культур от указанных заболеваний проведены в США, Канаде, Мексике, Индии, России, Белоруссии, Молдове, Киргизстане, Литве, Украине, Венгрии и других странах [18]. Например, в Краснодарском крае РФ корневыми гнилями ежегодно поражаются до 54% посевов колосовых культур. В Республике Казахстан сельскохозяйственным культурам причиняют вред более 70 видов болезней. Проявление корневых гнилей достигает 40-50% [19]. В 60-70 годы двадцатого века отмечалось нарастание вредоносности корневых гнилей при возделывании зерновых на целинных землях Казахстана и достигало 20%-ной пораженности растений [20]. В эпифитотийные по болезням 1993-1994 г.г. зерновое производство потеряло от 25 до 40% урожая от корневых гнилей и гельминтоспориоза [21]. В 1998 году в Костанайской области Республики Казахстан потери от корневых гнилей составили 9,3%, а пораженность возбудителями корневых гнилей семян пшеницы и ячменя варьировало от 3 до 13% [22]. Широкое распространение данного заболевания исследователи связывают с внедрением интенсивных технологий и специализацией зернового хозяйства. Высокий уровень химизации сельского хозяйства способствует изменению фунгистазиса почвы и создает условия, благоприятствующие размножению в почве фитопатогенных грибов [9, 23, 24, 25]. Ареал распространения возбудителей инфекционной корневой гнили совпадает с территориями возделывания зерновых культур [26]. Исследователи отмечают, что зерновые культуры, такие как пшеница, ячмень, овес, рожь, тритикале и другие поражаются корневыми гнилями, вызываемыми грибами родов *Bipolaris*, *Fusarium*, реже *Alternaria* [27-32]. На зерне и колосе преобладают заболевания, вызываемые грибами родов *Alternaria* и *Fusarium*, реже *Bipolaris* [33, 34]. В фитопатологической

литературе болезни зерновых культур группируются по характеру проявления и возбудителю [11, 35 - 37]. Поэтому дается характеристика следующим болезням, вызываемым грибами рода *Fusarium* – фузариозная корневая гниль (*F.culmorum* (W.G.Sm.) Sacc., *F. oxysporum* Schlecht., *F. avenaceum*), фузариоз колоса (*F. graminearum* Schwabe, *F. avenaceum*), выпревание или снежная плесень (*F. nivale* Ces, *F. avenaceum*), пьяный хлеб (*F.graminearum* Schwabe, *F.avenaceum*); рода *Bipolaris* - гельминтоспориозные корневые гнили, гельминтоспориоз злаков или пятнистости листьев и стеблей (*Bipolaris sorokiniana*), черный зародыш (*Bipolaris sorokiniana*); рода *Alternaria* - черный зародыш (*A. tenuis* Nees), корневая гниль (*A. tenuis* Nees). При описании указанных заболеваний авторы отмечают источники и пути их распространения. Многие исследователи считают, что источниками распространения корневой гнили являются семена, зараженные фитопатогенными грибами, в частности чернозародышевые и фузариозные [11, 33, 37]. По мнению Г.И. Розовой [38], причиной около 2/3 случаев заболеваний гельминтоспориозом, альтернариозом является почвенная и семенная инфекция. Другие свидетельствуют о том, что источниками распространения черного зародыша могут быть конидии и мицелий патогенных грибов, вызывающих корневую гниль и обитающих в почве и на поверхности растений [37]. Следовательно, одни и те же возбудители, поражающие различные органы растения, вызывают перечисленные заболевания.

В связи с вышесказанным и во избежание возможных вопросов, какое именно заболевание нами изучалось, все поражения растений пшеницы, вызванные патогенными грибами родов *Alternaria*, *Bipolaris*, *Fusarium*, будем в дальнейшем называть соответственно альтернариозом, гельминтоспориозом и фузариозом. При этом подразумевается не поражение отдельных органов, а проявление болезни на растении в целом. В пользу этого решения, и тот факт, что в последнее десятилетие наблюдается изменение экологической обстановки, которое способствует поражению растений пшеницы не отдельными патогенами - возбудителями корневых гнилей и болезней колоса, а патоконкомплексом, который чаще всего состоит из нескольких родов, а иногда и нескольких видов [27, 39 - 47]. Это вызывает особенный интерес и с точки зрения экологии, так как указанные фитопатогены занимают практически одну и ту же экологическую нишу и обладают сходными типами питания. Если говорить об экологической классификации данных возбудителей, то их относят в группу почвенные, или корнеклубневые, в подгруппу почвенно-воздушно-сосудисто-семенные [48]. Так как грибы родов *Alternaria*, *Bipolaris*, *Fusarium* являются почвенными организмами, то актуальным остается изучение вопроса об их взаимоотношениях с растением, почвой и друг с другом. Поэтому в нашей работе рассматриваются взаимоотношения всех этих возбудителей и их роль в патологическом процессе растений пшеницы в целом, а не отдельного органа. Особое внимание уделяется семенной инфекции, так как она может быть в скрытой форме и проявляться видимыми симптомами.

В современных условиях ведения хозяйства в Республике Казахстан остро стоит проблема сохранения и улучшения качества пшеницы, особенно экспортируемой в другие страны, а также закупки элитного семенного материала и его фитосанитарного состояния [49]. В связи с вышеизложенным остается актуальным вопрос

о распространении инфекций грибного происхождения с семенами, особенно импортируемых из зарубежных стран.

1.1 Распространение болезней, вызываемых грибами родов *Alternaria*, *Fusarium*, *Bipolaris*

Корневые гнили хлебных злаков относятся к числу наиболее вредоносных заболеваний. В последние годы они широко распространились и причиняют весьма ощутимый вред зерновому хозяйству, поражая посевы во все фазы развития растений [50 - 58]. Исследователи отмечают, что корневая гниль злаковых культур - комплексное заболевание, в котором в зависимости от экологических условий региона и культуры преобладает тот или иной возбудитель [50, 41, 45, 55]. В научной литературе имеются сведения о составе патогенного комплекса грибов, вызывающих инфекционные корневые гнили яровой и озимой пшеницы, ячменя, ржи и других культур [12, 31, 59 - 62]. Распространение и развитие корневой гнили может зависеть от качества семян, глубины их заделки, предшественника и других факторов. При орошении развитие корневой гнили на яровой пшенице резко снижается. В Северном Казахстане насыщенность севооборотов яровой пшеницей нередко достигает 60-80%, что способствует ежегодному проявлению корневой гнили на ее посевах. [13, 14, 63]. Особенно сильно это проявляется в годы с холодной весной и большим количеством осадков [64, 65]. Состав возбудителей корневой гнили может изменяться в зависимости от типа почв. Р.И. Кирюхина [66] отмечает, что в нечерноземной зоне на тяжелых по механическому составу почвах преобладают церкоспореллезная и гельминтоспориозная; на нейтральных суглинках Сибири в засушливых районах - гельминтоспориозная, с более увлажненным климатом - гельминтоспориозно-фузариозная корневая гниль.

Грибы из рода фузариум поражают многие культурные растения. Чаще всего они вызывают сосудистые заболевания - фузариозные увядания (трахеомикозы) и корневые гнили; известны фузариозы других типов - поражения колосьев, початков, всходов, гнили плодов и семян и т.д. [67 - 69]. Фузариозная корневая гниль широко распространена в посевах озимой пшеницы в РФ, в частности, в Московской области [70], в Белоруссии [71]. В комплексе возбудителей корневых гнилей зерновых культур России отмечено 15 видов фузариев с 9 разновидностями, причем наблюдается определенная специфика видового состава в зависимости от региона и культуры. Наиболее часто встречаются виды: *F. avenaceum* (Cda.: Fr) Sacc., *F. gibbosum* Appel et Wr., *F. culmorum* (W.G.Sm.) Sacc., *F. oxysporum* Schlecht.: Fr., *F. graminearum* Schwabe, *F. sporotrichiella* Bilai., *F. sambucinum* Fckl., *F. solani* (Mart.) Sacc. [27].

В последние годы в научных публикациях рассматривается проблема распространения комплекса фузариозно – гельминтоспориозной корневой гнили. Особенно в таких зерносеющих регионах, как Европейская часть России [72], в частности в Кировской [16], в Куйбышевской областях [73], Краснодарском крае [74], Башкирской АССР [75], Татарстане [76], в районах Нечерноземной зоны РФ [77]. В Дагестанской АССР и на Северном Кавказе превалирует комплекс грибов рода

Fusarium, и *Ophiobolus graminis* Sacc., вызывающих корневую гниль пшеницы [78, 79]. По мнению исследователей, доминирующее положение среди возбудителей корневых гнилей яровой пшеницы принадлежит *B. sorokiniana*, и лишь в отдельных регионах преобладают грибы из рода *Fusarium* [16, 80 - 81]. Например, на посевах яровой пшеницы в степной зоне Сибири повсеместно регистрировали гельминтоспориозную корневую гниль [82].

В настоящее время все чаще в фитопатологической литературе приводятся сведения о гельминтоспориозно – фузариозной корневой гнили. Данное заболевание отмечено в РФ в Заволжье [51], Поволжье [27, 40], Оренбургской [81], Воронежской области [16, 80-81], ЦЧЗ, среднем Поволжье [82], на Украине [28 - 30, 83]. Исследователи отмечают, что среди патогенов, сопутствующих грибам рода *Bipolaris*, кроме грибов рода *Fusarium*, могут быть грибы рода *Alternaria*. Этот факт подтверждается исследованиями, проведенными в РФ в Центральном, Волго-Вятском, Поволжском и других регионах [38], Красноярском крае [84], Западной Сибири [82]. На черноземах Воронежской области патогенный комплекс корневых гнилей зерновых культур представлен грибом *B. sorokiniana* (Sacc) Shoemaker, видами рода *Fusarium*, *A. tenuis* и *Phialophora* sp. В Северной Осетии в комплекс корневой гнили входит также *Ophiobolus* [27].

В научной литературе имеются противоречивые мнения по поводу роли *A. tenuis* в этиологии гнилей зерновых. Основные данные касаются альтернариоза семян, но многие исследователи упоминают этот гриб при рассмотрении комплекса возбудителей корневой гнили. Многие авторы [50, 81] считают *A. tenuis* вторичным, сопутствующим основным возбудителям, не имеющим самостоятельного значения в развитии заболевания. Некоторые исследователи [85] описывают проявление патогенных свойств *A. tenuis* только на физиологически недозрелых семенах, что приводит к более сильному поражению корневыми гнилями растений. Однако существуют данные [33], указывающие на патогенные свойства *A. tenuis*, которые проявляются на зерне хлебных злаков и играют роль в дальнейшем развитии корневых гнилей. Как отмечает Ю.Т. Дьяков и др. [86], гемибиотрофы - несовершенные грибы из родов *Alternaria*, *Septoria*, *Venturia* вызывают большей частью локальные повреждения листьев - пятнистости.

В современных условиях ведения сельского хозяйства зернозлаковых культур все чаще повреждается возбудителями черного зародыша и фузариоза [87]. На Украине изреживание всходов вследствие поражения семян черным зародышем на некоторых посевах достигало 27%. Потеря всхожести семян по той же причине в отдельных случаях составляла 45% [88]. Среди микромицетов, поражающих семена сельскохозяйственных культур и зародышевую зону семян пшеницы, распространены грибы из родов *Alternaria*, *Fusarium*, *Bipolaris* [39, 41 - 45, 47, 89 -93].

Исследователи не имеют единого мнения о комплексе возбудителей такого заболевания как «черный зародыш». Зачастую в зависимости от эколого-географической зоны преобладает определенный вид возбудителя или отмечается комплекс возбудителей. Чаще всего под «черным зародышем» понимают поражение зерна злаков, характеризующееся изменением окраски зерна в целом, и в области зародыша [11, 93]. Во многих научных публикациях авторы выделяют основным

возбудителем черного зародыша грибы рода *Helminthosporium* (син. *Bipolaris*) и *Alternaria* [38, 61, 94, 95]. Значительный ущерб семеноводству Казахстана и России причиняет «черный зародыш» семян, вызываемый комплексом возбудителей: грибами *Helminthosporium* (син. *Bipolaris*), *Alternaria*, *Fusarium* [89 - 92] и *Penicillium* [96]. Частота обнаружения этого заболевания колебалась в пределах от 7 до 31% [97]. Семена пшеницы в сильной степени поражаются возбудителями фузариоза и гельминтоспориоза в Нечерноземной зоне России (39-62%) [98], а также в Поволжье, Закавказье, Восточной Сибири, ЦЧЗ, Дальнем Востоке России [99], на Северном Кавказе [100], Омской области [61], Центральном и Волго-Вятском районах [38]. В условиях Среднего Урала зародышевая зона семян пшеницы поражается *A. tenuis*. В зерносеющих районах Северного Зауралья (Тюменская область) России семена яровой пшеницы на 10-30% и более поражаются «черным зародышем», возбудителем которого являются грибы *H. sativum* [101].

Большинство авторов называют грибы рода *Fusarium* не столько возбудителями черного зародыша, а только фузариоза колоса, резко снижающего всхожесть семян. При сильном поражении посевов формируется до 70% невсхожих зерен. Эпифитотии фузариоза колоса регулярно отмечаются во всех зерносеющих странах мира с начала XX века, причем, эти грибы поражают посевы примерно в одни и те же годы, что свидетельствует о пандемичном характере заболевания [34, 102 - 107]. По данным ряда авторов [108 - 110], фузариоз, или ожог колоса, является одним из разрушительных заболеваний злаковых и причиной сокращения урожайности и качества зерна у пшеницы и ячменя. Потери урожая от фузариозов колоса могут достигать 50% [111, 112]. Грибы, вызывающие данное заболевание, способны продуцировать вомитоксины, которые делают это зерно опасным для употребления животными и человеком. Фузариоз колоса во влажные годы с достаточно высокой температурой во второй половине вегетационного периода встречается на зерновых почти во всей европейской части бывшей СССР [99]. В Германии и Великобритании на посевах зерновых колосовых культур выявлено 15 видов возбудителей фузариоза колоса, чаще встречаются *F. graminearum*, *F. culmorum*, *Microdochium nivale* (*F. nivale*), *F. avenaceum*, *F. poae* [113]. Накопителями инфекции фузариоза колоса являются послеуборочные остатки кукурузы, пшеницы, ячменя, сорго и сорные злаки [111]. Возбудители болезней родов *Fusarium* и *Drechslera* могут перезимовать на остатках поражаемых культур, непосредственно в почве, а также сохраняться в семенах [56].

В научной литературе нет единого мнения о механизме поражения семян зерновых культур возбудителями альтернариоза, гельминтоспориоза, фузариоза. Развитие и распространение альтернариоза семян яровой пшеницы находится в прямой зависимости от погодных условий во время формирования и налива зерна, особенно в засушливые и умеренно влажные годы с температурой 22-23°C [97]. Благоприятные условия (высокая температура воздуха, осадки) способствуют поражению растений пшеницы патогенными грибами уже в стадии его прорастания, а также во время цветения и молочно-восковой спелости зерна [41, 114]. Критическим периодом, определяющим начало эпифитотийного развития фузариоза колоса, является фаза цветения пшеницы, при котором даже

небольшое поражение отдельных колосков приводит к заражению значительно-го числа семян, особенно, если условия, благоприятствующие заражению, усугубляются обильными ночными осадками и сильным ветром в период созревания зерна [86, 108]. Поскольку содержание влаги в зародыше семян зерновых культур выше, чем в оболочке и его эндосперме, то и зародыш зерна поражается патогенными грибами быстрее, чем остальные части зерна [115]. Мицелий гриба *Alternaria* сосредотачивается в плодовой оболочке (перикарпе) над зародышем, грибы же *Helminthosporium* и *Fusarium* – проникают в ткань зародыша, особенно при раннем заражении [41, 88]. В зерновках, внешне здоровых, мицелий патогенных грибов локализуется в клетках перикарпия, имеющих четко видимые признаки поражения - грибок пронизывает все ткани зерновки [116]. Инфекционное начало грибов *Alternaria* сосредотачивается между перикарпием и колеоризой главного корешка [92]. Глубина проникновения мицелия грибов в семя зависит от паразитных свойств гриба, от фазы созревания семян и от условий среды. В начале созревания семян мицелий паразитных грибов обычно не в состоянии проникнуть глубоко и остается в поверхностных слоях. Это положение ярко обнаруживается на примере альтернариоза семенников капусты. Гриб *A. tenuis* Nees ex Fries обладает более сапротрофными свойствами и способен заражать семена только в фазе восковой спелости, когда ткани оболочки семян начинают отмирать. Мицелий гриба распространяется только в поверхностных слоях оболочки семян [114]. Чрезвычайно опасно то, что в инфицированных зерновках, не имеющих визуальных признаков заражения, сохраняется возможность скрытой инфекции и возникновения вторичных очагов поражения в процессе хранения семенного материала [111]. При высевах семян со скрытой формой заражения отмечается гибель всходов (если грибок развивается в зародыше) или появление ослабленных растений (если развивается в эндосперме) [116]. Мицелий отмеченных грибов может сохраняться в течение многих лет в зерне, содержащемся при низкой влажности и температуре [41].

Поражение семян пшеницы патогенными грибами негативно воздействует на посевные и технологические качества [117 - 119]. Высев альтернариозных семян, по данным А.Я. Наумовой [114], обладающих высокими посевными качествами, не оказывает отрицательного влияния на урожай. Только при хранении семян альтернариоз может вызвать плесневение и снижение их посевных качеств. Имеется и другая точка зрения - Р.Н. Федорова [41] считает, что семена, пораженные грибами рода *Alternaria*, могут дать урожай абсолютно здоровых семян. По данным А.Н. Нестерова [120], чернозародышевое зерно, пораженное грибами *Helminthosporium* и *Fusarium*, имеет самую низкую всхожесть; поражение семян пшеницы грибами *A. tenuis* не влияет на всхожесть, она оставалась высокой. Аналогичное явление отмечают и другие авторы [85, 87]. По данным М.В. Горленко [88], заражение семян определяется наличием инфекции в воздухе и благоприятными метеорологическими условиями. Активное распространение конидий в воздухе наблюдается в конце июля, первой и второй декадах августа [121]. Споры патогенных грибов разносятся ветром на высоту до 3 км [122; 123]. В максимальном количестве они присутствуют в воздухе в полдень, а в минимальном - рано утром. Наибольшее число спор отме-

чается в августе. Количество спор грибов в воздухе колеблется в зависимости от высоты атмосферного слоя, характера местности, времени года и состава растительности. В 1 м³ на высоте до 2 м в сельской местности содержится около 250 спор *Alternaria* [124]. В более высоком слое атмосферы количество спор снижается, в более низком - возрастает; минимум их содержится в полдень, максимум - в полночь. К уборке хлебных злаков концентрация спор в воздухе значительно повышается.

Взаимодействие фитопатогенных грибов и культурных растений начинается в эктофитной стадии на поверхности растений и осуществляется, прежде всего, с помощью механических воздействий. Можно предположить, что взаимоотношения между этими организмами могут быть и на химическом уровне еще до проникновения патогенов в ткани растений [125]. По своему воздействию на ткани семени грибы этого комплекса возбудителей подразделяются на деструктивных и умеренных паразитов и особенно плесени. К первым (которые добывают себе пищу посредством разрушения тканей хозяина) относятся *H. sativum*, некоторые представители рода *Fusarium*, ко вторым (которые используют в пищу вещества, в силу каких-либо причин не использованные хозяином) – *A. tenuis*, *A. peglioni* и отдельные виды рода *Fusarium*. Разнообразие воздействия патогенов на ткани растения хозяина зависит от природно-климатических условий года и многих других факторов. В связи с этим распространение и вредоносность комплекса или отдельных его видов не постоянны [40].

Необходимо отметить, что патогенные грибы родов *Helminthosporium*, *Alternaria*, *Fusarium* могут сохраняться не только в зерне. Имеются многочисленные сведения о том, что основными источниками инфекции корневой гнили являются растительные остатки и почва [126 - 131]. Возбудители болезней родов *Fusarium* и *Drechslera* могут перезимовывать на остатках поражаемых культур, непосредственно в почве, а также сохраняться в семенах, на соломе пораженных растений, на незапаханной стерне и на падалице [56]. При сравнении долговечности грибов *A. tenuis* и *H. sativum*, встречающихся на семенах пшеницы, было установлено, что первые исчезали после 7 лет хранения, в то время как отдельные представители второго вида сохраняли жизнеспособность в течение 17 лет [132, 133].

На семенах различных сельскохозяйственных культур распространены разнообразные микроорганизмы: грибы, бактерии, актиномицеты [134, 135]. Это объясняется тем, что семена по химическому составу являются полноценной питательной средой для развития микроорганизмов. Многие возбудители болезней, вызывающие поверхностную инфекцию семян, помимо поверхностного заражения, могут вызвать и глубокое поражение семян при соответствующих условиях [114]. Семенная инфекция озимых и яровых представлена большим количеством видов грибов рода *Fusarium*. На зерне ежегодно присутствуют *F. culmorum* (39,8%), *F. avenaceum* (30,5%), *F. sambucinum* (8,5%), *F. semitectum* (менее 1%) и другие, не идентифицированные виды. Наиболее агрессивным является *F. culmorum*, вызывающий в большинстве случаев гибель семян и проростков и достаточно быстро распространяющийся на соседние зерновки. На ячмене высокая агрессивность отмечена у *F. culmorum* и *F. avenaceum* [69].

В научных публикациях указывается, что семена пшеницы в распространении и передаче инфекции корневой гнили существенной роли не играют, но могут обуславливать накопление заразного начала гриба в почве [52], т.к. образующиеся на них плодовые тела оказываются под слоем почвы и их споры не могут инфицировать колос [135]. Однако противоположного мнения придерживаются Н.Д. Яценко [70] и В.А. Чулкина [126], они считают, что дополнительная передача возбудителей корневой гнили происходит через семена к растению системно и локально. Это зависит, в основном, от характера патогенного агента, его жизненного цикла. На проявление и развитие болезни, передаваемой через семена, влияют внешние и внутренние факторы. Внешние факторы включают условия окружающей среды и биотические факторы, а к внутренним относятся патогенность возбудителя и восприимчивость растения-хозяина. Изучение действия факторов внешней среды на возбудителей альтернариоза, фузариоза, гельминтоспориоза позволит разработать меры борьбы, ограничивающие распространение этих заболеваний [136]. Как отмечает В.И. Билай [5], известны насекомые, которые являются переносчиками грибных и других инфекционных заболеваний растений. Подобные случаи отмечены для трипсов и других насекомых как переносчиков *Fusarium*, так и других грибов - возбудителей колосовой гнили кукурузы и злаков.

1. 2 Биология возбудителей альтернариоза, гельминтоспориоза и фузариоза

Как уже отмечалось выше, возбудители корневой гнили и болезней зерна пшеницы наносят значительный вред посевам этой культуры [13, 15, 20]. Потери урожая от возбудителей альтернариоза, гельминтоспориоза и фузариоза могут в среднем достигать 5 – 25 % [62, 137 - 139], а в отдельные годы 50% и более [140 - 143]. Частота вспышек развития корневых гнилей составляет 3-4 года из 10 лет [62]. Вредоносность корневых гнилей зависит, прежде всего, от климатических условий года и местности, устойчивости выращиваемых сортов, степени соблюдения агротехнических мероприятий и, в первую очередь, севооборотов [90, 144].

Возбудители корневой гнили особенно вредоносны на ранних этапах развития пшеницы и снижают выносливость растений к неблагоприятным факторам среды [145]. Многие патогены находятся только в корнях и вызывают ослабление роста, пожелтение и даже гибель всего растения [86]. Паразитные микроорганизмы нарушают целостность растительных покровов, внедряются в организм и вызывают явное и скрытое его заболевание [146]. Гнили вызывают разрушение тканей различных органов, нередко первоначально проявляющееся в виде их побурения. Первичные симптомы проявляются в виде разрушения межклетников, распада ткани на клетки, в котором может принимать участие уже комплекс первичных и вторичных фитопатогенных организмов [137]. Вредоносность корневой гнили и болезней зерна проявляется в том, что пораженные растения отстают в росте, нередко гибнут в фазе всходов или же вегетируют до полной зрелости, но дают щуплые семена [70, 144, 147]. Фузариозная инфекция поражает корневую систему, основания стеблей, междоузлия, листья, колос и зерновки [71, 143]. Но в отношении патогенеза фузариозов еще существуют довольно противоречивые суждения. Одни исследователи

считают, что влияние грибов рода *Fusarium* на всхожесть семян связано с их видовым составом, другие указывают, что значение имеет не столько вид *Fusarium*, сколько условия заражения и развития инфекции [5].

Диаметрально противоположны результаты исследований по патогенности грибов рода *Alternaria*. На Украине, в Грузии, в Воронежской области РФ [148] доказана их вредоносность на зерновых культурах и на подсолнечнике. Для условий Казахстана, Красноярского края РФ и ряда других регионов показано, что эта группа грибов не влияет на посевные качества семян. Поражение яровой пшеницы гельминтоспориозной гнилью происходит на протяжении всего органогенеза. Это приводит к хроническому ингибированию роста растений. Потенциальный урожай снижается за счет всех главных элементов его структуры: числа продуктивных стеблей на единице площади, числа зерен в колосе, веса 1000 семян [149].

Следовательно, грибы родов *Alternaria*, *Fusarium*, *Helminthosporium* отличаются многообразием воздействия на ткани хозяина. Во-первых, эти патогены, поражающие семена, способны вызывать корневые гнили или сопутствовать при развитии этого заболевания и накапливаться в почве. По данным А.А. Бенкена и Л.К. Хацкевич [150], грибы рода *Fusarium* в почве (вне растительных остатков) могут формировать морфологические структуры, способствующие выживанию гриба. Так, было установлено прорастание конидий *Fusarium* с образованием хламидоспор. Этими же авторами показана возможность длительного существования *H. sativum* в почве в виде обычных для него конидий вне какого-либо субстрата. Во-вторых, они могут вызывать деструктивные изменения семян или их интоксикацию и снижать их посевные качества. В-третьих, патогены продолжают развитие при хранении (почти каждый по-разному), и некоторые из них, например грибы рода *Fusarium*, способны при этом к заражению здоровых семян [40].

При своей жизнедеятельности внутри тканей растения-хозяина паразит нарушает основу нормальной жизни растения, его обмен веществ, работу ферментов, с которыми связана устойчивость растений к болезни. У пораженных растений повышается активность фермента пероксидазы, что усиливает окисление органических веществ, а это отрицательно отражается на растительном организме. У больного растения понижена активность фермента каталазы, что говорит о снижении его устойчивости. В результате нарушения жизненных процессов, пораженные растения плохо растут и меньше накапливают растительной массы, резко снижается их продуктивность, а все это приводит к снижению урожая [52]. Паразитические и патогенные свойства возбудителя болезни зависят от его способности синтезировать вещества, токсичные для клеток растения-хозяина, а также от набора ферментов, при помощи которых грибок превращает содержимое клеток растения в доступную для себя форму [151]. Считают, что ферменты вызывают локальное разрушение клеток непосредственно в месте проникновения гриба в ткани хозяина, а патогенное действие токсинов чаще приводит к косвенным повреждениям в результате изменения интенсивности основного обмена в пораженном растении [152]. Проявление корневой и прикорневой гнили, по мнению ряда авторов [153, 154], в значительной мере обу-

словлено действием экстрацеллюлярных ферментов паразитов, разлагающих пектиновые вещества срединной пластинки клеточной оболочки.

Виды рода *Helminthosporium* обладают целлюлозолитической способностью и могут разрушать пектин и целлюлозу *in vitro*. Так, у *H. sativum* в искусственных условиях целлюлозолитическая активность проявляется более ярко, чем у других возбудителей корневой гнили [152]. О действии энзимных систем в естественных условиях отчасти свидетельствуют анатомические исследования, показавшие, что под влиянием гриба разрушаются корковые ткани корней пшеницы, но более глубоких разрушений при этом не было отмечено [155]. Патогены обладают способностью секретировать белки, которые эффективно ингибируют ферменты хозяина и для которых полисахариды клеточных стенок растений служат субстратом [86]. Для распространения в растении, перехода из зараженной клетки в незараженные, паразиту необходимо: подавить защитные свойства не отдельной клетки, а ткани; изменить метаболизм растения в нужную для паразита сторону; обеспечить ближний и дальний транспорт в растении. Например, поражение растений отдельными видами *Fusarium* влияет на изменение структуры ядерного аппарата клеток растений [5]. Гидролитические ферменты, разрушающие клеточную оболочку, не способны подавлять защитные потенциалы растения, поскольку это высокомолекулярные соединения, которые не мигрируют по растению.

Роль веществ, мигрирующих от места инфекции по растению, выполняют вивотоксины [86]. Они разрушают ткани растения, вызывают различного рода нарушения физиологических процессов, снижают количество и качество производимой продукции [156], а также делают их более доступными для патогена [152]. Первоначальным местом развития патогена и накопления токсина при болезнях генеративных органов растений является колосковый стержень. Последующее внедрение мицелия гриба в зерновку и колосковые чешуи сопровождается повышением образования в них токсинов [157]. Вместе с тем, при проращивании больных семян возбудители болезни могут активизироваться, отнимая у зародыша часть питательных веществ, и оказывают угнетающее действие на проросток, в результате чего образование проростков задерживается, они развиваются ненормально и нередко загнивают. Такое явление особенно часто отмечается у семян с низким абсолютным весом. Хорошо развитые, крупные семена, зараженные гельминтоспориозом, прорастают нормально [93]. Установлено, что культуральный фильтрат задерживает рост корней и проростков пшеницы и других злаков, но не вызывает некрозов тканей, которые служат характерным признаком при развитии гельминтоспориозной корневой гнили. Наряду с этим высказывается суждение, что некрозы могут быть вызваны действием токсинов. Имеются некоторые сведения об образовании в почве фитотоксинов фитопатогенными грибами. В почве происходит накопление фузариевой кислоты при заражении ее культурой *F. oxysporum*. Несмотря на то, что фузариевая кислота образуется в почве в очень небольших количествах, она может оказывать существенное влияние на растения и окружающую микрофлору почв [158]. Почвенные микромицеты, в том числе и патогенные, способны образовывать фитотоксины, угнетающие всхожесть семян, рост растений и снижение

урожая, а также вызвать почвоутомление [159, 160]. Очень многие токсины, например, такие, как фузариевая кислота (*F. oxysporum*), обладают сильным мембранотропным эффектом. Они индуцируют потерю метаболитов из клеток и их некрозы, влияют на трансмембранный перенос ионов и открывают устьица, вызывая увядание растений. Таким образом, у многих фитопатогенов вивотоксины имеют узкоспецифичные сайты действия (определенные ферменты); их неспецифичность обусловлена тем, что эти сайты имеются у большинства растений и часто являются ключевыми в метаболизме растений. Некоторые токсины (например, цератоульмин) бифункциональны наряду с токсичным для растения действием и несут иные функции, которые, возможно, являются первичными [86]. Все грибы – продуценты трихотеценовых микотоксинов – являются патогенами злаковых растений. Трихотеценовые микотоксины атакуют специфические мишени в клетках растений, направленно изменяя их метаболизм и генетическую активность [34].

За последние 10 лет в России и других зерносеющих странах отмечается резкое усиление поражения зерна и продуктов его переработки токсинообразующими грибами родов *Septoria*, *Myrothecium*, *Trichothecium*, *Mucor* и особенно *Alternaria* (в развитых странах до 60% собираемого зерна поражено грибами различных видов этого рода). Наиболее опасными фитопатогенными токсинообразующими грибами являются виды рода *Fusarium*, которые обитают в почве и являются источником корневых гнилей и инокулюма для заражения стебля и генеративных органов растений злаковых. Грибы рода *Fusarium* продуцируют более 150 трихотеценовых и около 40 других микотоксинов [34]. Главная особенность и опасность возбудителей фузариозов зерновых культур заключается в их особенности накапливать микотоксины в продукции, среди них, такие как дезоксиниваленол (ДОН), ниваленол, Т-2 токсин, зеараленон, фумонизины [158]. Воздействие фузариотоксинов на ферментные и генетические системы растительной клетки выражается в изменении жизненно важных процессов. Так, Ф-2 может резко ускорять яровизацию зерна злаковых и вызывать аномальный рост и развитие проростков, а также определять скорость развития колоса [161, 162]. Грибы рода *Fusarium* не являются облигатными паразитами, это полусапрофиты, т.е. патогены, ведущие в основном паразитический образ жизни, а при неблагоприятных условиях сохраняющиеся в поверхностных слоях почвы несколько лет без растения-хозяина, питаясь не минерализованными растительными остатками [163]. Зерно, зараженное токсиногенными грибами и загрязненное микотоксинами, резко снижает биологическую полноценность, безопасность и посевные качества. Наблюдается высокая частота штаммов – суперпродуцентов дезоксиниваленола (ДОН), зеараленона (Ф-2) и фумонизинов в популяциях *F. graminearum* и *F. moniliforme*. Особую опасность вызывает нарастающее загрязнение зерна пшеницы и кукурузы новыми опасными канцерогенными микотоксинами фумонизинами при поражении растений *F. moniliforme*. В России за последние пять лет оно увеличилось с 10 до 75%. Зараженное зерно часто не отличается от здорового, что затрудняет его выявление. Этот гриб поражает все виды злаковых культур и пастбищные травы [164].

О токсических свойствах *H. sativum* имеются сведения, в основном, в зарубежной литературе. В частности, известно, что его культуральный фильтрат обладает неспецифическим токсическим действием и в равной мере может угнетать всходы пшеницы, ячменя, проса и овса. Из японского изолята гриба было выделено вещество, которое получило наименование гельминтоспориол ($C_{15}H_{22}O_2$) и идентифицировано как мононасыщенный, бициклический полуторный пиноид с двумя альдегидными группами [152]. Образуемые грибами рода *Alternaria* микотоксины альтернариол, тенуазоновая кислота и другие вещества, по токсичности не уступают фузариотоксинам и афлатоксинам [165]. Тентоксин - токсин гриба *A. tenuis* (син. *A. alternata*), циклический тетрапептид, вызывающий хлороз, вследствие связывания с сопрягающим фактором (CFI) и ингибирования фотосинтетического фосфорилирования [88].

Виды рода *Fusarium*, поражающие генеративные органы, не только заражают зерно и загрязняют его микотоксинами в период вегетации, но и продолжают свое развитие при хранении зерна, многократно увеличивая содержание в нем фузариотоксинов [34]. Токсинообразующие микромицеты, развиваясь на пищевых и кормовых субстратах, снижают пищевую и кормовую ценность последних и могут вызывать заболевания человека и сельскохозяйственных животных. В связи с этим всестороннее изучение этой группы грибов, условий роста и токсинообразования, а также распространения их в природе заслуживает внимания [166, 167]. Употребление в пищу зараженного грибами *Fusarium* зерна вызывает токсикоз, проявляющийся в нарушении координации движения, сонливости [168]. Поражение семян хлебных злаков грибом *F. graminearum* вызывает отравление. Образование токсинов в зерне происходит при перезимовке зерна под снегом и при хранении в условиях повышенной влажности. Употребление в пищу такого зерна вызывает болезненные явления [168].

Возбудители альтернариоза, гельминтоспориоза и фузариоза обладают рядом морфологических особенностей. Наличие гетерокариозиса у грибов делает их весьма лабильными в генетическом отношении и обуславливает их высокую адаптивность к условиям окружающей среды. Многократная смена конидиальных спороношений и смена половых и бесполовых циклов способствует увеличению жизнедеятельности грибов, так как каждое спороношение приводит к образованию большого числа спор, что, в свою очередь, способствует быстрому заселению субстрата и закреплению популяции на нем. По мере истощения субстрата метаболизм гриба замедляется, и образуются хламидоспоры или другие покоящиеся клетки. Превращение мицелия в покоящиеся клетки позволяет им переносить неблагоприятные условия или перемещаться с одного субстрата на другой, так как споры грибов имеют ряд приспособлений для рассеивания [5, 167]. Установлено, что опухоловеподобные образования у микроорганизмов индуцируются углеводами и возникают спонтанно при старении на поздних стадиях онтогенеза в виде вторичных с мозговидной складчатостью разрастаний, состоящих из интенсивно делящихся клеток [169]. Продолжительность выживания мицелия фитопатогенов в значительной мере обусловлена их индивидуальной восприимчивостью к лизогенным агентам. Так, гифы *F. solani* лизируются значительно медленнее, чем гифы *H. sativum* [170]. Исследова-

тели выявили, что наличие меланина коррелирует с устойчивостью грибов к лизису [171].

Значительную роль в биологии размножения и сохранения отдельных видов рода *Fusarium* играют микроконидии. Наличие или отсутствие микроконидий и их форма являются также отличительным признаком отдельных секций и видов. Микроконидии в морфологическом отношении менее дифференцированы по сравнению с макроконидиями. Виды *Fusarium* обладают широким диапазоном приспособительных реакций. Это обуславливает их сапрофитную фазу роста в почве ризосферы, на мертвых клетках и затем на поверхности корней, а при ослаблении растений воздействием многих неблагоприятных факторов - переход к паразитированию на их тканях или росту в их органах (например, сосудах), возникновению вирулентных рас, адаптированных к преимущественному поражению определенных растений. Последнее обуславливает разнообразный характер патологических изменений растений при поражении их разными видами этого рода [5]. Хламидоспоры *F. oxysporum* окружены толстым слоем полупрозрачного матрикса, включающего электронно-плотные гранулы, подобные тем, которые накапливаются во внешнем слое трехслойной клеточной стенки при их созревании. При прорастании хламидоспор он разрывается [172 - 174]. Грибы, преодолевая силы фунгистазиса, растут, морфологически изменяясь. Исследователи предположили, что конидии *H. sativum*, содержащие внутриклеточные хламидоспоры, способны выживать при неблагоприятных условиях в почве [175]. При этом авторы выделили 3 типа прорастания конидий по морфологии ростковых трубок: клетки толстые, протопласты отделены от клеточной стенки; клетки разбухали с образованием гранулярного протопласта; клетки почти не разбухали, но наблюдалась высокая вакуолизация протопласта. Грибы рода *H. sativum* способны формировать хламидоспоры под действием растительных вытяжек перца красного, хрена [176].

В связи с гетероморфностью мицелиальных грибов в современных условиях проводятся молекулярно-генетические исследования, которые вызвали необходимость объединения некоторых узкоспециализированных видов в один. В результате были объединены виды грибов из рода *Alternaria*, поражающие грушу, яблоню, землянику и др., в вид *A. tenuis* [86]. Так, у гриба *A. kikuchiana* пигмент является основным компонентом наружного слоя клеточных стенок конидий, которые разрываются при прорастании. Дополнительной формой защиты у ряда темнопигментных грибов (*Alternaria*, *Epicoccum*, *Stemphylium*) считают образование многоклеточных спор, в результате чего поверхностные клетки принимают на себя весь световой удар [177]. Конидии *H. sativum*, *H. oryzae* и *H. maydis* содержат пигмент в наружном слое клеточной стенки и на ее поверхности. Структура слоя у конидий альбиномутанта, полученного γ -облучением, отличалась от исходной только отсутствием электронно-плотного материала [178 - 180]. То же самое отмечено для белой формы *A. brassicicola*. Клеточные стенки молодых конидий гриба «дикого типа» довольно тонки и несут только отдельные гранулярные электронно-плотные отложения, концентрирующиеся в ее наружном слое. С течением времени интенсивное отложение пигмента при созревании конидий делает этот слой совершенно непрозрачным для электронов. Было показано, что многоклеточные конидии альбино-

мутанта более хрупки, чем конидии исходной формы, и значительно легче разрушаются (распадаются) даже в водных препаратах для микроскопических исследований. При нагревании же в растворе $ZnCl_2-ZnI_2$ они просто полностью растворяются [181 - 182]. Из этих наблюдений авторы делают вывод о вкладе меланина в структурную целостность конидий и в защиту их клеточных стенок от лизиса. У *Drechslera sorokiniana* пигмент появляется при созревании конидий во вторичном слое стенки конидиогенной клетки и быстро формирует кольцевую структуру, которая, как полагают, служит для поддержки созревающей конидии, имеющей в этом состоянии весьма значительные размеры (120000 нм в длину и 28000 нм ширину). Клеточная стенка конидии также со временем пигментируется в своей наружной части, тогда как внутренний слой не темнеет, а утолщается [183]. *Dr. sorokiniana* Sacc. Subram, sin: *H. sativum* Pam., King et Bakke, *B. sorokiniana* (Sacc). Shoem. Конидиеносцы выступают из пораженной ткани через устьица или эпидермис, одиночные или в пучках по 2-3, до 220 мкм толщиной, хорошо развитые, на каждом из которых формируется по одной конидии. Конидии с 5 - 13 ложными перегородками, ладьевидные или удлинено-яйцевидные, с закругленными концами, иногда слегка изогнутые, несимметричные, телеоморфа - *Cochliobolus sativus* (Ito et Kuribay.) Drechs. et Dastur. Семейство *Tuberculariaceae* - Туберкуляриевые. Род *Fusarium* Lk: Fr. - Фузарий. Диагностическое значение имеют размеры макроконидий, характер их изогнутости, форма верхней клетки, наличие ножки у основания, количество перегородок. Типичной является эллипсоидальная изогнутость макроконидий. Ножка у основания макроконидий обычно четко выражена, а у некоторых видов она отсутствует. Количество перегородок в макроконидиях большинства видов 3 - 5, реже - 5 - 7 [184].

Несмотря на разнообразные способы вегетативного и бесполого размножения микроскопических грибов класса *Deuteromycetes*, было обнаружено наличие у некоторых видов способности к гетероталлизму - «эквиваленту» полового размножения. На мукоровых грибах впервые было открыто явление гетероталлизма, т.е. среди грибов были обнаружены раздельнополые виды. У многих мукоровых грибов, выращенных из одной споры, не образуется зигот. Они развиваются только при встрече двух мицелиев, при этом не всяких, а только некоторых хотя и одинаковых по внешности, но отличных в половом отношении [158]. Например, гифы отдельных штаммов сливаются с гифами лишь некоторых других. Поскольку для гриба *Thanotephorus cucumeris* (полифаг) взаимная миграция ядер через гифальные анастомозы - единственный путь обмена генетической информацией, неанастомозирующие штаммы представляют собой генетически обособленные биологические виды. Их называют анастомозными группами (АГ) с порядковыми номерами [88]. В настоящее время выявлено наличие гетероталлизма у грибов рода *Bipolaris*, *Alternaria*, *Fusarium* [185]. Есть сведения о генетической совместимости и поведении моноконидиальных и моноаскоспоровых изолятов некоторых видов *Helminthosporium*, поражающих злаки. По их данным, моноспоровые изоляты *H. maydis*, *H. oryzae*, *H. bicolor*, *H. carbonum*, *H. tetramera*, *H. hawaiiense*, *H. nodulosum* оказались гетероталличными и при высеве на стерилизованные кусочки листьев кукурузы, заложенные на питательный агар Сакса при pH 4, за исключением неко-

торых изолятов *H. oryzae*, *H. nodulosum*, которые образовывали перитеции. Перитеции также образовывались при некоторых межвидовых скрещиваниях [186]. Штаммы микроорганизмов с различными типами обмена веществ в смешанной культуре оказывают определенное влияние друг на друга, в частности, отмечается активация ряда биохимических процессов. Влияние продуктов метаболизма одного организма на другой в смешанных культурах может осуществляться, по крайней мере, двумя путями: образовавшиеся продукты обмена одного организма могут быть использованы другим организмом в качестве источника азота, углерода или иного компонента или же в качестве предшественника биосинтеза какого-то соединения; в смешанных культурах может иметь место такое положение, когда одна ферментативная реакция, осуществляемая одним из микроорганизмов, может служить естественным продолжением другой энзиматической реакции, свойственной другому компоненту смешанной культуры. В других случаях активация биохимических процессов может происходить в результате проявления определенных антагонистических взаимоотношений между организмами, находящимися в смешанной культуре [187]. Есть указания на то, что при совместном культивировании актиномицетов и микроскопических грибов могут возникать своеобразные гибриды этих организмов. Взаимоотношения грибов с другими микроорганизмами проявляется не только в случае хорошо развитого мицелия, но и на стадии прорастания спор. Однако, иногда колонизация мицелия микроорганизмами заканчивается лизисом мицелия, тогда отношения между ними становятся паразитическими. Наличие меланинов в клеточной стенке грибов существенно препятствует ее лизису [158].

1. 3 Меры борьбы с фитопатогенными грибами, возбудителями болезней зерновых культур

Как видно из выше представленных данных, грибные заболевания растений пшеницы, в частности, корневые гнили, «черный зародыш», фузариозы колоса, вызываемые патогенными грибами родов *Alternaria*, *Fusarium*, *Bipolaris*, наносят огромный ущерб сельскому хозяйству, поэтому разработка мер борьбы с ними имеет большое государственное значение.

Одно из ведущих мест в защите растений от болезней, инфекция которых сохраняется в почве и на растительных остатках, занимает агротехнический метод [188]. Различные элементы и приемы агротехники - севообороты, внесение органических и минеральных удобрений, механическая обработка почвы и т.д., резко изменяя физические и химические условия в почве, оказывают сильное воздействие на микрофлору, в том числе и фитопатогенную [189]. Однообразие агротехнического фона на больших массивах однотипных культур значительно усиливает опасность массового размножения вредных видов (особенно вирусов, грибов, нематод, вредителей), а также появления их более агрессивных форм вследствие лучших условий для распространения грибной и вирусной инфекции [190]. Так, бессменные или часто повторяющиеся посевы одноименных или близко-родственных зерновых культур на целинных землях привели к повсеместному заражению почвы и к сильному развитию гельминтоспориозной корневой гнили яровой пшеницы и ячменя