

Документ подписан простой электронной подписью

Информация о владельце:

ФИО: Куижева Саида Казбековна

Должность: Ректор

Дата подписания: 12.05.2023 16:32:14

Уникальный программный ключ:

71183e1134ef9cfa69b206d480271b3c1a975e6f

МИНИСТЕРСТВО ОБРАЗОВАНИЯ И НАУКИ РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ

ГОСУДАРСТВЕННОЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ

ВЫСШЕГО ОБРАЗОВАНИЯ

«МАЙКОПСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ ТЕХНОЛОГИЧЕСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ»

Факультет аграрных технологий

Кафедра агрономии

ДАГУЖИЕВА З.Ш.

ЛЕКЦИИ ПО ФИТОПАТОЛОГИИ

Учебное пособие

для аспирантов сельскохозяйственного направления

Майкоп, 2015

УДК 630.44 (07)
ББК 44.7
Д-14

Печатается по решению Научно-технического совета ФГБОУ ВО «Майкопский государственный технологический университет».

Р е ц е н з е н т ы :

доктор сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник
Майкопской станции ВИР **Барсукова О.Н.**,
доктор сельскохозяйственных наук, профессор **Бандурко И.А.**

А в т о р – к. с.-х. н., доцент **Дагужиева З.Ш.**

ЛЕКЦИИ ПО ФИТОПАТОЛОГИИ. Учебное пособие для аспирантов сельскохозяйственного направления. – Майкоп: изд-во МГТУ, 2015. –76 с.

В учебном пособии приведено описание наиболее распространенных болезней сельскохозяйственных растений, их биология и меры защиты.

Учебное пособие предназначено для аспирантов сельскохозяйственно-го направления.

За стилистику и орфографию ответственность несет автор.

© Дагужиева З.Ш.,
Майкоп, 2015

ВВЕДЕНИЕ

Наука о болезнях растений и способах борьбы с ними называется *фитопатологией* (от греч. Phytos – растение, pathos – страдание, logos – учение). В задачу фитопатологии входят изучение болезней растений, вызываемых фитопатогенами, а также воздействием неблагоприятных факторов окружающей среды, выращивание устойчивых сортов, разработка способов защиты растений от болезней, агротехнических приемов, биологических, химических, физико-механических и карантинных методов.

Фитопатологию подразделяют на *общую и сельскохозяйственную*. *Общая фитопатология* исследует биологию возбудителей болезни, причины и условия возникновения, закономерности развития и распространения заболеваний, их массовых вспышек (эпифитотий), разрабатывает методы кратковременного и долгосрочного прогнозов развития болезней, а также защиты растений. *Сельскохозяйственная фитопатология* изучает болезни конкретных культур с рассмотрением видового состава возбудителей каждой из них, симптомы заболеваний, приемы защиты.

Фитопатология тесно связана с анатомией и физиологией растений, микологией, микробиологией, вирусологией, генетикой, селекцией и растениеводством, химией, физикой и другими естественными науками. Развитие фитопатологии как науки привело к обособлению таких отраслей знания, как этиология, изучающая причины заболеваний, фитоиммунология, исследующая устойчивость растений к болезням, эпифитотиология, рассматривающая закономерности проявления болезней и причины их массового развития.

Известно немало случаев массового развития различных заболеваний сельскохозяйственных растений. Нередко это влекло за собой трагические последствия. В результате развития ржавчинных болезней пшеницы и других зерновых культур потери урожая часто составляют 30..40%, от корневых гнилей в эпифитотийные годы теряется 50% урожая и даже больше.

Требуется всестороннее изучение биологии и экологии основных групп возбудителей болезней, закономерностей развития эпифитотий, совершенствование методов прогнозирования, дальнейшее исследование важнейших аспектов иммунитета и разработка более действенных способов защиты растений. Наиболее эффективной и удовлетворяющей требованиям охраны окружающей среды считается интегрированная защита растений, ориентированная не на абсолютное истребление отдельных видов вредных организмов, а на сдерживание их накопления на экономически неощутимом уровне с незначительными отрицательными последствиями для окружающей среды.

Высокая эффективность любого способа защиты растений от болезней может быть достигнута лишь при глубоком знании процессов, обуславливающих характер развития заболевания.

ТЕМА 1. ПОНЯТИЕ О БОЛЕЗНЯХ РАСТЕНИЙ

1. Симптомы и типы болезней.

2. Классификация болезней.

Болезнь растения – это нарушение нормального строения и обмена веществ клеток, органов и целого растения под воздействием фитопатогенов, неблагоприятных условий внешней среды, механических повреждений и др.

Развитие заболевания зависит от особенностей растения, патогенного организма и условий окружающей среды. Болезнь может вызвать гибель как отдельных органов, так и всего растения, посевов, насаждений. Фитопатоген, проникая в растение, воздействует на клетки при помощи продуктов своего обмена веществ, использует их питательные вещества и может распространяться по всему растению, нарушая нормальный процесс его жизнедеятельности.

Растение как среда обитания также оказывает определенное воздействие на патоген. В результате под влиянием окружающей среды создается самостоятельный биологический комплекс с характерными для него закономерностями развития. Каждой группе возбудителей болезней присущи свои специфические способы воздействия на растение – с помощью токсинов, ферментов, физиологически активных веществ.

Под воздействием фитопатогена в растительном организме происходят различные изменения физиологических процессов. Это может проявляться в нарушении фотосинтеза, ферментативных процессов, целостности и полупроницаемости клеточных мембран, осмотического давления, дыхания, углеводного и белкового обменов и других физиологических и биохимических процессов. Такие нарушения неизбежно влекут за собой анатомо-морфологические изменения всего растения или отдельных его органов, проявляющиеся в виде некротических пятен, гнилей (сухих или мокрых), опухолей, наростов, деформации цветков, плодов или листьев и т.д.

Нарушение роста растений проявляется чаще всего в их угнетении. Некоторые фитопатогены вызывают у растений образование галлов, вздутий, наростов, могут вызывать гипертрофию (увеличение размера и изменение формы клеток), гиперплазию (увеличение количества клеток), гипоплазию (уменьшение количества и размера клеток), некроз (отмирание отдельных клеток или участков ткани), мацерацию (размягчение и распад ткани). И физиологические, и анатомо-морфологические изменения влияют на продуктивность растений – резко снижается урожайность или ухудшается качество продукции.

1. Симптомы и типы болезней. Симптомы проявления болезни зависят от причины, вызвавшей заболевание, и характера воздействия, которое болезнь оказывает на растение. Болезни, проявляющиеся на небольших участках и не распространяющиеся по всему растению или большей его части, называются *местными* или *локальными*. Если возбудитель поражает сосудистую систему или обширно распространяется по тканям внутри растения, болезнь называют *общей*, или *диффузной*.

Разнообразные признаки проявления болезней – и инфекционных, и неинфекционных – можно объединить в несколько типов.

Пятнистости или некрозы – тип проявления болезни, характеризующийся образованием на пораженных органах растений (листьях, плодах, стеблях) пятен разной формы – округлой, угловатой, удлиненной, измененной

окраски (желтой, красной, бурой, черной и т.д.), в дальнейшем состоящих преимущественно из отмерших клеток. Пятна могут возникнуть в результате поражения растений грибами, бактериями, вирусами. Бывает и так, что клетки растения отмирают в результате защитной реакции растительного организма на внедрение патогена или неблагоприятные воздействия химических и физических агентов (солнечные ожоги, нарушение питания растений и т.д.).

Увядание – проявление болезни, характеризующееся пониклостью листьев, ветвей и других органов в результате потери тургора клеток и тканей. Чаще всего является следствием закупорки сосудистой системы растений возбудителем болезни или некроза стенок сосудов под действием токсинов, выделяемых фитопатогенами (бактериальный рак томата, вертициллезное увядание технических, овощных, плодовых и ягодных культур), а также возникает от некоторых неблагоприятных внешних факторов (недостаток влаги, высокая температура и др.).

Налет обнаруживается на поверхности пораженных органов и представляет собой мицелий и спороношение гриба. Характерный пример налета – болезни, называемые мучнистыми росами. На пораженных органах растений (пшеницы, овса, клевера, гороха, свеклы и других культур) появляется белый или слегка рыжеватый налет. Он образуется также при поражении свеклы, подсолнечника, капусты и других культур ложными мучнистыми росами, а также при развитии таких заболеваний, как серая гниль подсолнечника, бурая пятнистость томата.

Пустулы – это скопление спороношения грибов (главным образом вызывающих ржавчину). Пустулы образуются под эпидермисом, который затем разрывается, и на поверхности пораженного органа растения появляются «подушечки» спор.

Гнили – такой тип проявления болезни, когда зашиванию подвергаются все части растений, но главным образом богатые водой и запасными питательными веществами (корнеплоды, плоды, клубни, луковицы и т.д.). Гнили могут быть мокрыми, сухими и твердыми. При *мокрых* гнилях разрушаются не только клеточные оболочки, но и внутреннее содержимое клеток (мокрая бактериальная гниль картофеля и др.). При *сухих* гнилях (фузариозная гниль картофеля, фомозная гниль моркови и др.) происходит разрушение межклеточных веществ и оболочек клеток, ткани теряют структуру, превращаясь в порошкообразную или волокнистую массу. При *твердой* гнили клетки отмирают, а ткань не размягчается (фитофторозная гниль клубней картофеля и др.).

Опухоли, или наросты – это разрастание пораженной ткани под влиянием возбудителя болезни. Они образуются на различных органах растений: корнях (кила капусты), клубнях (рак картофеля), корнеплодах (рак корня свеклы) и т.д. Опухоли возникают в результате гипертрофии или гиперплазии пораженных клеток. Иногда эти процессы протекают одновременно. Образование опухолей – частое проявление болезней, вызываемых грибами, бактериями, вирусами.

Деформация – изменение формы отдельных органов или всего растения в результате поражения фитопатогенами или воздействия абиотических факторов. Деформация проявляется в виде скручивания, морщинистости, курчавости или нитевидности листьев, махровости цветков, уродливости плодов и т.д. Деформация побегов обычно сопровождается повышенной ветвистостью, образованием множества тонких мелких побегов («ведьмины метлы»). Деформация часто возникает из-за нарушения поступления в растения питательных веществ или оттока продуктов фотосинтеза, неравномерного роста различных элементов ткани и т.д.

Мумификация – тип заболевания растений, при котором пораженная ткань того или иного органа растения пронизывается мицелием гриба, усыхает, темнеет, становится плотной. Примеры мумификации – сухая гниль картофельных клубней, плодовая гниль и др.

Разрушение пораженной ткани (головня) – тип проявления болезни, характеризующийся образованием большого количества спор. Отмечается при поражении злаков различными видами головни (твердой, пыльной, стеблевой и др.).

Изменения окраски возникают из-за нарушений деятельности хлоропластов и низкого содержания хлорофилла в листьях. Проявляются в виде пожелтения или осветления листьев (хлороз) или отдельных участков листа (мозаика). Причины изменения окраски: плохая обеспеченность питательными веществами (как макро-, так и микроэлементами) или поражение вирусами.

Иногда признаки проявления болезней, или симптомы поражения, похожи, хотя и вызваны разными причинами. Например, хлороз может быть инфекционным, вызванным вирусами или фитоплазменными организмами, и неинфекционным, связанным с недостатком в почве некоторых микроэлементов (железа, цинка, меди и др.). Причиной мозаичной расцветки листьев может быть не только дефицит марганца, но и вирусное заболевание.

Увядание растений может быть вызвано неблагоприятными условиями внешней среды (засуха, повреждение корней и др.), поражением сосудистой системы грибами, бактериями.

Сходство признаков, вызванных разными причинами, получило название **фитопатологической конвергенции**. Это явление необходимо учитывать при диагностике заболеваний для правильного выбора защитных мероприятий.

2. Классификация болезней. Для достоверной диагностики и выбора наиболее эффективной защиты болезни растений классифицируют, или систематизируют, по совокупности тех или иных признаков.

Наиболее удачной считается классификация болезней растений по экологическому принципу, учитывающему причины, вызывающие заболевание. По этой классификации все болезни растений делят на две группы: *неинфекционные (непаразитарные)* и *инфекционные (паразитарные)*.

Неинфекционные болезни возникают в результате воздействия на растения неблагоприятных факторов внешней среды: температуры, влажности воздуха или почвы, недостатка или избытка питательных веществ и т.д. Неинфекционные болезни не способны распространяться от растения к растению.

Среди неинфекционных болезней выделяют болезни, причиной которых служат отдельные абиотические факторы (болезни недостатка питательных веществ, болезни, вызываемые неблагоприятными температурами, и т.д.).

Инфекционные болезни вызывают патогенные организмы: грибы, бактерии, вирусы, вириды, фитоплазмы, цветковые растения-паразиты. Выделяют болезни, вызываемые определенными группами грибов или бактерий (болезни, вызываемые головневыми, ржавчинными грибами, оомицетами).

Для практических целей болезни классифицируют по культурам (пшеница, картофель, свекла, лен) или по группам сходных культур (зерновые, зерновые бобовые, кормовые бобовые и т.д.).

Иногда болезни подразделяют по приуроченности к тем или иным органам или фазам развития растений: болезни плодов, болезни семян, болезни всходов и т.д. Существуют и другие принципы классификации болезней растений.

ТЕМА 2. НЕИНФЕКЦИОННЫЕ БОЛЕЗНИ

1. *Болезни, вызываемые недостатком питательных веществ.*
2. *Вредное влияние избытка отдельных элементов.*
3. *Болезни, вызываемые неблагоприятными температурами воздуха и почвы.*
4. *Болезни, вызываемые недостатком или избытком влаги в воздухе и почве.*
5. *Болезни, вызываемые загрязнением окружающей среды.*
6. *Лучевые болезни растений.*
7. *Сопряженные болезни.*

Для неинфекционных болезней характерны следующие особенности:

- *причиной заболевания служат абиотические факторы окружающей среды, которые нарушают те или иные физиологические, биохимические функции растений, вызывающие патологический процесс;*
- *признаки болезней на растениях проявляются одновременно, массово в пределах всего поля, сада, теплицы и т.д.;*
- *болезни не передаются от растения к растению, их развитие можно приостановить, исключив действие неблагоприятного фактора.*

Наиболее частые причины неинфекционных болезней растений – недостаток или избыток питательных веществ в почве, влаги в воздухе, неблагоприятные высокие или низкие температуры, механические повреждения, загрязнение окружающей среды вредными для растений веществами и т.д.

1. Болезни, вызываемые недостатком питательных веществ. Для нормального роста, развития и формирования урожая растениям необходимы углерод, кислород, водород, азот, сера, фосфор, калий, кальций, магний, железо, бор, марганец, медь, цинк, молибден и другие элементы. Потребность растений в этих элементах зависит от биологических свойств растений и почвенно-климатических условий. Значение каждого из элементов питания строго специфично, поэтому ни один из них не может быть заменен другим.

Недостаток того или иного элемента питания может вызвать серьезные нарушения в развитии растений, которые проявляются в виде характерных симптомов. Симптомы могут быть довольно четкими, специфичными, но могут быть и нехарактерными. Внешне это выражается не только в изменении общего вида растения (недоразвитость, карликовость и т.д.), но и в проявлении характерных для данного вида голодания симптомов – некрозов на листьях, изменении окраски определенных органов и т.д.

Голодание растений не всегда бывает вызвано отсутствием или недостаточным содержанием того или иного элемента в почве. Доступность элементов питания зависит от их формы, почвенных условий (кислотности, влажности, буферных свойств), состава микрофлоры, что необходимо учитывать при диагностике и проведении защитных мероприятий.

Углерод усваивается под влиянием солнечной энергии в основном в виде диоксида (CO₂). Комплексное внесение в почву минеральных и органических удобрений способствует увеличению продуцирования CO₂. Припочвенный слой воздуха может также обогащаться диоксидом углерода при известковании кислых почв и внесении мочевины и других удобрений, содержащих карбонаты.

Растения получают энергию в результате биологического окисления пластических веществ кислородом, поступающим в растение в процессе дыхания. При недостатке кислорода поглощение солей корнями растений ухудшается. Процессы взаимосвязанного превращения азотных соединений, углеводов и органических кислот в растениях определяются интенсивностью дыхания. Кислород участвует в минерализации органических веществ, завершающей биологический круговорот элементов питания, переводя их в доступное для растений состояние.

Наряду с кислородом водород активно участвует в биологических процессах гидролиза и синтеза, окисления и восстановления. Источником водорода, необходимого для синтеза растениями органических соединений, служит вода. Ионы водорода принимают участие в обмене веществ клетки, а также в процессе поступления анионов и катионов различных солей из питательной среды в растения.

Азот входит в состав белков, хлорофилла, алкалоидов, фосфатидов и других органических соединений. Это наиболее важный питательный элемент для всех растений.

Недостаток азота приводит к уменьшению количества хлорофилла, растения отстают в росте, листья становятся мелкими и приобретают бледно-зеленую окраску, образуются короткие и тонкие побеги. При остром азотном голодании плоды мелкие, иногда преждевременно осыпаются. Урожайность резко снижается, содержание протеина уменьшается, качество продукции ухудшается. Неблагоприятное влияние дефицита азота усиливается при высокой кислотности почвы. Источником азота для растений могут служить минерализованные фракции почвенного гумуса, органических удобрений и растительных остатков. Основным источником азота в почве – перегной (гумус). Содержание азота в гумусе составляет около 5%.

Фосфор входит в состав нуклеиновых кислот, нуклеопротеидов, фосфолипидов, ферментов, витаминов. Процессы дыхания, фотосинтеза, синтеза сложных азотсодержащих органических веществ протекают при непосредственном участии фосфорной кислоты. Фосфор способствует повышению холодостойкости растений, ускорению их развития и созревания, улучшению развития корней, их глубокому проникновению в почву, а также улучшению снабжения растений питательными веществами и влагой. Главный источник фосфорного питания – минеральные соединения фосфора в почве.

Недостаток фосфора приводит к замедлению развития растений и образования репродуктивных органов. На листьях или их жилках появляются красноватые, фиолетовые пятна или полосы. Например, у картофеля развивается железистая пятнистость, или ржавость, клубней. При этом на разрезе видны ржавые (красновато-коричневые) пятна, содержание крахмала и аскорбиновой кислоты значительно снижается. У бобовых культур дефицит фосфора вызывает недоразвитость семян.

Симптомы фосфорного голодания могут быть вызваны недоступностью соединений фосфора для растений. Особенно четко это проявляется на кислых и тяжелых почвах и почвах с высоким содержанием железа. Дефицит фосфора устраняют, проводя подкормки фосфорными минеральными удобрениями (в виде простого, двойного гранулированного суперфосфата, фосфоритной муки и комплексных удобрений).

Калий играет в жизни растений существенную роль. Он улучшает обмен веществ, способствует увеличению устойчивости растений к засухе. При

достаточном содержании калия в листьях образуется много сахаров, благодаря чему повышается осмотическое давление клеточного сока и увеличивается устойчивость растений к легким заморозкам. Применение калийных удобрений приводит к увеличению накопления сахаров в корнеплодах свеклы и других культур, крахмала – в клубнях картофеля.

При дефиците калия рост растений угнетается, побеги и стебли развиваются слабо, часто растения преждевременно погибают. Старые листья желтеют, ткань постепенно отмирает, особенно по краям. Развивается так называемый краевой «ожог». При сильном калийном голодании побурение охватывает почти всю пластинку листа.

Калийное голодание усиливается при избыточном внесении в почву кальция и магния и при известковании кислых почв.

Недостаток *магния* проявляется в виде межжилкового хлороза, который почти всегда начинается на нижних листьях. Это связано с оттоком магния в молодые верхние листья, где идет образование хлорофилла. Жилки и прилегающие к ним ткани сохраняют при этом зеленую окраску. Участки, удаленные от жилок, становятся в зависимости от вида и сорта растений желтыми, оранжевыми, красными, фиолетовыми и т.д.

Магний в почву лучше всего вносить в виде магнийсодержащих известковых удобрений.

Кальций содержится во всех растительных клетках. Он усиливает обмен веществ в растениях, влияет на активность ферментов.

Недостаток кальция проявляется главным образом в ухудшении развития корней. На корнях при этом не образуются корневые волоски, рост корней замедляется. При остром дефиците кальция они отмирают, начиная с кончиков, наблюдается чрезмерная ветвистость корней, при этом на некотором расстоянии от верхушек на живой ткани корня развивается множество новых корешков. Надземные органы страдают при очень резком недостатке кальция: замедляется рост, мельчают листья, образуются некротические пятна.

При внесении извести на кислых почвах улучшаются физико-химические свойства почвы, а также питание растений кальцием.

Марганец содержится в растениях в очень малых количествах, однако рост, развитие и формирование урожая сельскохозяйственных растений без него невозможны. Этот элемент принимает участие в фотосинтезе и других физиологических процессах, входит в состав многих рибосом и хлоропластов, а также ферментов.

При недостатке марганца не образуется хлорофилл, листья становятся пестрыми из-за мелких светло-желтых пятен, жилки остаются зелеными. На более поздних фазах онтогенеза признаки дефицита марганца напоминают признаки недостатка железа. При резком дефиците наблюдается низкорослость, иногда отсутствует прирост. Недостаток марганца чаще всего отмечается на щелочных и нейтральных почвах, богатых перегноем, а также при нехватке влаги.

Несмотря на ничтожное содержание в растениях железа, физиологическое значение его очень велико. *Железо* входит в состав ферментов, участвующих в дыхании и восстановлении нитратов. Дефицит железа проявляется в виде хлороза листьев, главным образом на многолетних растениях – яблоне, груше и др., в виде нарушения фотосинтеза, замедления роста и развития. Наиболее распространен на карбонатных почвах, где железо находится в недоступной для растений форме.

Цинк входит в состав ферментов и усиливает их активность, участвует в белковом, углеводном, фосфорном обменах веществ. При резком дефиците цинка нарушается процесс образования хлорофилла, появляется пятнистый хлороз листьев, листья приобретают красновато-бронзовую окраску.

Цинковое голодание растений обнаруживается на почвах, богатых известью, где содержится мало подвижных форм цинка. Подкисление таких почв способствует увеличению содержания этого элемента в подвижных формах.

Бор концентрируется в молодых листьях и генеративных органах растений. Он активизирует процессы окисления и фотосинтеза. При недостатке бора нарушается перемещение ассимилятов из листьев и замедляется процесс фотосинтеза, нарушаются цветение и оплодотворение растений, появляются пустоцветы, иногда опадают завязи. Урожай семян снижается. Особенно чувствительны к недостатку этого элемента свекла, лен, подсолнечник, цветная капуста.

Недостаток бора испытывают растения, выращиваемые на карбонатных почвах, а также при внесении извести в высоких дозах.

Медь входит в состав некоторых ферментов, молекул белка. В оптимальных концентрациях медь способствует образованию и сохранению хлорофилла в листьях.

Недостаток меди приводит к частичному хлорозу листьев (чаще молодых), потере тургора, увяданию, задерживает образование стеблей и семян. Среди зерновых культур наиболее подвержены медному голоданию пшеница, овес, ячмень. Медное голодание связано с низким содержанием в почве подвижных форм этого элемента и проявляется в основном на торфяных и песчаных почвах.

Молибден входит в состав ферментов, участвует в окислительно-восстановительных процессах, углеводном обмене, синтезе витаминов и хлорофилла, способствует синтезу и обмену белковых веществ в растениях. Недостаток молибдена приводит к закручиванию в спираль молодых центральных листьев. При дефиците молибдена у бобовых ослабляется способность к фиксации атмосферного азота, обнаруживаются признаки азотного голодания.

Недостаток молибдена проявляется на кислых почвах, где этот элемент переходит в трудноусвояемое для растений состояние вследствие повышенного содержания подвижного железа, марганца, алюминия. При дефиците молибдена в почву вносят молибдат натрия в небольших дозах.

2. Вредное влияние избытка отдельных элементов. Патологическое состояние растений может быть обусловлено также избытком элементов питания. Повышенное содержание азота в почве, особенно во второй половине лета, приводит к затягиванию роста и созревания растений, полеганию злаков, ухудшению качества зерна, клубней, корнеплодов, фруктов, снижению устойчивости растений к заболеваниям. При избытке калия замедляется рост, плоды мельчают, созревают преждевременно. Высокое содержание в кислых почвах оксидов алюминия приводит к накоплению в корнях труднорастворимых соединений фосфора – фосфатов алюминия, из-за чего растения испытывают фосфорное голодание. При избытке в кислых почвах марганца на стеблях и черешках листьев картофеля появляются коричневые пятна. Стебли и черешки становятся водянистыми, ломкими. Ботва преждевременно засыхает. Многие сельскохозяйственные культуры (картофель, лен и др.) чувствительны к избытку в почве хлора. У картофеля утолщается стебель, скручиваются и отмирают листья (особенно резко это про-

является при недостатке азота и магния). Картофель и лен чувствительны к избытку бора (у картофеля листья свертываются в лодочку, края долек буреют).

Избыток тех или иных элементов питания приводит к повреждению отдельных органов или всего растения, нередко становится причиной снижения продуктивности, а в некоторых случаях – и гибели растений. Важно постоянно контролировать обеспеченность растений элементами питания и своевременно принимать меры для предотвращения интоксикации растений.

3. Болезни, вызываемые неблагоприятными температурами воздуха и почвы. Степень повреждения (вымерзания) растений зависит от обводненности клеток. Чем она больше, тем менее холодостойко растение. Например, воздушно-сухие семена могут перенести температуру $-140...-150^{\circ}\text{C}$, а при повышении влажности до 35% семена замерзают уже при -15°C . С другой стороны, при наличии связанной воды, поглощенной коллоидами клетки, холодостойкость повышается. Следовательно, научно обоснованный режим минерального питания, особенно внесение калия, увеличивающего количество связанной воды в клетках, может способствовать повышению зимостойкости растений. Зимние холода нередко вызывают гибель озимых посевов. Патологическое состояние растений может быть вызвано и неблагоприятными для них низкими положительными температурами. Так, при быстром понижении температуры до $0...-1^{\circ}\text{C}$ снижается активность естественных защитных веществ (фитонцидов и др.) в корнеплодах и клубнях картофеля, что служит причиной поражения гнилостными и другими патогенными микроорганизмами.

Высокая температура воздуха или почвы также может отрицательно влиять на развитие растений. При высокой температуре часто наблюдаются неинфекционное скручивание листьев томата, солнечные ожоги коры штамбов или скелетных ветвей плодовых деревьев. Особенно опасна для плодовых резкая смена температур в осенние, зимние и ранневесенние периоды, вызывающая солнечно-морозные ожоги коры. Побелка штамба и скелетных ветвей 20%-ным известковым раствором – эффективный способ защиты от таких явлений.

4. Болезни, вызываемые недостатком или избытком влаги в воздухе и почве. У зерновых культур широко известно неинфекционное заболевание *захват*. Особенно часто создаются условия для проявления захвата у зерновых культур в восточных и юго-восточных районах европейской части Российской Федерации. На зерновые влияет комплекс неблагоприятных метеорологических и почвенных факторов: низкая влажность почвы, высокая температура воздуха, суховеи. Сухие жаркие ветры могут вызывать ожоги листьев, приводя к обезвоживанию растительных тканей. Ослабить тепловые повреждения всходов растений иногда удается с помощью увеличения густоты стояния, сохранения покрова из сорняков, мульчирования или затенения. Поврежденные высокими температурами ткани легко заселяют грибы и бактерии.

При влажной и жаркой погоде в фазе конце молочной – начале восковой спелости могут произойти гидролиз крахмала и *отекание* зерна, сопровождающиеся выделением медвяной росы. Избыточное увлажнение почвы вследствие застоя весенней воды, затрудняющего проникновение воздуха к корням, вызывает *вымокание* растений. Низкая влажность почвы может быть основной причиной заболевания плодов томата, известного под названием «вершинная гниль». Если после продолжительной засухи выпадают обильные дожди, то плоды растрескиваются.

5. Болезни, вызываемые загрязнением окружающей среды. Для предотвращения заболеваний, связанных с действием вредных для растений химических веществ, необходимо исключить их случайное попадание на чувствительные виды растений.

Недопустимо завышение доз пестицидов, а также нарушение рекомендаций по применению препаратов.

В промышленных районах воздух нередко загрязнен веществами, токсичными для растений: диоксидом серы, сероводородом, хлором. Опасна для растений цементная пыль. Симптомы химических повреждений обычно появляются на листьях, часто в виде побурения или некрозов, иногда это заканчивается преждевременным опаданием листьев.

Для растений опасен смог. Главный фитотоксичный компонент смога – пероксиацетилнитрат (PAN), представляющий собой продукт реакции между озоном и углеводородами, содержащимися в выхлопных газах. Сам озон также токсичен для растений. Он образуется в результате фотохимического действия ультрафиолетовых лучей на выхлопные газы, или при электрических разрядах (молниях), или, возможно, при действии ультрафиолетовых лучей на летучие углеводороды, выделяемые большими массами растительности. Симптомы повреждения листьев растений озоном: появление водянистых пятен, хлороз, образование некрозов. В результате листья засыхают и опадают.

6. Лучевые болезни растений. Нарушение нормальной жизнедеятельности растений может быть вызвано проникающим излучением. Проникающее, или так называемое ионизирующее, излучение серьезно нарушает обмен веществ в растении, в результате чего начинается патологический процесс, часто называемый лучевой болезнью. Основным симптом лучевой болезни – задержка роста. Ионизирующие излучения (гамма-лучи, альфа- и бета-частицы, нейтроны и рентгеновские лучи) влияют на развитие всех органов растений и в зависимости от типа, дозы излучения, окружающих условий приводят к изменениям в генотипе растений, замедлению, реже ускорению роста, различным деформациям. При облучении большими дозами растения погибают.

Симптомы лучевых болезней зависят от вида растений. Отрицательные последствия лучевых болезней можно частично ослабить с помощью внесения минеральных и органических удобрений совместно с известью в повышенных дозах.

7. Сопряженные болезни. Нарушения в растительных организмах, вызванные неинфекционными патологическими процессами, ослабляют растения, а это предрасполагает к развитию фитопатогенов. Связь между неинфекционной и следующей за ней инфекционной болезнью называют сопряженным заболеванием. Сопряженные болезни увеличивают вредоносность возбудителей инфекционных болезней. Так, при недостатке калия в почве резко снижается устойчивость картофеля к фитофторозу, зерновых культур к ржавчине. В результате борного голодания отмирают молодые центральные листья в розетке свеклы (отмирание точки роста) и развивается сухая гниль корнеплода, вызываемая грибом *Phomabetae*. К сопряженным патологическим процессам относятся также корнеед свеклы, корневая гниль огурца, корневые гнили пшеницы и многие другие болезни.

ТЕМА 3. ЭКОЛОГИЯ И ДИНАМИКА ИНФЕКЦИОННЫХ БОЛЕЗНЕЙ

1. *Паразитизм и паразитарные болезни.*
2. *Патогенность, вирулентность, агрессивность.*
3. *Патологический процесс.*
4. *Инкубационный период болезни.*
5. *Первичная и вторичная инфекция.*
6. *Пути распространения возбудителей болезней.*
7. *Способы сохранения возбудителей болезней.*
8. *Эпифитотии.*
9. *Специализация и изменчивость возбудителей болезней.*

1. Паразитизм и паразитарные болезни. Инфекционные, или паразитарные, болезни растений – это группа болезней, вызываемых патогенными микроорганизмами. Основным признаком инфекционных болезней – способность передаваться от растения к растению. Возбудителями болезней могут быть грибы, бактерии, вирусы, вириоды, фитоплазмы, актиномицеты. К возбудителям болезней растений относятся также цветковые растения-паразиты (повилика, заразиха и др.).

В основе инфекционных болезней лежит явление паразитизма, суть которого состоит в том, что патоген не способен самостоятельно вырабатывать органическое вещество и потому вынужден заимствовать его у растения. В результате нарушается нормальная жизнедеятельность растения.

В зависимости от того, развиваются ли патогены главным образом на поверхности растения или внутри клеток и в межклетниках, их делят соответственно на эктопаразитов и эндопаразитов. По степени паразитизма (типу питания) можно выделить три категории фитопатогенных организмов.

Факультативные паразиты – организмы, которые основную часть жизненного цикла питаются сапротрофно, то есть мертвым органическим веществом. Они поражают ослабленные, имеющие повреждения растения, заселяя вначале участки отмерших тканей. Затем факультативные паразиты постепенно осваивают примыкающие здоровые участки тканей, которые предварительно разрушают продуктами своего метаболизма. Типичным представителем факультативных паразитов является гриб *Alternariasolani*, возбудитель альтернариоза, или сухой пятнистости, картофеля. Гриб образует на листьях вначале очень мелкие, а затем разрастающиеся концентрическими кольцами некрозы. При этом хорошо заметно, как гриб заселял новые участки ткани растения. Факультативные паразиты – самая многочисленная группа патогенов, которая пополняется за счет сапрофитов, приспособившихся в процессе эволюции к питанию на живых растениях.

Один из эффективных приемов защиты от этой группы патогенов – создание наиболее благоприятных условий для роста и развития растений, в результате они становятся менее подвержены заболеваниям.

Факультативные сапротрофы – организмы, большую часть жизненного цикла паразитирующие на живых тканях, но они могут недолго питаться, как сапрофиты, то есть отмершими участками тканей. В конечном счете эти организмы разрушают клетки растений, что приводит к их гибели. Спороношение грибов-факультативных сапротрофов образуется на границе здоровой и мертвой ткани. Эта группа патогенов самая немногочисленная. Ти-

пичные представители факультативных сапротрофов: *Phytophthora infestans* – возбудитель фитофтороза пасленовых, *Venturiainaequalis* – возбудитель парши яблони, *Ascochyta pisi* – возбудитель аскохитоза гороха.

Облигатные паразиты – организмы, развивающиеся только в живых тканях растений, неспособные питаться мертвым органическим веществом. Только очень немногих представителей этой категории (например, некоторых возбудителей ржавчины и настоящих мучнистых рос) удается выращивать на искусственных питательных средах, имеющих сложный многокомпонентный состав. Облигатные паразиты находятся на высшей эволюционной ступени паразитизма. Среди них существуют организмы с абсолютным типом паразитизма. При этом в результате воздействия патогена на генетический аппарат растения в нем происходят такие изменения, что растение начинает синтезировать структуры, необходимые для построения (копирования) организма-патогена. Данными свойствами обладают все фитопатогенные вирусы и виroidы.

Стратегия защиты растений от патогенов этой группы должна быть направлена на подавление процессов накопления и распространения инфекционного начала в период вегетации или на предотвращение накопления покоящихся структур возбудителей болезней.

2. Патогенность, вирулентность, агрессивность. Способность патогена вызывать болезнь растения характеризуют такими его свойствами, как патогенность, вирулентность, агрессивность.

Патогенностью называют способность микроорганизма вызывать заболевание растений.

Вирулентность – качественный признак патогенности, определяющий способность фитопатогена вызывать заболевание определенного вида или сорта растения-хозяина. Например, гриб *Venturiapiirina* (возбудитель парши груши) – патогенный гриб. Но его патогенность проявляется только по отношению к груше, то есть он вирулентен именно для данной культуры. Кроме того, в пределах этого вида возбудителя существуют отдельные специализированные расы (их называют физиологическими расами), которые вирулентны для одних сортов и невирулентны (авирулентны) для других.

Агрессивность – количественный признак патогенности, отражающий способность патогена к размножению в тканях растения, на котором он паразитирует. Меры агрессивности: продолжительность инкубационного периода, скорость распространения по тканям растения, число инфекционных единиц, способных вызывать заражение, интенсивность спороношения (у грибов). Агрессивность – менее стабильное свойство, чем вирулентность; она может варьировать в зависимости от условий окружающей среды.

3. Патологический процесс. Патологический процесс, или патогенез, – изменения в жизнедеятельности растений, возникающие в результате болезни. К ним относятся биохимические, физиологические, морфологические, иммунные и другие процессы, происходящие в растении после воздействия причинного фактора. *Выделяют три основных этапа патологического процесса.*

1. Заражение, или проникновение возбудителя в ткани растения. На этом этапе между растением и паразитом устанавливается не механическая, а уже биологическая связь. Простое механическое «загрязнение», то есть попадание патогена на поверхность растения, еще не означает, что произошло заражение.

Возбудители болезней проникают в растения различными путями. Большая часть патогенов попадает в ткани через естественные отверстия: устьица, чечевички, гидатоды, рыльце пестика. Таким образом проникают, например, все возбудители ложных мучнистых рос, многие бактерии. Другие патогены, например, вирусы, многие грибы – факультативные паразиты, проникают через различные макро- и микротравмы тканей растений. Существует небольшая группа патогенов (среди них грибы – возбудители настоящих мучнистых рос, цветковые паразиты), которые могут внедряться в растения через неповрежденные клеточные стенки покровных тканей, используя для их разрушения особые ферменты.

Для различных видов возбудителей требуются определенные условия окружающей среды, благоприятствующие заражению (режим температуры и влажности, наличие света и кислорода). Большое значение как фактор, определяющий саму возможность заражения, имеют выделения растений, их количество и качественный состав, которые зависят от вида, сорта растения, его возраста, физиологического состояния.

2. Развитие, или накопление биомассы, патогена. Попав на благоприятный для питания субстрат, патогены начинают размножаться. При этом они могут находиться внутри клеток растения (возбудитель килы капустных), в межклетниках (возбудитель ложной мучнистой росы капусты), на поверхности пораженной ткани (возбудитель настоящей мучнистой росы огурца). Заселение патогенов может быть локальным либо охватывающим значительные участки ткани растения. При системной реакции патогены распространяются по всему растению. Возникающие в процессе взаимодействия растения и патогена нарушения фотосинтеза, водного режима, дыхания, синтеза белков и углеводов и т.п. вызывают общие физиологические и биохимические изменения, а вслед за ними и параллельно анатомо-морфологические изменения. Наступает следующий этап патологического процесса.

3. Проявление болезни, или появление симптомов. На этом этапе явно видно, что в результате взаимодействия патогена, растения-хозяина и факторов внешней среды произошли патологические изменения, характерные для данной болезни. Тип симптомов может быть самым разнообразным и зависит в первую очередь от вида возбудителя. Началом проявления болезни считают момент появления первых симптомов, а для грибных болезней – момент появления спороношения на поверхности растения.

4. Инкубационный период болезни. В патологическом процессе период от заражения (проникновения патогена в растение) до появления внешних признаков (симптомов) заболевания называется *инкубационным периодом*.

Продолжительность этого периода имеет большое значение в общем ходе развития болезни. Чем он короче, тем быстрее будет распространяться болезнь, так как растение с момента окончания инкубационного периода становится источником инфекции. При скрытом (латентном) течении болезни, если возбудитель передается с соком, зараженное растение становится источником инфекции раньше.

Продолжительность инкубационного периода зависит от биологических особенностей возбудителя болезни, степени восприимчивости растения и условий окружающей среды, особенно температуры. Например, у головневых грибов инкубационный период продолжается несколько месяцев, а у ржавчинных грибов – несколько дней. Инкубационный период возбудителя фитофтороза

картофеля (*Phytophthora infestans*) при среднесуточной температуре 18...20°C равен 4 дням, а при температуре 13...15°C увеличивается до 8...10 дней.

Влажность окружающей среды также может оказывать влияние на продолжительность инкубационного периода. При грибных заболеваниях завершающим этапом патологического процесса служит появление спороношения. Оно развивается, как правило, в условиях повышенной влажности (при пониженной влажности не появляется, инфекция остается в скрытой форме, продолжительность инкубационного периода увеличивается). В целом продолжительность инкубационного периода зависит от скорости развития возбудителя и распространения его в тканях растения.

Для проведения краткосрочных прогнозов развития болезни важно знать продолжительность периода и уметь его рассчитать. Это дает возможность своевременно провести защитные мероприятия (например, опрыскивание растений фунгицидами) и предотвратить распространение болезни на другие участки.

5. Первичная и вторичная инфекция. *Первичная инфекция, или первичное заражение*, – это болезнетворное начало (представленное определенной формой), которое впервые в данный вегетационный период после сохранения в неблагоприятных условиях вызвало заражение растения. На практике под первичной инфекцией понимают место (субстрат-носитель) сохранения патогена в неблагоприятный для него период. Это может быть почва, растительные остатки, семена и т. п. Хотя первичное заражение обычно происходит за счет перезимовавшей инфекции, она может появиться на данном участке и с приобретенным посадочным материалом и семенами или извне, переносясь (споры грибов) с большого расстояния. Первичная инфекция как перезимовавшее болезнетворное начало у грибов может быть представлена различными формами: склероциями, цистами, клейстотециями, телиоспорами и др.

Зимующие стадии возбудителей болезней иногда бывают очень стойкими и могут сохраняться (например, в почве) в течение нескольких лет (покоящиеся споры возбудителя килы капусты – *Plasmodiophora brassicae*). Длительность сохранения первичной инфекции следует учитывать при составлении севооборотов.

Вторичной инфекцией называют болезнетворное начало, обеспечивающее перезаражение, то есть распространение от растения к растению болезни в течение вегетационного периода, и основной способ его распространения. Вторичная инфекция у грибных патогенов может быть представлена различными формами: зооспорами, спорангиоспорами, конидиями, урединоспорами, обрывками мицелия.

Заражение растений некоторыми болезнями происходит только один раз за вегетационный период. Такие болезни называют *моноциклическими*, вторичная инфекция при них отсутствует. К моноциклическим болезням относятся твердая головня пшеницы, пыльная головня пшеницы, красная пятнистость листьев сливы и др. При большинстве других заболеваний – их называют *полициклическими* – после завершения инкубационного периода формируется инфекция, способная вызвать заражение других растений в этот же вегетационный период, причем происходит это неоднократно. Данную инфекцию принято называть *генерацией*. Примеры полициклических болезней – американская мучнистая роса смородины и крыжовника, парша яблони (за вегетационный период образуется более 10 генераций конидий), корончатая ржавчина овса (в течение лета образуется 2...3 генерации урединоспор).

Для организации защиты от болезней необходимо знать, каким образом и где может сохраняться возбудитель конкретной болезни, а также как он распространяется в период вегетации.

6. Пути распространения возбудителей болезней. Распространяться возбудители болезней растений могут различными способами. Наиболее часто встречается распространение воздушным путем (анемохория), с водой (гидрохория), с помощью различных организмов-переносчиков (зоохория) и человека (антропохория).

Распространение по воздуху особенно часто встречается у грибов. Споры грибов переносятся с воздушными потоками на огромные расстояния, например возможно распространение спор ржавчинных грибов на расстояние в несколько тысяч километров, при этом они могут подниматься с воздушными потоками на высоту до 3 км, не теряя жизнеспособности. Во время переноса спор на большие расстояния они остаются в воздухе длительное время (несколько дней и даже месяцев). В результате возможно возникновение болезни в местности, весьма отдаленной от первичного источника образования спор. Сохранение инфекционности спор зависит от биологических особенностей возбудителя, а также от условий, создающихся в воздушном потоке: температуры, влажности, солнечной радиации и других. Например, урединиоспоры возбудителя линейной ржавчины (*Puccinia graminis*) сохраняют жизнеспособность в воздухе намного дольше, чем конидии возбудителя пероноспороза капусты (*Peronospora brassicae*), так как на последние сильно влияет влажность воздуха.

Фитопатогенные бактерии попадают в воздушные потоки с мельчайшими частицами пораженных тканей, реже в виде высохших пленок бактериального экссудата. Например, возбудитель бактериального ожога плодовых (*Erwinia amylovora*) в виде слизистых нитей экссудата может далеко переноситься ветром. Расстояния, на которые распространяются по воздуху бактерии, гораздо меньше, чем расстояния, преодолеваемые грибными патогенами.

Вода как средство распространения возбудителей болезней на большие расстояния не имеет существенного значения, хотя играет определенную роль при передаче их в ограниченном пространстве (поле, сад, теплица). С поливными водами, с каплями дождя, росы, при гидропонной культуре распространяются многие грибные и бактериальные патогены (возбудители увядания различных растений – грибы рода *Fusarium*, возбудитель килы капустных – *Plasmodiophora brassicae*, возбудитель бактериальной угловатой пятнистости листьев огурца – *Pseudomonas syringae* pv. *lachrymans*).

Многие патогены, например, возбудители ложных мучнистых рос, распространяются преимущественно воздушно-капельным путем, то есть одновременно с помощью воды и воздуха, только в таких условиях сохраняя свою жизнеспособность.

Часто в распространении возбудителей болезней растений участвуют *насекомые, клещи, нематоды, дикие и домашние животные*. Для некоторых фитопатогенных вирусов и фитоплазм развитие в теле насекомых, клещей или нематод является частью биологического цикла (фитоплазма – возбудитель столбура пасленовых, вирус – возбудитель желтой карликовости картофеля). Они распространяются в природе только с помощью векторов (организмов-переносчиков).

Бактерии могут распространяться, находясь внутри тела насекомого или на его поверхности. Например, активными переносчиками слизистого

бактериоза капусты во время вегетации являются капустная муха, клопы и другие насекомые – вредители капусты.

Посредством зоохории могут распространяться и грибные патогены. Так, конидиальная стадия возбудителя спорыньи ржи (*Clavicepspurpurea*) переносится многими насекомыми с завязей пораженных цветков на здоровые растения в виде «медвяной росы». Часто насекомые и другие организмы, участвуя в распространении болезней, способствуют проникновению патогенов в ткани растения. Например, возбудитель плодовой гнили семечковых (*Moniliafructigena*) проникает в плоды через ранки на кожице, чаще всего нанесенные плодовой жоркой, казаркой, птицами.

Распространение *человеком* возбудителей болезней растений происходит при проведении ручных операций по уходу за ними (при выламывании пасынков томата переносится вирус табачной мозаики – возбудитель мозаики томата), при механических обработках (с прилипшими на деталях культиватора частицами почвы по полю распространяются споры возбудителя рака картофеля – *Synchytriumendobioticum*). Кроме того, возбудители болезней растений могут быть завезены в новые районы и страны с семенным и посадочным материалом, сельскохозяйственной продукцией и сырьем.

Разнообразие путей распространения возбудителей заболеваний растений следует учитывать при прогнозе болезней и принимать соответствующие меры защиты.

7. Способы сохранения возбудителей болезней. Возбудители болезней растений, в основном фитопатогенные грибы и бактерии, могут сохраняться в растительных остатках (стерне, листьях, плодах, корнях и т.п.), находящихся на поверхности почвы или в неглубоком почвенном слое. В послеуборочных остатках обычно зимуют факультативные паразиты и факультативные сапрофиты; облигатные паразиты сохраняются на растительных остатках в покоящихся формах (например, в форме ооспор в растительных остатках зимует возбудитель ложной мучнистой росы огурца – *Peronoplasmoparacubensis*). Единичные стойкие вирусы (вирус табачной мозаики) могут сохраняться в послеуборочных остатках растений.

Почва может служить резерватом и накопителем инфекции. Некоторые почвообитающие фитопатогенные грибы (из родов *Fusarium*, *Rhizoctonia* др.), бактерии (рода *Agrobacterium*) могут жить в почве и вне пораженных растений, при благоприятных условиях переходя к паразитическому образу жизни. Однако большая часть патогенов не способна к длительному существованию в почве в качестве сапротрофов и лишь сохраняется в ней в форме покоящихся структур (склероции, хламидоспоры, цисты, ооспоры и т.п.). Почва является основным первичным источником инфекции для ложной мучнистой росы подсолнечника, корневых гнилей зерновых, рака картофеля. В почве сохраняются семена цветковых растений-паразитов – повилики, заразики.

Представители всех фитопатогенных микроорганизмов, а также цветковые паразиты могут сохраняться в семенном и посадочном материале. Они могут находиться там в виде примесей (склероции грибов), на поверхности семян (телиоспоры твердой головки пшеницы), внутри семян (мицелий пыльной головки пшеницы) и посадочного материала (вирусы в клубнях картофеля). Зараженные семена и посадочный материал – опасный источник первичной инфекции, так как представляет собой возможный первичный очаг возбудителя в поле, саду, теплице.

Пораженные многолетние растения (в том числе сорняки, озимые, тепличные культуры) при возобновлении болезни на следующий год становятся первичными источниками инфекции для здоровых растений. Таким способом сохраняются вирусы, фитоплазмы, бактерии, реже – грибы. Можно привести следующие примеры. Для многолетних плодовых культур вирусная инфекция становится хронической, то есть развивается в течение многих лет; бактериозы (например, бактериальный рак, или некроз, косточковых пород) также становятся хроническими. Мучнистая роса зерновых может переходить с яровых зерновых на озимые, если не соблюдать пространственную изоляцию полей зерновых в севообороте. Возбудитель ржавчины гороха (*Uromycespisi*) сохраняется в виде мицелия в корневищах многолетнего сорняка – молочая.

Другими источниками сохранения инфекции могут быть насекомые и клещи-переносчики, а также другие организмы, в теле которых способны зимовать многие вирусы и некоторые бактерии. Возбудитель бактериального увядания кукурузы (*Erwinia Stewartii*) может сохраняться в организме блошек рода *Chaetocnema*. Вирус полосатой мозаики пшеницы сохраняется в теле галлообразующих клещей рода *Eriophyes*.

8. Эпифитотии. Массовые вспышки болезней растений на определенной территории называют *эпифитотиями*. Если такие вспышки охватывают несколько стран или целые континенты, их называют *панфитотиями*. Примером панфитотии, имевшей очень серьезные экономические, политические и демографические последствия, может служить массовое распространение фитофтороза картофеля в 40-х годах XIX в., охватившее многие страны Европы. Выделяют также *местные* эпифитотии (охватывают сад, поле, питомник, хозяйство) и *прогрессирующие* (в масштабе района, области).

В развитии любой эпифитотии выделяют три стадии: подготовительную, собственно эпифитотию и затухающую стадию.

На первой стадии происходит накопление инфекционного начала. При развитии ржавчинных болезней или настоящих мучнистых рос патогены очень быстро размножаются, а при развитии корневых гнилей инфекционное начало накапливается гораздо медленнее. Сведения о характере подготовительной стадии эпифитотии каждой болезни дают возможность вовремя начать защитные мероприятия.

На второй стадии наблюдается массовое поражение растений, часто заканчивающееся их гибелью.

На третьей стадии интенсивность развития болезни постепенно снижается (период депрессии), при этом уменьшается численность возбудителя. На продолжительность этой стадии сильно влияют погодные условия, особенно в случае сезонных эпифитотий.

Знание закономерностей возникновения и развития эпифитотий необходимо для того, чтобы составлять прогноз их появления и своевременно организовывать защиту сельскохозяйственных культур на той или иной территории.

Развитие инфекционной болезни определяется взаимодействием трех компонентов: фитопатогена, растения-хозяина и условий окружающей среды. При массовых поражениях растений обычно наблюдается сочетание следующих условий:

- на определенном участке накапливается большой запас инфекции возбудителя болезни;

- на больших площадях в ареале развития болезни выращивают сорта растений, восприимчивые к данному возбудителю;

- условия окружающей среды, оптимальные для развития данного патогена.

Возникновение эпифитотий определяется исходным запасом инфекционного начала, скоростью его нарастания, быстротой его распространения на дальние расстояния и способностью заражать растения при небольшом запасе инфекционного начала.

Эти факторы во многом зависят от биологических особенностей патогена, устойчивости растений, погодных условий. Патоген должен быть высокоагрессивным, иметь расы, вирулентные к возделываемым сортам.

На устойчивость растений влияют также агротехнические мероприятия и погода. Условия внешней среды (температура, влажность) определяют длительность инкубационного периода патогена, возможность и скорость образования спор у грибов, количество генераций и последующие заражения. Например, заражение пшеницы возбудителем бурой ржавчины (*Puccinia recondita*) возможно только при наличии капельно-жидкой влаги на листьях в течение 4...8 ч при температуре 15...20°C (оптимальная температура для прорастания урединиоспор).

9. Специализация и изменчивость возбудителей болезней. Под специализацией возбудителей болезней понимают приуроченность их к определенному питательному субстрату. Каждый патоген приспособился паразитировать на растениях определенных видов и сортов, в наиболее подходящие для него фазы развития растения. Некоторые патогены для своего существования выбирают конкретные растительные органы и ткани. В связи с такой «разборчивостью» патогенов в питании принято выделять несколько типов их специализации.

Филогенетическая специализация проявляется в приспособлении патогенов к питанию на растениях определенного семейства, рода, вида и даже сорта. Для того чтобы патоген мог паразитировать на растении, получая от него необходимые ему питательные вещества, эти вещества должны присутствовать в тканях данного растения в доступной форме, одновременно должны отсутствовать токсичные для патогена соединения. Следовательно, состав растений-хозяев зависит от того, насколько широк выбор доступных питательных веществ в этих растениях и насколько успешно растения сопротивляются паразитированию на них. Различают широко- и узкоспециализированных возбудителей болезней.

Широкоспециализированные патогены или *полифаги*, паразитируют на растениях разных семейств или внутри одного семейства на растениях разных родов. Например, возбудитель серой гнили (*Botrytis cinerea*) поражает землянику, капусту, морковь, розу и многие другие культуры. Из многочисленных бактериальных патогенов можно назвать *Pseudomonas solanacearum* (вызывает сосудистые бактериозы растений 27 семейств). Один из широкоспециализированных патогенов, поражающих растения многих семейств, – вирус табачной мозаики.

К *узкоспециализированным* возбудителям болезней, или *монофагам*, поражающим растения одного рода или вида, относятся гриб – возбудитель церкоспороза свеклы (*Cercospora beticola*), паразитирующий только на свекле, бактерия – возбудитель некроза сердцевины стебля томата (*Pseudomonas corrugata*), поражающая томат.

У некоторых патогенов выделяют еще более специализированные формы, различающиеся между собой только по способности паразитировать на опреде-

ленных сортах растения-хозяина, – такие формы называют *физиологическими расами*. Их обозначают арабскими цифрами. Наличие физиологических рас у патогена определяют по способности поражать стандартные наборы так называемых сортов-дифференциаторов. Физиологические расы впервые были установлены у ржавчинных грибов; теперь они известны у многих других грибных патогенов, фитопатогенных бактерий, вирусов, цветковых паразитов.

Филогенетическая специализация многих грибных патогенов коррелирует со степенью паразитизма. Большинство узкоспециализированных патогенов относится к облигатным паразитам, и наоборот, факультативные паразиты в основном являются полифагами.

Знание филогенетической специализации патогенов дает возможность правильно составлять севооборот, используя его в борьбе с болезнями, а также успешно проводить селекционную работу по созданию сортов, устойчивых к новым расам возбудителей болезней.

Онтогенетической, или возрастно-физиологической, специализацией называется способность патогена поражать растения, находящиеся в определенной фазе развития. Такая приуроченность связана с различным состоянием продуктов метаболизма растения и питательными свойствами его тканей в различные периоды роста и развития. Например, возбудитель головни лука (*Urocystis cepulae*) поражает только всходы 3... 16-дневного возраста (от прорастания семян до образования первого листа), возбудитель церкоспороза свеклы (*Cercospora beticola*), наоборот, поражает старые листья. Некоторые патогены, например возбудитель серой гнили (*Botrytis cinerea*), могут поражать растения на протяжении всего периода их развития и даже во время хранения.

Знание онтогенетической специализации конкретного возбудителя заболевания дает возможность определять наиболее уязвимые фазы в развитии растений и подбирать соответствующие приемы защиты.

Органотропная и тканевая специализации характеризуются приуроченностью патогенов к определенным органам и тканям растения. Так, возбудитель спорыньи злаков (*Claviceps purpurea*) поражает только завязи культурных и дикорастущих злаков, а возбудитель черной ножки капусты (*Olpidium brassicae*) – преимущественно корни растений. В качестве примера тканевой, или гистотропной, специализации можно привести возбудителей настоящих мучнистых рос, питающихся в основном за счет клеток эпидермиса.

Знание того, какие органы и ткани растений преимущественно поражаются тем или иным патогеном, необходимо для обеспечения наилучшей защиты (обработка фунгицидами, удаление сильно пораженных частей растений).

Фитопатогены обладают мощным механизмом изменчивости, определяющейся варьированием в их генетической структуре факторов патогенности. У грибов причиной изменчивости в основном являются нарушения полового процесса; у бактерий наследственные изменения происходят в результате спонтанных мутаций или рекомбинаций при парасексуальных процессах; генетическая изменчивость вирусов может возникать на этапе репликации их нуклеиновых кислот. При этом появляются новые внутривидовые биотипы, физиологические расы бактерий и грибов, новые штаммы вирусов, способные поражать новые сорта и даже виды растений.

ТЕМА 4. ВИРУСЫ И ВИРОИДЫ

- 1. Вирусы – возбудители болезней растений.*
- 2. Строение и размножение вирусов.*
- 3. Номенклатура и классификация фитопатогенных вирусов.*
- 4. Симптомы вирусных болезней растений.*
- 5. Распространение вирусов внутри растения.*
- 6. Способы распространения фитопатогенных вирусов.*
- 7. Сохранение вирусов.*
- 8. Влияние окружающей среды на развитие вирусов и вирусных болезней.*
- 9. Методы диагностики вирусов и вирусных болезней.*
- 10. Защита растений от вирусных болезней.*
- 11. Вироиды – возбудители болезней растений.*

1. Вирусы – возбудители болезней растений. Вирусы – мельчайшие (субмикроскопические) возбудители болезней растений, животных и человека, не имеющие клеточного строения и способные размножаться только в живых клетках организма-хозяина. Зарегистрировано более 600 фитопатогенных вирусов; точное число указать трудно, так как некоторые вирусы представлены многими штаммами, иногда описываемыми как самостоятельные виды.

Вредоносность вирусных заболеваний проявляется главным образом в снижении урожайности растений и ухудшении качества продукции. Особый вред вирусы наносят при выращивании семенного и посадочного материала. Поражение вирусами отрицательно влияет на пищевую и кормовую ценность продукции, пригодность ее к промышленной переработке. Так, в клубнях картофеля, зараженных различными вирусами, содержание крахмала падает на 1,5...2,0 %, у сахарной свеклы на 1...2 % снижается сахаристость. Вирусы вызывают у растений стерильность и несовместимость, что отрицательно сказывается на работе селекционеров. У цветочных культур теряется декоративность, что наносит значительный экономический ущерб. Под действием вирусов снижаются сортовая чистота, холодостойкость, зимостойкость, всхожесть семян. В среднем размер убытков от развития вирусных болезней составляет примерно 20% общего экономического ущерба, обусловленного деятельностью всех групп возбудителей болезней и вредителей сельскохозяйственных культур.

Приоритет открытия вирусов принадлежит русскому ученому Д.И. Ивановскому, который в 1892 г. экспериментально доказал на примере мозаичной болезни табака наличие мельчайших возбудителей, способных проходить через бактериальные фильтры, не теряя своей инфекционности. Д.И. Ивановский описал некоторые важные свойства этих патогенов.

Вслед за Ивановским в 1898 г. аналогичные исследования мозаики табака провел голландский микробиолог М. Бейеринк, который и дал название новой группе патогенов – «фильтрующиеся вирусы», или просто «вирусы», что в переводе с латинского означает «яд». Позднее было установлено, что вирусы могут быть и возбудителями болезней животных, а также человека.

2. Строение и размножение вирусов. К вирусам неприменимы традиционные микробиологические методы исследований, поэтому долгое время об их строении, способах размножения и сохранения ничего не было известно. Только в 1935 г. американский вирусолог У. Стенли выделил из листьев табака, зара-

женных вирусом табачной мозаики (ВТМ), белковый компонент, получив чистый кристаллический белок вируса. В 1937 г. англичане Ф. Боуден и Н. Пирри установили, что кроме белка в состав вируса входит нуклеиновая кислота. Вирус табачной мозаики состоит из белка (95%) и нуклеиновой кислоты (5%).

Говоря о размере и строении вирусов, имеют в виду вирионы, или вирусные частицы. Размеры вирионов в большинстве случаев составляют 100...200 нм.

Каждый вирус имеет характерные для него размеры и форму вирусных частиц (рис. 1). Различают в основном 4 формы вирусных частиц: палочковидную (ВТМ), нитевидную (вирус «шарки» сливы), сферическую, или изометрическую (вирус бронзовости табака), бациллоидную (вирус мозаики люцерны). Форма вириона определяется способом ориентирования в пространстве нуклеиновой кислоты и строения белковой оболочки. Белок играет защитную роль, а также обеспечивает проникновение вируса в ткани растения-хозяина. Нуклеиновая кислота является носителем инфекционности и наследственных признаков. Большинство вирусов растений содержит одноцепочную линейную рибонуклеиновую кислоту (РНК), реже встречаются вирусы с двухцепочными молекулами РНК, закрученными в спираль. Лишь немногие вирусы растений (вирус мозаики цветной капусты) имеют в своем составе дезоксирибонуклеиновую кислоту (ДНК).

Механизм размножения вирусов отличается от способов размножения других микроорганизмов. Фитопатогенные вирусы попадают в растительную клетку, например, при проколе ткани ротовыми органами насекомых-переносчиков или через мелкие ранки (без грубых повреждений клеток) при механической передаче. В клетках зараженного растения вирус репродуцируется путем синтеза отдельных молекул нуклеиновых кислот и белка и последующей сборки из них вирионов. Попав в клетку растения, нуклеиновая кислота вируса освобождается от белковой оболочки и, становясь матрицей, начинает управлять синтезом ферментов клетки растения в направлении, необходимом вирусу.

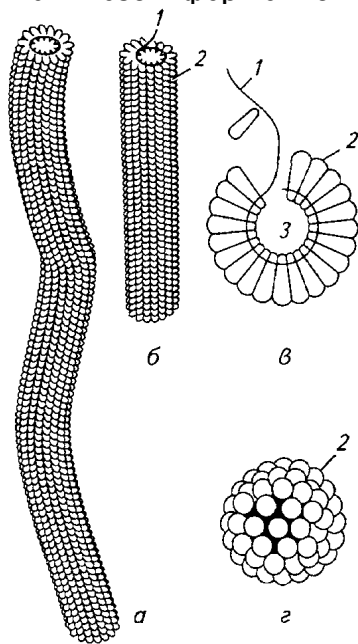


Рис. 1. Формы и строение вирусных частиц:

- а* – нитевидная частица (общий вид);
- б* – палочковидная частица;
- в* – то же, поперечный разрез;
- г* – сферическая, или изометрическая, частица (общий вид);
- 1* – нуклеиновая кислота;
- 2* – белковые субъединицы;
- 3* – внутренний канал

Происходит накопление нуклеиновой кислоты в процессе самокопирования (репликации) цепочек, имеющих в клетке, а затем за счет синтезируемых клеткой нуклеотидов. Нуклеиновая кислота вируса содержит информа-

цию для синтеза вирусного белка. Вирусный белок синтезируется на рибосомах клетки-хозяина. Впоследствии происходит объединение нуклеиновой кислоты и структурного белка с образованием вирионов.

Нередко вирионы агрегируют друг с другом, в результате чего образуются вирусные включения – кристаллы различной формы (кристаллы Ивановского), или, если вирионы соединяются с уплотнениями цитоплазмы, образуются включения в виде аморфных тел.

При вирусной инфекции имеет место облигатный тип паразитизма, причем его абсолютная форма. Патоген внедряется в генетический аппарат растения, изменяя его в сторону, необходимую для синтеза собственной ферментативной энергетической системы и впоследствии – соответствующих вирусных структур.

3. Номенклатура и классификация фитопатогенных вирусов. Преобладающее большинство вирусов получило название в соответствии с растением-хозяином или по симптомам того растения-хозяина, из которого их впервые удалось выделить. Принято англоязычное обозначение для наименования вирусов, например, *tobaccomosaicvirus* (TMV) – вирус табачной мозаики. В отечественной литературе встречаются русские обозначения, часто в виде аббревиатур, отражающих название вируса (ВТМ). Вирусы делят на семейства и роды (ранее группы); за основу деления взяты вид нуклеиновой кислоты, характер генома и морфология частиц. Например, тобамовирусы (типичный представитель рода *tobaccomosaicvirus*) имеют размер вирусных частиц 18x300 нм, широкий спектр растений-хозяев, передаются механически и с семенами. Неповирусы (типичный представитель рода *tobaccoring-spotvirus* – вирус кольцевой пятнистости табака) имеют вирусные частицы размером около 30 нм, широкий спектр растений-хозяев, передаются нематодами, механическим путем, с семенами. Выделено более 25 родов вирусов с указанием типичных и возможных представителей.

4. Симптомы вирусных болезней растений. По характеру проявления симптомы вирусных болезней можно разделить на 5 основных типов: угнетение роста, изменение окраски, деформация, некрозы, нарушение репродуктивных функций. При одном и том же вирусном заболевании на растении обычно появляется несколько типов симптомов. Кроме того, всегда следует учитывать, что на выраженность симптомов влияют генетически обусловленная изменчивость патогена и растения-хозяина, а также условия окружающей среды (последние могут привести к исчезновению ранее хорошо различимых симптомов).

Угнетение роста может выражаться в общей задержке роста всего растения (например, при желтой карликовости ячменя); в укорачивании междоузлий (при метельчатости верхушки картофеля); в угнетении роста главных побегов, при этом происходит усиленное образование боковых побегов (при аспермии томата). Угнетение роста – сопутствующий симптом при большинстве вирусных заболеваний.

Изменение окраски – наиболее распространенный тип проявления вирусных болезней. Листья приобретают мозаичную расцветку, что вызвано чередованием светло- и темно-зеленых участков различной формы. Хлоротичные кольца, извитые, ленточные узоры обычно являются достоверными симптомами вирусных болезней («шарка» сливы, кольцевая мозаика малины). Реже желтеют жилки или прижилковые участки ткани листа (окаймление жилок крыжовника); может происходить общее пожелтение, или хлороз, листовой пластинки (желтуха свеклы). У цветочных культур может меняться окраска цветков (пестролепестность тюльпана).

Деформация органов происходит из-за неравномерного роста отдельных участков тканей листьев, плодов, цветков. Например, отчетливая морщинистость или гофрированность появляется на листовой пластинке при морщинистой мозаике картофеля; нитевидными и папоротниковидными становятся листья при поражении мозаикой томата.

Основной тип проявления некоторых вирусных заболеваний – локальные *некрозы*, обычно серого, бурого, черно-коричневого цвета, округлой и вытянутой формы, иногда с окаймлением. Они возникают на листовых пластинках, черешках, стеблях, плодах, семенах, клубнях и т.п. Некрозы – типичный симптом при стрике томата, полосчатой мозаике картофеля, «шарке» сливы. Некрозы могут возникать в результате гибели растительных клеток из-за непосредственного воздействия вирусов, а также из-за реакции сверхчувствительности, когда растение само убивает свои клетки, чтобы локализовать в них вирусного патогена и препятствовать его системному распространению.

Нарушение репродуктивных функций растений при вирусных болезнях может проявляться в виде стерильности цветков, бесплодности плодов, опадения цветков и завязей (аспермия томата, махровость смородины).

Иногда симптомами вирусных болезней бывают опухоли и наросты (разрастание жилок салата), уплощенность и ямчатость ветвей и стволов (бороздчатость древесины яблони).

Симптомы вирусных заболеваний могут изменяться по мере развития патологического процесса. В некоторых случаях на растениях, зараженных вирусами, симптомы не проявляются вообще, то есть имеет место *латентная* (бессимптомная) *инфекция*. В качестве примера можно привести бессимптомное развитие X-вируса картофеля на многих промышленных сортах этой культуры.

5. Распространение вирусов внутри растения. Вирусные частицы перемещаются из клетки в клетку по плазмодесмам, этим же путем транспортируются вирусные нуклеиновые кислоты. При поражении флоэмы вирусные частицы разносятся по всему растению с током питательных веществ (в основном сверху вниз), происходит системное заражение растения. При цветении и плодоношении наблюдается интенсивный приток питательных веществ к генеративным органам, одновременно вирусы распространяются по растению снизу вверх. В меньшей степени возможно распространение вирусов по тканям ксилемы.

6. Способы распространения фитопатогенных вирусов. Вирусы, вызывающие болезни растений, могут распространяться различными путями. Многие вирусы распространяются переносчиками (*векторами*), которые питаются или паразитируют на растении. Это главным образом насекомые, клещи, нематоды, грибы и паразитические цветковые растения (повилика).

Вирусы могут передаваться контактно-механическим путем, то есть при взаимоповреждающем контакте частей здорового и больного растений. Это происходит при соприкосновении надземных или подземных частей растений при загущенной посадке, а также в процессе ухода за растениями (обламывание пасынков, срезка цветов, сбор плодов и т.п.).

Часть вирусов (около 20 %) способна передаваться через семена, причем различают поверхностную и внутреннюю семенную инфекцию. Таким способом передаются практически все вирусы бобовых культур, вирус табачной мозаики, вирус зеленой крапчатой мозаики огурца. Некоторые вирусы

сы плодовых и ягодных культур (вирус некротической кольцевой пятнистости косточковых) могут передаваться через пыльцу.

У вегетативно размножаемых культур (картофеля, земляники, тюльпана и др.) вирусы распространяются в основном с посадочным материалом. Распространение вирусных болезней происходит при различного рода прививках (трансплантации). Этим методом передаются все известные фитопатогенные вирусы.

Единичные вирусы (вирус мозаики табака, вирус некроза табака) могут передаваться с растительными остатками, с почвой, с гидропонным раствором. Небольшое значение (для вирусов кормовых бобовых трав) имеет распространение вирусов через стебли повилики.

Некоторые фитопатогенные вирусы (вирус обыкновенной мозаики фасоли) передаются насекомыми с грызущим ротовым аппаратом: жуками, прямокрылыми, уховертками. Такая передача малоспецифична и имеет значение только для вирусов, способных сохраняться в соке больного растения.

Большинство фитопатогенных вирусов распространяется насекомыми с колюще-сосущим ротовым аппаратом. Это различные виды тлей, цикадки, белокрылки, трипсы, клопы. Клещи также могут быть переносчиками вирусов. Существуют вирусы, которые могут передаваться различными переносчиками, а для некоторых установлен только один переносчик. Среди переносчиков, в свою очередь, есть виды, передающие определенные вирусы, и виды, передающие многие вирусы; например, персиковая тля *Myzuspersicae* способна переносить несколько десятков вирусов.

В зависимости от особенностей передачи насекомыми вирусы делят на персистентные и непersistентные.

Персистентные вирусы сохраняют свою инфекционность в организме переносчика в течение нескольких дней, а иногда и в течение всей жизни вектора. Некоторые вирусы способны передаваться *трансовариально*, то есть с последующими поколениями насекомых (вирус желтой карликовости картофеля). Продолжительность питания, необходимая для приобретения переносчиком способности передавать вирус, в этом случае также увеличивается до нескольких часов. Такие вирусы тесно связаны со своими переносчиками (цикадками, реже тлями, трипсами, клопами и клещами). Попадая с соком растения в желудок насекомого-переносчика, они поступают в гемолимфу, а оттуда в слюнные железы, где могут даже размножаться (пропагативные вирусы). С этого момента переносчик становится *виروفормным*, то есть способным заразить. После линьки переносчика инфекционность сохраняется.

К персистентным относятся вирусы бронзовости томата, скручивания листьев картофеля, курчавости верхушки свеклы, желтой карликовости картофеля. Большинство персистентных вирусов заселяют флоэму и редко передаются с соком больного растения.

Неперсистентные вирусы могут быть переданы переносчиками в течение ограниченного промежутка времени, часто не более часа; в дальнейшем его виروفормность снижается. Причем переносчик, питающийся на больном растении, получает такой вирус, то есть становится виروفормным, очень быстро – с первых же секунд, реже минут. После линьки переносчика инфекционность утрачивается. Такого рода передачу часто считают механической, хотя, возможно, имеется и кратковременная биологическая связь вируса и переносчика. К непersistентным вирусам относятся Y-вирус картофеля, вирус мозаики гороха, вирус мозаики свеклы, вирус огуречной мозаики и др.

Кроме того, существуют *полуперсистентные* вирусы, способные сохраняться в теле переносчика в течение 10...100 ч без потери инфекционности. К ним относятся вирус желтухи свеклы, М-вирус картофеля, вирус тристецы цитрусовых.

Почвенные нематоды, паразитирующие на корнях растений, например, из родов *Longidorus*, *Xiphinema*, являются переносчиками вирусов сельскохозяйственных культур (мозаики резухи, кольцевой пятнистости томата, кольцевой пятнистости малины).

Имеются данные о распространении вирусов почвенными грибами: вирус некроза табака передается зооспорами *Olpidium brassicae* (Woron) Dang., вирус картофеля может передаваться зооспорами *Synchytrium endobioticum* Pers. Вирусы способны сохраняться под оболочкой зооспор гриба в почве, проникая затем вместе с ними в клетки подземных частей растения.

7. Сохранение вирусов. Биология фитопатогенных вирусов неразрывно связана с живыми клетками растений-хозяев или организмов-переносчиков. При неблагоприятных условиях вирусы сохраняются в основном в живых растениях (первичная инфекция). Вирусы плодовых, ягодных культур сохраняются в тканях растений-хозяев. Корневища многолетних сорняков (осот, бодяк) являются резервуарами многих вирусных патогенов. Местом перезимовки могут быть органы вегетативного размножения и зимующие живые части культурных растений – корнеплоды, клубни, луковицы, клубнелуковицы.

Семена могут быть источниками первичной инфекции многих вирусов бобовых культур, томата, огурца. В переносчиках (насекомые, нематоды, покоящиеся споры грибов) вирусы также могут сохраняться в неблагоприятный период, с растительными остатками и в почве – только некоторые стойкие вирусы, такие как вирус табачной мозаики и вирус зеленой крапчатости огурца.

8. Влияние окружающей среды на развитие вирусов и вирусных болезней. По отношению к факторам внешней среды фитопатогенные вирусы подразделяются на две группы: стойкие и нестойкие.

Стойкие вирусы не теряют своей инфекционности и сохраняют целостность частиц при нагревании, подкислении, длительное время сохраняются в соке, даже при большом разведении. Например, вирус табачной мозаики выдерживает 10-минутное нагревание до 80...90°C.

Нестойкие вирусы быстро инактивируются в выжатом соке растения, теряют свою инфекционность при нагревании до 35...50°C, разрушаются при химических воздействиях. К нестойким вирусам относятся вирус скручивания листьев картофеля, V-вирус картофеля, большинство вирусов плодовых и ягодных культур.

При неблагоприятных условиях окружающей среды растения ослабляются и, как правило, в них усиливается репродукция вирусов, повышается вредоносность заболевания. Недостаточная освещенность и пониженная температура способствуют увеличению вредоносности комплексного вирусного заболевания томата – стрика. Заболевание малины и земляники мозаикой сильнее проявляется при пониженных температурах (весной и осенью), а окаймление жилок крыжовника, наоборот, активизируется при повышенных температурах (летом). Неблагоприятным фактором, способствующим развитию вирусных болезней, может быть несбалансированное внесение удобрений.

9. Методы диагностики вирусов и вирусных болезней. *Визуальная диагностика* – наиболее простой метод. Хотя в ряде случаев и удается достоверно

установить вирусную природу заболевания по его внешним признакам (например, кольцевые или линейные хлоротичные узоры на молодых листьях), их идентификация затруднена частым бессимптомным (латентным) характером развития болезней. Так, большинство промышленных сортов земляники являются скрытыми носителями вирусной инфекции. С другой стороны, вирусные симптомы сходны с симптомами неинфекционных болезней, вызванных недостатком (избытком) макро- и микроэлементов (азота, магния, железа, меди, хлора). Действие гербицидов, регуляторов роста на растения при неправильном применении также может быть сходно по симптоматике с вирусными болезнями.

Установление инфекционности заболевания во многих случаях предшествует остальным методам диагностики. Для установления инфекционности вирус нужно передать на здоровое растение. Чтобы определить вирусы, распространяющиеся контактно-механическим способом, проводят инокуляцию соком больного растения. Для этого растительный материал растирают в ступке, из растертой массы отжимают сок, фильтруют и осторожно втирают в лист молодого здорового растения. Через определенное время (5...20 дней) наблюдают за развитием симптомов. Универсальный метод передачи вирусной инфекции – прививка, когда больной привой (черешок листа, верхушка побега) прививают на здоровый подвой. Редко для передачи вирусов используют насекомых-переносчиков и растение-паразит – повилику.

Метод индикаторных растений – широко распространенный метод диагностики вирусных болезней и идентификации вирусов. Он основан на использовании тест-растений (индикаторных растений), дающих четкие, часто строго специфичные по отношению к определенному виду вируса симптомы. Заражение травянистых растений-индикаторов осуществляют механической инокуляцией соком (рис. 2). Заражение проявляется в виде местных некрозов, реже системной реакцией (изменение окраски, угнетение роста). Для вируса аспермии томата в качестве индикатора можно использовать молодые растения табака (*Nicotianaglutinosa*), для диагностики X-вируса картофеля – амарант шаровидный (*Gomphrenaglobosa*). В редких случаях для заражения используют отдельные изолированные листья растений-индикаторов. Сокопереносимые вирусы переносят на индикаторные растения методом прививки. Так, для диагностики вирусов земляники используют прививку черешком листа на индикаторные клоны земляники лесной (*Fragariavesca*).

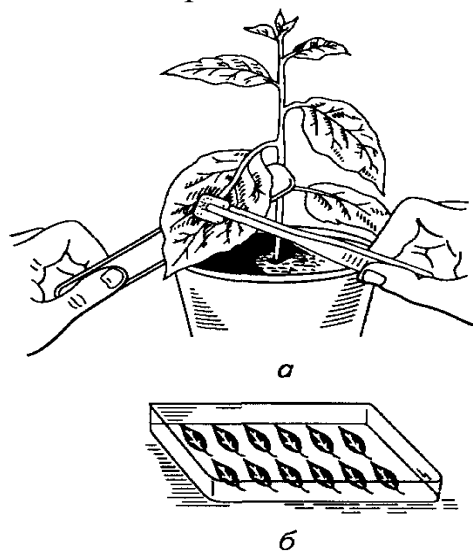


Рис. 2. Метод растений-индикаторов:
 а – инокуляция целого растения;
 б – инокуляция отдельных листьев индикаторных растений

Серологический метод широко распространен при диагностике вирусов. Если теплокровному животному, например кролику, ввести в кровь очищенный препарат растительного вируса, иммунный аппарат животного в ответ на введение чужеродного белка (антигена) начнет вырабатывать специфичные этому белку антитела, связывающие его. С помощью специальных методик эти антитела можно выделить из сыворотки крови и использовать для определения вирусов непосредственно в соке растения. В последнее время разработаны методы, которые позволяют вырабатывать антитела в культуре *reinvitro* клеток животного. В результате реакции между антителом и антигеном образуется осадок (преципитат, или серум), различимый визуально или с помощью микроскопа. В основе связи антиген – антитело лежит принцип ключа и замка, то есть она очень специфична. Каждое определение необходимо проводить в присутствии соответствующего контроля.

Практическое значение для идентификации вирусов в растении имеют следующие модификации:

- *капельный метод*. На предметном стекле каплю антисыворотки смешивают с каплей сока растения и через несколько минут оценивают реакцию под микроскопом при малом увеличении в темном поле или визуально без микроскопа. При положительной реакции заметен хлопьевидный осадок (рис. 3);



Рис. 3. Капельный метод серологической диагностики:
слева – контроль (реакция отрицательная);
справа – хлопьевидный осадок (реакция положительная)

- *метод двойной диффузии в агаровом геле* используют для определения сферических и других мелких вирусов. При этом в одни лунки, вырезанные в слое агара, в чашках Петри добавляют антисыворотку, а в другие – очищенный сок растения. Антитела и вирусные частицы диффундируют в геле навстречу друг другу и образуют в месте встречи отчетливые линии преципитации;

- при использовании *метода радиальной иммунодиффузии* антисыворотку добавляют непосредственно в агар, а лунки заполняют соком. При положительной реакции вокруг лунок образуются преципитаты в форме колец;

- *метод адсорбции* основан на том, что перед реакцией с антигеном антитела связывают каким-либо инертным материалом с крупными частицами, например латексом. При реакции с антигеном происходит хорошо заметная агглютинация всего комплекса;

- наиболее высокочувствительной, позволяющей получить количественные оценки модификацией является *иммуноферментный анализ (ИФА)*, основанный на связывании антител определенными метками – ферментами. В лунки микроплаты из полимерных материалов добавляют антисыворотку и очищенный сок, содержащий вирусы – антигены; между ними происходит первая иммунная реакция. Затем на фиксированный комплекс антиген – антитело наносят раствор антител, связанных ферментом (фосфатаза или пероксидаза); при этом меченные ферментом антитела наслаиваются на детерминанты молекул антигена и начинается вторая иммунная реакция. После добавления соответствующего ферментного субстрата происходит фермент-

ная реакция по каталитическому расщеплению субстрата, что обнаруживается с помощью фотометра по цветной реакции.

Метод электронной микроскопии дает возможность быстро получить информацию о наличии вирусных частиц в растении. С помощью электронных микроскопов на ультратонких срезах пораженных частей растений можно установить форму, строение и даже размеры вирусов. Трансмиссионный электронный микроскоп используют для серийных анализов вирусной инфекции в соке растений. С помощью иммуноэлектронной микроскопии можно обнаруживать вирусные частицы с наслоившимися антителами.

Метод гель-электрофореза основан на электрофоретическом разделении предварительно очищенных нуклеиновых кислот вируса (вириона) или его белкового компонента в полиакриламидном геле при силе тока 3 и 6 мА с последующим окрашиванием красителем зон соответственно нуклеиновых кислот или белков. При сравнении высоты полученных окрашенных линий с высотой стандартных, или маркерных, зон определяют массу (соответственно и размеры) вирусных структур.

Молекулярно-генетические методы основаны на знании строения молекулы РНК вируса или вириона. Отличаются высокой надежностью, чувствительностью, быстротой. К недостаткам этих методов относятся высокая стоимость реактивов и оборудования для проведения диагностики, а также необходимость предварительного изучения генетических кодов патогенов.

Наиболее распространенный тест – амплификация (умножение) видоспецифичных последовательностей РНК при *полимеразной цепной реакции* (ПЦР), в ходе которой отдельные химически синтезированные фрагменты РНК (праймеры), характерные только для одного вида или рода вирусов, участвуют в ферментативном воспроизведении соответствующих участков матричной РНК, выделенной из зараженного растения. Продукты ПЦР с помощью ферментов многократно клонируют (амплифицируют) при определенных режимах температур в циклическом термостате, при этом исходное число копий выбранного фрагмента РНК возрастает в миллионы раз. Затем их обнаруживают методом гель-электрофореза или иммунофлуоресценции. Несмотря на сложность и дороговизну, ПЦР-диагностика – перспективный метод, в десятки раз более чувствительный, чем иммунохимические методы. Он позволяет выявлять и идентифицировать новые вирусы и их штаммы.

Метод ДНК-зондов – другая модификация молекулярно-биологического метода, также основана на принципе комплементарности видоспецифичных последовательностей нуклеиновых кислот. Синтезируют зонды, которые «узнают» определенные нуклеотидные последовательности РНК вируса. В зависимости от выбора зондов можно дифференцировать роды, виды и штаммы вирусов.

К *методу пересадки* растений на другой участок прибегают для подтверждения или опровержения вирусной природы заболевания. Например, для определения причин хлороза растений их можно пересадить на заведомо благоприятную почву. Если заболевание неинфекционное, то через некоторое время у растений восстановится типичная зеленая окраска. При вирусном заболевании хлороз сохранится.

Метод включений – один из самых простых методов, не требующих дорогостоящего оборудования. Развитие некоторых вирусов в клетках расте-

ния сопровождается образованием в них скопления вирусных частиц (включений, или кристаллов Ивановского), которые обнаруживаются с помощью обычного светового микроскопа. Каждому виду вируса свойственна своя форма вирусных включений, образующихся обычно в клетках волосков или эпидермиса листьев. Например, для вируса табачной мозаики характерны игловидные и гексагональные кристаллы; для X-вируса картофеля и вируса мозаики пшеницы типично образование сферических аморфных тел.

Для выявления зеленой крапчатой мозаики огурца, скручивания листьев картофеля и некоторых других болезней применяют химические аналитические методы диагностики в пораженных тканях растений.

10. Защита растений от вирусных болезней. Вирусные болезни растений существенно отличаются от других инфекционных болезней. Например, размножение вирусов настолько тесно связано с обменом веществ клетки растения-хозяина, что непосредственное избирательное воздействие какими-либо препаратами на сам патоген отрицательно отражается и на растительной клетке. До сих пор не найдены химические средства защиты растений от вирусных патогенов. Многие экономически важные вирусы распространяются с помощью насекомых-переносчиков, борьба с которыми дает возможность ослабить вирусную инфекцию. Фитопатогенные вирусы передаются при любом способе вегетативного размножения, поэтому особому риску заражения подвержены вегетативно размножаемые культуры. Следует также учитывать, что определенные вирусы могут передаваться с семенами. Кроме того, при заражении фитопатогенными вирусами на растениях-хозяевах часто не появляются симптомы поражения и они становятся скрытым источником инфекции. Основное значение в защите растений от вирусных болезней имеют профилактические мероприятия.

Карантин растений – важнейшее профилактическое мероприятие. Во многих странах еще не обнаруженные, но представляющие потенциальную опасность для полезных растений вирусы являются объектами регламентированных законом государственных мероприятий по предотвращению их заноса в страну (объекты внешнего карантина). Внутренний карантин предусматривает предупреждение дальнейшего распространения и максимальную локализацию уже имеющихся на территории страны определенных вирусов. Карантинные объекты внесены в специальные списки. Страны-экспортеры растительной продукции обязаны соблюдать карантинные правила. Статус объектов внешнего карантина в России имеют, например, андийские вирусы картофеля, вирус пятнистого увядания томата, тристецы цитрусовых, некротического пожелтения жилок сахарной свеклы. К объектам внутреннего карантина в нашей стране относятся вирусы «шарки» сливы, кольцевой пятнистости томата, окаймления жилок земляники и др. При импорте растений в сертификационном свидетельстве должно быть подтверждено, что материал не содержит карантинных объектов. Эффективность мероприятий внешнего и внутреннего карантина зависит от надежности и быстроты методов идентификации вирусов.

Получение и использование оздоровленного от вирусов семенного и посадочного материала – еще один метод защиты растений. Для контроля за состоянием семеноводческих посевов и маточных насаждений в питомниках регулярно проводят фитосанитарные обследования с выбраковкой растений, зараженных вирусами. Визуальную оценку, как правило, дополняют лабора-

торными массовыми анализами (серологическими, ПЦР, индикаторными и др.). Разработаны эффективные методики определения и идентификации вирусов непосредственно в семенном материале.

Для обеззараживания семян некоторых культур от вирусов применяют тепловую обработку. Прогревание семян проводят при возможном заражении эндосперма, когда протравливание бесполезно. Для получения незараженного посадочного материала многих вегетативно размножаемых культур используют также методы водной или суховоздушной термотерапии, если вирусы являются термолабильными.

Более надежен метод культуры верхушечных (апикальных) меристем, широко применяемый для оздоровления от вирусов картофеля, земляники, смородины, крыжовника, гвоздики и других растений. Метод основан на том, что в верхушечные меристемы растений вирусы не проникают (или их размножение там затруднено). Из недифференцированной ткани растения на искусственной питательной среде в стерильных условиях можно регенерировать целое растение, сохранив его сорточистоту. При этом велика достоверность того, что оно будет безвирусным. Полученные таким способом растения высаживают в почву, тестируют на наличие вирусов и используют как маточные для дальнейшего размножения. Лучший эффект оздоровления от вирусных инфекций получают при комбинировании метода культуры верхушечных меристем с предварительной термотерапией или химиотерапией. В последнем случае в питательную среду для культивирования меристем вводят противовирусные добавки (гликопротеиды, полисахариды, нуклеиновые кислоты, антибиотики высших растений) или обрабатывают ими исходные растения – доноры меристем.

Селекционный метод используют для защиты от вирусных болезней не так широко, как для защиты от других патогенов. Однако имеются определенные успехи, например, по созданию гибридов томата, устойчивых к вирусу табачной мозаики, сортов сливы, устойчивых к вирусу «шарки». При этом селекционеры стремятся вывести новые сорта, устойчивые не только к вирусу, но и к его переносчику. Большое значение придают выведению толерантных (выносливых) сортов, в которых наблюдаются неполное системное распространение вирусов, пониженная их концентрация, бессимптомный характер проявления болезни, отсутствие снижения продуктивности растений (сорта свеклы, толерантные к вирусу слабого пожелтения).

Борьба с переносчиками – важное направление борьбы с вирусными болезнями. Необходимо предотвратить или максимально снизить вероятность передачи и последующего распространения вирусной инфекции живыми организмами-переносчиками. Основную роль в распространении вирусов играют насекомые, чаще тли, цикадки, белокрылки, трипсы. Их уничтожают преимущественно химическим методом с помощью инсектицидов непосредственно в посадках растений или на межах, обочинах дорог, в защитных полосах. Выбор оптимальных сроков посева, густоты стояния растений, изоляция растений под пленкой и другие подобные способы дают возможность эффективно защищать растения от распространяемых переносчиками вирусов. Против нематод-переносчиков проводят профилактическую дезинфекцию почвенного субстрата перед посадкой растений.

Агротехнические мероприятия, включающие уничтожение падалицы семян, растительных остатков, пространственную изоляцию поражаемых

культур, маточных и товарных насаждений; уничтожение сорняков-резерваторов вирусной инфекции, имеют очень большое значение в предотвращении вирусных заболеваний.

Преиммунизация основана на несовместимости родственных видов или штаммов вирусов. Растения, искусственно зараженные слабоагрессивным штаммом вируса, впоследствии становятся невосприимчивыми к вредоносным агрессивным штаммам того же вируса. Метод показал хорошие результаты при вакцинации (преиммунизации) тепличной культуры томата слабыми (авирулентными) штаммами вируса табачной мозаики для защиты от агрессивных штаммов этого вируса. Но в целом преиммунизация не получила широкого применения из-за возможности появления изменчивости патогена, усиления его вредоносности при совместном заражении с другими патогенами.

Из организационно-хозяйственных мероприятий особое внимание следует уделять дезинфекции (в растворе пероксида водорода, перманганата калия, спирта, тепловой обработкой) орудий труда, используемых при уходе за растениями, особенно режущих инструментов, так как многие экономически значимые вирусы передаются контактным путем. Желательно закреплять за отдельными блоками теплиц с растениями постоянных рабочих, имеющих сменную обувь и одежду. Перед входом в теплицы помещают дезинфекционные коврики. Регулярно проводят визуальные обследования растений.

11. Вироиды – возбудители болезней растений. К этой группе фитопатогенов относят вирусоподобные инфекционные агенты, которые не образуют характерных для вирусов нуклеопротеидных частиц. Они представляют собой только низкомолекулярную циклическую одноцепочную РНК, являющуюся носителем инфекционности и использующую для своей репликации биосинтетическую систему клетки растения-хозяина. Приоритет открытия вироидов принадлежит Теодору О. Динеру, который в 1971 г. при изучении веретеновидных клубней картофеля установил новый тип возбудителей, по свойствам отличающихся от вирусов.

Известны такие вироидные заболевания, как веретеновидность (готика) картофеля, экзокортис цитрусовых, карликовость хризантем, бледноплодность огурца, хлоротичная крапчатость огурца, карликовость хмеля и др. Основные симптомы вироидных болезней: угнетение роста растения или его отдельных органов, изменение окраски (хлороз, антоцианоз), деформация различных органов. Вироиды отличаются высокой инфекционностью, стойкостью к химическим и термическим воздействиям. Они распространяются с посадочным материалом, с семенами, контактно-механическим путем. К основным методам диагностики вироидов относят визуальную диагностику, метод гель-электрофореза, метод растений-индикаторов, электронную микроскопию, метод ПЦР. Защита растений от вироидных болезней сходна с защитой их от вирусных патогенов. Основной упор должен быть сделан на профилактические мероприятия, предотвращающие заражение растения вироидами и их дальнейшее распространение (использование здорового посадочного и семенного материала, устойчивых сортов, дезинфекция режущих инструментов, применяемых при уходе). Против вироидов практически неэффективны культура верхушечных меристем *in vitro* и термотерапия. Многие вопросы, связанные с вироидными патогенами, еще не выяснены, требуются дальнейшие исследования.

ТЕМА 5. БАКТЕРИИ И ФИТОПЛАЗМЫ

1. Биологическая характеристика бактерий.
2. Систематика фитопатогенных бактерий.
3. Распространение и источники первичной инфекции.
4. Симптомы бактериозов.
5. Диагностика бактериальных болезней.
6. Защита растений от бактериозов.
7. Актиномицеты.
8. Фитоплазмы.

Фитопатогенные бактерии и фитоплазмы относят к прокариотам, то есть к организмам, не имеющим настоящего ядра. Одна или две хромосомы у этих организмов занимают область цитоплазмы, называемую нуклеоидом.

По строению клеточной стенки они существенно отличаются от ядерных организмов – эукариот. В составе клеточных стенок прокариот, как правило, отсутствуют хитин и целлюлоза, характерные для грибных или растительных клеток. Опорный каркас их клеточных стенок образован муреином и другими гликопептидами, а капсула – полисахаридами.

1. Биологическая характеристика бактерий. Из более чем 3000 известных видов бактерий около 100 вызывают болезни растений. Бактерии – одноклеточные организмы. Длина бактериальной клетки 1...3 мкм, ширина 0,3...0,6 мкм. Почти все фитопатогенные бактерии имеют палочковидную форму (исключение *Streptomyces*, которым свойственно нитчатое строение). Большинство фитопатогенных бактерий подвижно благодаря наличию жгутиков, неподвижных форм немного. Бактерии могут иметь один или несколько жгутиков. В зависимости от характера расположения жгутиков все подвижные бактерии делят на *монотрихов* – с одним полярным жгутиком, *лофотрихов* – с пучком жгутиков на одном из концов клетки и *перитрихов* – со жгутиками, расположенными по всей поверхности клетки (рис. 4). У большинства подвижных фитопатогенных бактерий жгутики полярные, реже встречается перитрихиальное их расположение.

Нуклеоид бактериальной клетки состоит из ДНК и небольшого числа связанных с ней белков; он распределен в цитоплазме рядом с цитоплазматической мембраной. Бактериальная клетка окружена сравнительно толстой многослойной оболочкой – клеточной стенкой, внутренний опорный слой которой придает бактерии определенную форму.

При особых условиях среды, например, под влиянием антибиотиков, у некоторых видов образуются так называемые L-формы без клеточных стенок, которые затем могут восстанавливать первоначальное строение.

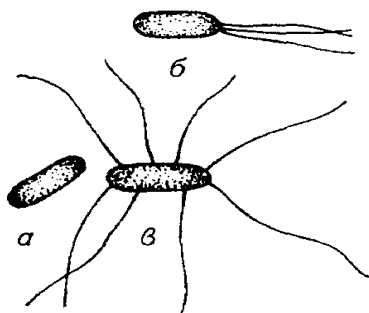


Рис. 4. Типы жгутикования у бактерий:
а – без жгутиков; б – полярные жгутики;
в – перитрихиальные жгутики

Оболочка некоторых фитопатогенных бактерий покрыта тонким слизистым слоем из экзополисахаридов, который обладает способностью разбухать, в результате чего на поверхности образуется желатиноподобный чехол, или капсула. Слизистая капсула имеет большое значение для выживания бактерий в неблагоприятных условиях: они становятся устойчивыми к действию солнечных лучей, химических веществ и к другим факторам. Во влажную погоду бактериальные клетки накапливаются на поверхности пораженных органов растений в виде слизи или экссудата.

На особенностях строения клеточной стенки бактерий основан важный метод диагностики – окраска по Граму. При этом бактериальные клетки окрашивают растворами кристаллвиолета и йода, а затем обесцвечивают этиловым спиртом, после чего у одних видов краситель вымывается из стенок и они обесцвечиваются, а у других прочно связывается и они остаются синими. Бактерии, удерживающие краситель, называют *грамположительными*, а обесцвечивающиеся – *грамотрицательными*. Почти все фитопатогенные бактерии грамотрицательны; лишь виды родов *Clavibacter*, *Bacillus* и *Streptomyces* дают положительную реакцию.

Фитопатогенные бактерии начинают размножаться при температуре 5...10°C, оптимальная температура для размножения 25...30°C, прекращается оно при 33...40°C. В отличие от грибов, для роста которых благоприятна кислая среда, фитопатогенным бактериям для активной жизнедеятельности нужна нейтральная или слабощелочная среда.

По характеру питания фитопатогенные бактерии – гетеротрофы, способные расти на питательных средах. На твердых питательных средах бактерии образуют колонии, окраска, форма, поверхность которых типичны для данного вида или штамма.

Фитопатогенные бактерии синтезируют два типа пигментов: водонерастворимые, которые не выделяются в питательную среду, и водорастворимые, диффундирующие в нее. Водонерастворимые пигменты придают бактериальным колониям характерную окраску, например, колонии *Xanthomonas* имеют желтое окрашивание. Растворимые красящие вещества типичны для некоторых видов рода *Pseudomonas*: они выделяют зеленоватый флуоресцирующий пигмент и вызывают в ультрафиолетовом свете хорошо видимую флуоресценцию, вследствие чего эти виды и называют флуоресцирующими псевдомонадами.

Патогенные свойства бактерий связаны с активностью их ферментов и токсинов. Большинство фитопатогенных бактерий содержат ферменты, растворяющие срединные пластинки клеточной ткани – пектиназы, протопектиназы, полигалактуроназы. Особенно высокой активностью отличаются ферменты возбудителей гнилей. Патогенные бактерии могут выделять токсины. Воздействуя на растение, эти вещества нарушают его ферментативные системы и вызывают отмирание или увядание пораженных тканей и органов.

У фитопатогенных бактерий преобладает бесполое размножение путем деления материнской клетки пополам. Поразительна скорость размножения бактерий. При благоприятных условиях бактерии могут делиться каждые 20...50 мин, поэтому многие бактериальные болезни имеют очень короткий инкубационный период.

Бактериям, как и всем живым организмам, свойственна изменчивость: у них постоянно возникают формы с новыми признаками, в том числе и патогенными. Наследственные изменения происходят в результате мутаций, рекомбинаций и горизонтального переноса наследственной информации: трансформации, трансдукции и конъюгации.

Простейшая форма горизонтального переноса генетического материала – это *трансформация*, при которой ДНК, выделенная клетками одного штамма бактерий, поглощается живыми клетками другого штамма и включается в их геном. При *трансдукции* генетическое вещество передается из одной бактериальной клетки в другую при помощи бактериофага – вируса бактерии. При *конъюгации* происходят контакт бактериальных клеток и передача наследственного фактора из одной клетки – донора в другую – реципиент. Мутации под влиянием облучения или химических веществ могут происходить в любой части молекулы ДНК. Мутации могут проявляться в изменениях морфологии колонии и клеток, их окраски, вирулентности и т.д.

2. Систематика фитопатогенных бактерий. Согласно современной классификации бактерий фитопатогенные виды находятся в следующих таксонах.

1. Отдел **Firmicutes** (грамположительные).

Род *Bacillus* – подвижные, спорообразующие, с перитрихальным жгутикованием. Например, *Bacillus pumilus* Meyer et Gottheil – возбудитель бактериальной пятнистости листьев свеклы.

Род *Clavibacter* (синоним – *Corynebacterium*) – неподвижные бактерии, образующие цепочки. Наиболее вредоносные виды: *C. michiganensis* subsp. *michiganensis* (Smith) Davis et al. – возбудитель бактериального рака томата; *C. Michiganensis* subsp. *sepedonicus* (Spieckermann et Kotthoff) Davis et al. – возбудитель кольцевой гнили картофеля.

Род *Streptomyces*. Формируют тонкий разветвленный мицелий со спорами. Из вредоносных видов следует отметить *Streptomyces scabiei* Lambert et Loria – возбудителя обыкновенной парши картофеля.

Класс Mollicutes. К этому классу относятся фитоплазмы.

2. Отдел **Proteobacteria** (грамотрицательные).

Семейство Enterobacteriaceae. Подвижные, с перитриальным жгутикованием, факультативные аэробы.

Род *Erwinia*. Вызывают некрозы и увядания. Наиболее вредоносный вид – *E. amylovora* (Burrill) Winsl. et al. – возбудитель бактериального ожога плодовых.

Род *Pectobacterium*. Вызывают некрозы и мокрые гнили различных растений. Наиболее вредоносные возбудители болезней: *P. carotovorum* subsp. *carotovorum* (van Hall) Hauben – вызывает мокрую гниль клубней картофеля и слизистый бактериоз капусты; *P. carotovorum* subsp. *atrosepticum* (Jones) Hauben – вызывает черную ножку картофеля.

Род *Pantoea*. Вызывают листовые пятнистости, израстания и другие поражения. Наиболее значимый вид – *Pantoea stewartii* subsp. *stewartii* (Smith) Mergaert et al. – возбудитель бактериального увядания кукурузы.

Семейство Ralstoniaceae. Наиболее важный в экономическом отношении вид – *R. solanacearum* (Smith) Yabuuchi et al. – возбудитель бурой гнили картофеля и увядания многих культур.

Семейство Pseudomonadaceae. Грамотрицательные подвижные палочки с полярными жгутиками. Синтезируют водорастворимый флуоресцирующий пигмент и различные токсины. Род *Pseudomonas* включает около 50 видов, многие из которых фитопатогенны. Наиболее вредоносные возбудители болезней растений относятся к виду *Pseudomonas syringae*: *P. syringae* pv. *Atrofaciens* Stevens – вызывает бурый бактериоз злаков; *P. syringae* pv. *lachrymans* (Sm. et Br.) Carsner – вызывает угловатую пятнистость листьев огурца; *P. syringae* pv. *syringae* van Hall – вызывает листовые пятнистости многих видов растений.

Семейство Xanthomonadaceae. Бактерии рода *Xanthomonas* вызывают заболевания более 400 видов растений. Синтезируют желтый пигмент. Наиболее вредоносные возбудители болезней: *Xanthomonas campestris* sp. *campestris* (Pammel) Dows. – вызывает сосудистый бактериоз капусты; *X. translucens* sp. *translucens* (Jones et al.) Dye – вызывает черный бактериоз пшеницы.

Семейство Burkholderiaceae. Один из наиболее вредоносных возбудителей болезней – *Burkholderia cepacia* (Palleroniet Holmes) Yabuuchi et al. – вызывает бактериоз лука и чеснока.

Семейство Rhizobiaceae. Грамотрицательные, подвижные благодаря полярным жгутикам. Среди фитопатогенов наиболее известен в связи с высокой вредоносностью вид *Agrobacterium tumefaciens* Sm. et Towns – возбудитель корневого рака плодовых, винограда и рака корнеплодов свеклы.

3. Распространение и источники первичной инфекции. Бактерии не способны проникать непосредственно через покровную растительную ткань. Они попадают в растение через механические повреждения либо через естественные отверстия: устьица, гидатоды (водные поры), чечевички и цветки.

Особое значение для проникновения бактерий в растения имеет влажность воздуха: высокая влажность воздуха или наличие капельно-жидкой влаги на поверхности растения способствуют заражению. Оптимальная температура для размножения большинства фитопатогенных бактерий 25...30°C. Сочетание повышенной влажности воздуха с оптимальной температурой благоприятствует проникновению бактерий и последующему развитию заболевания. Продолжительность инкубационного периода при бактериозах также существенно зависит от условий внешней среды и варьирует от нескольких дней до нескольких месяцев.

Многие бактерии способны передвигаться по сосудистой системе растения, что обеспечивает быстрое распространение возбудителей и проникновение их в семена. В период вегетации бактерии передаются от растения к растению насекомыми, человеком, ветром, водой. При влажной погоде в зоне некрозов часто появляются экссудаты, содержащие огромное количество бактерий, которые могут переноситься на соседние растения с каплями дождя, ветром, с помощью насекомых, а также при контакте растений. Переносчиками бактерий на большие расстояния могут быть птицы. Так, возбудитель бактериального ожога плодовых (*Erwinia amylovora*) переносят из страны в страну птицы во время сезонных перелетов.

Фитопатогенные бактерии распространяются и с орудиями труда (машины, ножи), тарой и др. Они сохраняются в зараженных семенах, посадочном материале, в растительных остатках, реже в почве.

В послеуборочных растительных остатках фитопатогенные бактерии могут сохраняться до полной их минерализации. Чем медленнее идет процесс разрушения растительных остатков, тем дольше бактерии сохраняют жизнеспособность. После разрушения растительных остатков в почве фитопатогенные бактерии быстро погибают, так как их подавляют антагонисты – почвенные микроорганизмы. Исключение составляют лишь возбудители корневого рака плодовых (*Agrobacterium tumefaciens* Conn), бактериального увядания [*Ralstonia solanacearum* (Smith) Yabuuchi et al.], обыкновенной парши картофеля (*Streptomyces scabiei* Lambert et Loria) и некоторые другие виды бактерий, способные сохраняться в почве в течение нескольких лет.

Для многочисленных видов фитопатогенных бактерий характерна способность сохраняться определенное время эпифитно на поверхности растений и латентно в их тканях.

Некоторые фитопатогенные бактерии могут сохраняться также в теле насекомых, например, возбудитель слизистого бактериоза капусты [*Pectobacterium carotovorum* subsp. *carotovorum* (VanHall) Hauben] сохраняется в личинках капустной мухи, а *P. chrysanthemipv. chrysanthemi* (Burkholder et al.) Brenner et al., Hauben et al. – в личинках и взрослых особях тли.

4. Симптомы бактериозов. По воздействию бактерий на растения и степени поражения тканей все бактериозы делят на два типа: диффузные, или системные, и местные, или локальные.

При *диффузных* бактериозах возбудитель проникает в сосудистую систему растения, распространяется в проводящих пучках и прилегающих к ним тканях. При этом нарушается нормальный процесс поступления в растение воды, и оно увядает. Иногда причиной увядания становится отравление токсинами бактерий. К этому типу болезней относятся сосудистый бактериоз капусты (*Xanthomonas campestris* sp. *campestris*), кольцевая гниль картофеля (*Clavibacter michiganensis* subsp. *sepedonicus*), бактериальный рак томата (*Clavibacter michiganensis* subsp. *michiganensis*).

Местные бактериозы проявляются в поражении паренхимных тканей отдельных органов растений – листьев, плодов, побегов и т.д. Основные их симптомы: некроз, хлороз, гниль, опухоль и парша.

Формы некрозов могут быть различными. Так, некроз при угловатой пятнистости листьев огурца (возбудитель *Pseudomonas syringae* sp. *lachrymans*) ограничен тонкими жилками листовых пластинок, вследствие чего приобретает угловатую форму. Некрозы могут иметь также округлую и другие формы.

При поражении бактериями сочных, богатых углеводами паренхимных тканей – клубней, плодов, корнеплодов, – болезнь проявляется в виде мокрых гнилей. При этом под действием экзоферментов пектиназ разрушается межклеточное вещество, вследствие чего пораженная ткань превращается в мягкую кашицеобразную массу с характерным неприятным запахом. Такой симптом проявляется при слизистом бактериозе капусты и мокрой гнили картофеля [*Pectobacterium carotovorum* subsp. *carotovorum* (vanHall) Hauben] и других заболеваниях.

Хлорозы при бактериальных инфекциях часто появляются на ранних стадиях заболевания или возникают вокруг некрозов.

Образование опухолей, галлов в результате бактериальной инфекции наблюдается вследствие усиленного деления меристематических клеток. Этот симптом наблюдается при корневом бактериальном раке плодовых, винограда и других культур (*Agrobacterium tumefaciens*), туберкулезе свеклы [*Xanthomonas beticola* (Smith et al.) Savulescu].

5. Диагностика бактериальных болезней. Для диагностики бактериозов используют следующие методы.

• *Визуальный анализ симптомов.* Точно определить заболевание на основании симптомов можно лишь в редких случаях, когда симптомы носят специфический характер. На бактериальную природу некрозов часто указывает наличие экссудата. Для стимулирования его проявления пораженные части растений помещают во влажную камеру.

• *Микроскопический с использованием окрашивания.* Микроскопический препарат готовят из пораженной ткани растения, для чего используют

пограничные участки между пораженной и здоровой тканью. Проведение окрашивания (например, по Граму) облегчает распознавание бактериальных клеток в ткани растения-хозяина.

- *Микробиологический*. Заключается в изоляции возбудителя из пораженных тканей на искусственные питательные среды. При этом необходимо установить патогенность изолятов бактерий, то есть их способность вызывать на искусственно инфицированных растениях те же симптомы, какие были на исследуемом растении при естественном поражении. При этом действуют в соответствии с правилом Роберта Коха, названным триадой Коха. Метод включает три основных этапа: выделение возбудителя, заражение растения и снова выделение возбудителя.

- *Серологический*. Сущность метода такая же, как при диагностике вирусов. Сложность серологической диагностики бактерий состоит в том, что у бактериальной клетки имеются белки, не только специфичные для вида, но и общие для рода и семейства бактерий. Поэтому для получения специфичной антисыворотки используют лишь видоспецифичные белки (антигены). Наиболее часто применяют такие серологические методы, как иммуноферментный анализ и реакцию иммунофлуоресценции.

- *Молекулярный*. Среди нескольких диагностических методов, в которых используется полиморфизм молекулы ДНК бактерий, наиболее распространен метод амплификации (умножения) видоспецифичных последовательностей ДНК при полимеразной цепной реакции (ПЦР). В ходе этой реакции фрагменты ДНК, характерные только для одного вида бактерии, избирательно синтезируются ферментом полимеразой до количества, в тысячи и миллионы раз превышающего исходное число копий выбранного фрагмента ДНК. Далее фрагмент обнаруживают с помощью электрофореза в агарозном геле или по флуоресценции исходного раствора. Метод отличается высокой чувствительностью (теоретически достаточно 1 копии бактериальной ДНК), быстротой (до 2...3 ч), высокой надежностью. К недостаткам метода относят высокую стоимость реактивов и оборудования для проведения ПЦР, а также необходимость предварительного изучения разнообразия ДНК фитопатогенных бактерий.

6. Защита растений от бактериозов. Семена могут быть источником первичной инфекции, поэтому необходимо их обеззараживать. Например, против сосудистого бактериоза капусты применяют гидротермическую обработку семян (погружение на 20 мин в воду с температурой 50°C), протравливание фитолавином-300, планризом. Необходимо выращивать здоровый семенной материал, поэтому все мероприятия по борьбе с бактериозами особенно важно осуществлять на семеноводческих посевах.

При вегетативном размножении принимают меры для получения здоровых маточных растений. Здоровый посадочный материал от зараженных бактериозом материнских растений получают при помощи культуры меристемной ткани. Этот метод широко используют, в частности, для получения посадочного материала, оздоровленного от возбудителей черной ножки [*Pectobacterium carotovorum* subsp. *atrosepticum* (Jones) Hauben] и кольцевой гнили (*Clavibacter michiganensis* subsp. *sepedonicus* Davis et al.). При размножении посадочного материала применяют выбраковку пораженных растений с использованием визуального и других методов диагностики.

Чтобы ускорить минерализацию зараженных растительных остатков, их запахивают. Для подавления источников инфекции в почве возделывают

культуры в севообороте, исключая из него на несколько лет поражаемую культуру. Существенно уменьшить распространение болезни можно, осуществляя мероприятия по борьбе с насекомыми-переносчиками.

Химический метод в борьбе с бактериозами применяют ограниченно. Для обработки растений используют антибиотики (фитолавин-300) и биологические препараты на основе антагонистических штаммов бактерий (планриз, бактофит) или бактериофагов.

Значительную роль в защите растений от бактериозов играет использование устойчивых сортов.

7. Актиномицеты. По систематике Берги актиномицеты входят в особую группу бактерий. В отличие от других бактерий вегетативное тело у актиномицетов представлено очень тонкими, ветвящимися, лучисто разрастающимися во все стороны тонкими гифами. Совокупность таких гиф называют, как и у грибов, *мицелием*.

Размножаются актиномицеты участками мицелия или спорами, образующимися на специальных органах – *спорносоцах*. В культуре актиномицеты образуют мелкие (диаметром около 10 мм) колонии, сначала кожистой или маслянистой консистенции, позднее покрытые воздушным мицелием. Споры прорастают ростком, как и конидии грибов.

Актиномицеты являются продуцентами многих известных антибиотиков, которые подавляют рост грибов, бактерий и других микроорганизмов. Некоторые препараты, созданные на основе антибиотиков актиномицетного происхождения (фитолавин-300), широко используют в биологической защите растений от болезней.

Болезни растений вызывают виды рода *Streptomyces*. Наибольшее значение имеет вид *S. scabies*, вызывающий обыкновенную паршу клубней картофеля, корнеплодов редиса и других растений. При этом на пораженных органах формируются небольшие бородавки, происходит опробковение пораженной ткани, образуются язвы. При сильном поражении паршой язвы сливаются и весь клубень покрывается коростой. Актиномицеты, вызывающие обыкновенную паршу клубней, накапливаются в почве и сохраняются на пораженных клубнях, в язвах, трещинах.

В защите сельскохозяйственных культур от актиномикозов большое значение имеют приемы, предотвращающие накопление фитопатогенных видов в почве, правильный режим известкования кислых почв (так как актиномицеты предпочитают слабощелочную реакцию среды), протравливание посадочного материала и севооборот.

8. Фитоплазмы. Фитоплазмы – бактерии, родственные грамположительным Firmicutes, отличающиеся высокой приспособленностью к растению-хозяину, малым размером хромосомы и отсутствием плотной клеточной стенки. На плотных средах они образуют мелкие специфические колонии, по виду напоминающие яичницу-глазунью.

Фитоплазмы размножаются почкованием или бинарным делением. Эти организмы очень вредоносны. Пораженные ими растения часто вообще не дают урожая или он резко снижается. Это объясняется тем, что при фитоплазмозах нарушаются рост и развитие растений, наблюдается карликовость. Другие характерные симптомы фитоплазменных болезней – патологические изменения генеративных органов, проявляющиеся в позеленении цветков (столбур пасленовых)

либо в превращении их в листовидные образования (филлодия клевера и др.), «ведьмины метлы», возникающие в результате усиленного побегообразования.

Фитоплазмы заселяют в основном флоэму, распространяются по растению системно. Многие виды имеют широкую филогенетическую специализацию (например, возбудитель желтухи астр заражает также морковь, сельдерей, землянику и многие другие растения). Столбур пасленовых поражает растения семейства Пасленовые, а также сорные растения других семейств, например вьюнок, молочай, бодяк и др.

Переносчиками фитоплазм являются в основном цикадки, листоблошки, трипсы и клещи. Некоторые паразиты размножаются в организме насекомого-переносчика. Такое насекомое приобретает способность передавать инфекцию не сразу после питания на больном растении, а через определенный период, в течение которого фитопlasма размножается в организме насекомого. Фитоплазмы могут сохраняться только в живых тканях растения: в клубнях, корнеплодах, луковицах, корнях, корневищах многолетних сорняков, дикорастущих растений.

ТЕМА 6. ГРИБЫ

- 1. Грибы – возбудители болезней растений.**
- 2. Размножение грибов.**
- 3. Сохранение и распространение грибов.**
- 4. Условия окружающей среды и развитие грибов.**
- 5. Специализация грибов.**
- 6. Систематика грибов.**

1. Грибы – возбудители болезней растений. Грибы представляют собой обособленную группу организмов с нитчатым строением вегетативного тела и настоящими ядрами. Это гетеротрофные организмы, отличающиеся слабодифференцированными тканями и размножающиеся при помощи спор.

Насчитывают приблизительно 120 тыс. видов грибов, среди которых довольно много возбудителей болезней растений. Грибы выделены в отдельное царство, занимающее промежуточное положение между растениями и животными. От растений они отличаются гетеротрофным способом питания, наличием у большей части грибов в клеточных оболочках хитина, содержанием в продуктах обмена веществ мочевины и образованием запасного вещества гликогена.

Грибы выполняют важную санитарную функцию – они способны минерализовать органические соединения, преимущественно растительного происхождения. Грибы служат источником получения ценных антибиотиков и физиологически активных веществ. Общеизвестна роль ферментативной активности некоторых грибов, используемых в хлебопечении, пивоварении, виноделии и в других технологических процессах.

Хотя грибы можно обособить от других организмов, они все же не представляют собой однородную монофилетичную группу. К грибам, описываемым в настоящем учебнике, отнесены и «истинные грибы», и «грибоподобные протесты».

Вегетативное тело грибов составляет *мицелий* (грибница), который у большинства представителей состоит из ветвящихся гиф. Мицелиальные гифы могут быть одноклеточными, но многоядерными или многоклеточными септированными. У части грибоподобных протестов вегетативное тело представлено *плазмодием* – комочком цитоплазмы. Чаще всего мицелий грибов бесцветный, но у некоторых видов он может быть окрашен в коричневый, серый, желтый, розовый, зеленоватый цвет или иметь близкие оттенки.

Клетки большинства грибов защищены твердой оболочкой, содержащей главным образом углеводы, азотистые соединения и жировые вещества. Клеточная оболочка защищает содержимое клетки от воздействия внешней среды, но в то же время через нее осуществляется и обмен веществ. Строение, состав и свойства клеточной оболочки зависят от функции грибных клеток и от вида гриба. Наружные слои клеточной оболочки, особенно у спор грибов, кутиinizированы, что придает им устойчивость к воздействию неблагоприятных условий внешней среды.

Внутри клетки имеются ядро (или ядра), вакуоли, митохондрии, рибосомы и другие включения, окруженные полупроницаемой мембраной. Через мембрану в клетку поступают вещества из окружающей среды и выделяются продукты метаболизма.

Мицелий фитопатогенных грибов может быть поверхностным (экзогенным) или погруженным в субстрат (эндогенным). В свою очередь, эндогенный мицелий бывает внутриклеточный, или интрацеллюлярный и межклеточный, или интерцеллюлярный. Грибы поглощают питательные вещества при помощи *гаусторий*, или присосок. Это обычно отростки гиф, проникающие внутрь клеток растения-хозяина и представляющие собой специализированные органы грибов.

В процессе эволюционного развития грибы выработали способность видоизменять мицелий в зависимости от условий среды обитания. Наиболее часто встречаются следующие видоизменения мицелия.

Хламидоспоры – клетки с толстыми оболочками, образующиеся при распаде мицелия в результате неблагоприятных условий внешней среды.

Геммы – клетки мицелия, по способу образования напоминающие хламидоспоры, но отличающиеся непостоянством размера и формы. Как и хламидоспоры, они способны длительное время сохраняться, а при благоприятных условиях прорасти мицелием.

Оидии – округлые или удлинённые клетки с тонкой оболочкой, образующиеся в результате распада и обособления отдельных ветвей мицелия. Сохраняются непродолжительное время, прорастают обычно мицелием.

Бластоспоры – почкующийся мицелий. Представляет собой маленькие выросты на поверхности округлившись и обособленных клеток мицелия. Постепенно они увеличиваются, отделяются от материнской клетки и снова начинают почковаться. Бластоспоры встречаются в цикле развития дрожжевых и некоторых других голосумчатых грибов.

Тяжи (шнуры) – шнуровидные образования, состоящие из параллельно расположенных и частично сросшихся в продольном направлении гиф.

Ризоморфы – ветвящееся сплетение мицелия с темноокрашенными поверхностными гифами. Наружные гифы ризоморф обычно отмершие, темные, толстостенные, а внутренние – бесцветные, тонкостенные, живые. Ризоморфы служат для распространения гриба и передвижения питательных веществ, устойчивы к неблагоприятным условиям и способны долго сохранять жизнеспособность. Типичные ризоморфы характерны для известного гриба опенка (*Armillariella mellea*).

Мицелиальные пленки – плотные сплетения мицелия, развивающиеся на поверхности или внутри питательного субстрата. У древоразрушающих трутовиков пленки формируются в трещинах древесины пораженных деревьев и достигают толщины 10...15 мм. По внешнему виду мицелиальные пленки напоминают замшу.

Склероции – плотные переплетения гиф округлой или вытянутой формы, размером от десятых долей миллиметра до нескольких сантиметров (чаще с горошину). Мицелий наружной части склероция обычно темноокрашенный, толсто-стенный. Внутренняя часть склероция состоит из сильно обезвоженных, тонких, бесцветных гиф, богатых питательными веществами. Это наиболее часто встречающееся видоизменение мицелия служит для сохранения грибов в неблагоприятных условиях. Склероции прорастают мицелием или плодовыми телами.

Мицелиальные стромы – мясистые сплетения гиф.

2. Размножение грибов. Грибы размножаются вегетативным и репродуктивным способами. Вегетативное размножение осуществляется неспециализированными или малоспециализированными частями мицелия. Оно может происходить при помощи частиц или обрывков грибницы, которые дают начало новому мицелию. Этот простой способ размножения грибов довольно широко распространен в природе; его используют также при искусственном разведении грибов, например шампиньона, вешенки, и при пересевах чистых культур в лабораториях. Более специализированными частями вегетативного размножения грибов являются образования грибницы, которые обособляются на отдельные клетки и легко отделяются. К таким органам вегетативного размножения относятся хламидоспоры, оидии и геммы (рис. 5).

Репродуктивное размножение может быть бесполом и половым.

При *бесполом* размножении образуются особые споры на специальных обособленных ветвях мицелия. По происхождению споры бесполого размножения могут быть эндогенными и экзогенными. Эндогенные споры образуются внутри особых клеток – спорангиев, а у низших грибов – зооспорангиев (рис. 6). Спорангии и зооспорангии формируются на особых ветвях мицелия, называемых спорангиеносцами и зооспорангиеносцами. При образовании спорангия кончик спорангиеносца постепенно утолщается, увеличивается в размере и отделяется перегородкой. Протоплазма этого образования с большим числом ядер распадается на многочисленные части, которые превращаются в одноклеточные споры эндогенного бесполого происхождения. Из разрушенного спорангия споры распространяются с токами воздуха и могут дать начало новому развитию мицелия. Так размножается, например, гриб рода *Mucor*.

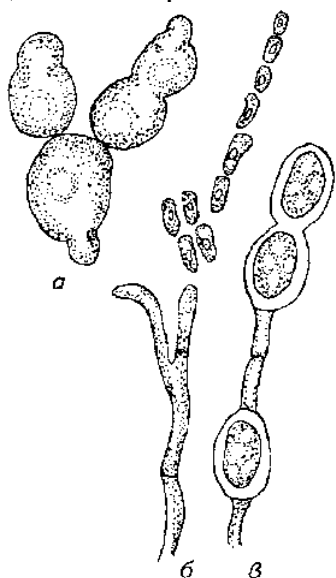


Рис. 5. Вегетативное размножение грибов:
а – бластоспоры; б – оидии;
в – хламидоспоры

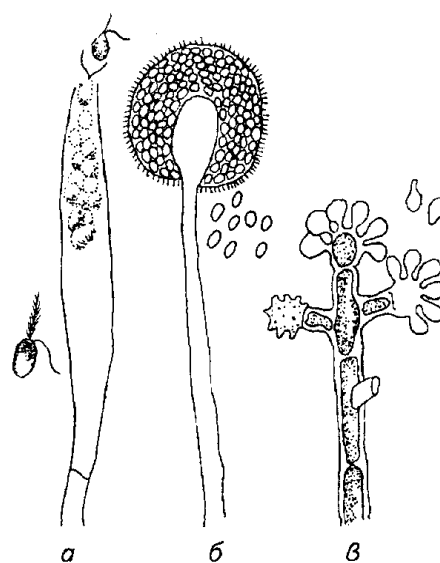


Рис. 6. Органы бесполого спороношения:
а – зооспорангий; б – спорангий;
в – конидиеносец с конидиями

Примерно так же формируются зооспорангии, но внутри них образуются подвижные споры с одним или двумя жгутиками, которые называются зооспорами. Образование зооспорангиев характерно для грибов, приуроченных в своем развитии к водной среде или очень высокой относительной влажности воздуха.

Экзогенные споры бесполого спороношения (*конидии*) образуются у высших грибов на поверхности конидиеносцев. Образование конидий происходит на концах конидиеносцев, которые вначале слегка разрастаются в небольшое вздутие, появляется перегородка, отделяющая их от конидиеносцев. Вздутие увеличивается в размере, оболочка у него утолщается, и оно превращается в конидию. Последняя легко отделяется от конидиеносца. Конидии у разных грибов очень разнообразны по размеру, форме, окраске, способу прикрепления к конидиеносцу. Строение самих конидиеносцев тоже отличается разнообразием. Морфология конидиеносцев и конидий – важные диагностические признаки грибов.

У некоторых грибов конидиеносцы скучиваются, и из них образуются особые конидиальные образования: *коремии*, *ложе*, *пикниды* (рис. 7).

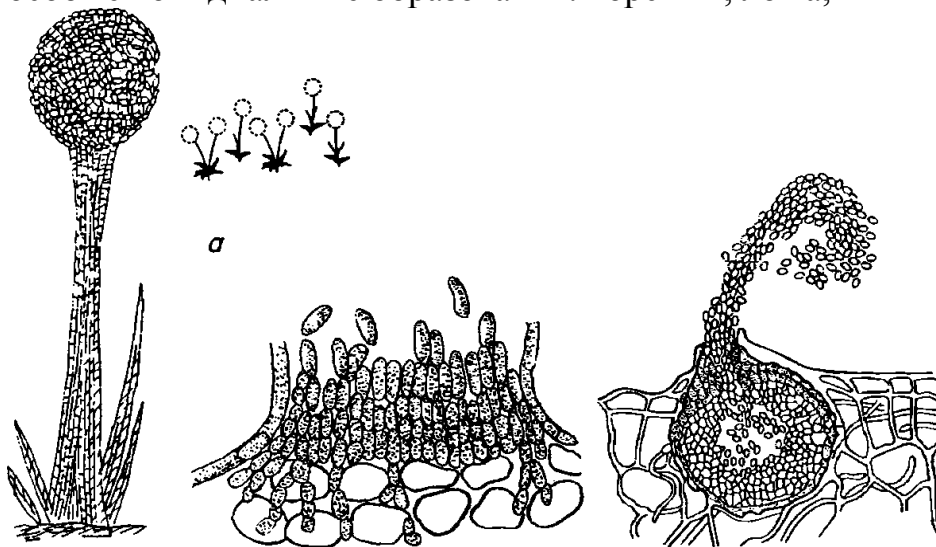


Рис. 7. Типы конидиального спороношения:

- а – коремия;
- б – ложе;
- в – пикнида

Коремии представляют собой пучки плотно соединенных в продольном направлении конидиеносцев, на концах которых формируются конидии.

Ложе – это плотное сплетение гиф мицелия, на поверхности которого образуются сплошным слоем короткие конидиеносцы с конидиями. Ложа часто формируются на мицелии внутри ткани поражаемого растения и долгое время остаются прикрепленными. Освобождаются ложа через разрывы покровной ткани к моменту созревания конидий. Образование лож характерно для несовершенных грибов порядка Меланкониевые.

Пикниды – это шаровидные или грушевидные полые вместилища, состоящие из плотного сплетения мицелия, с узким отверстием. На внутренней поверхности пикнид формируются тесно скученные короткие конидиеносцы с конидиями, которые часто называют пикноспорами. Созревая, конидии выходят из пикниды через ее отверстие (устьице) сплошной слизистой массой. Пикниды чаще всего частично или полностью погружены в субстрат (ткань растения), и наружу выступает лишь устьеце в виде темной точки. Сами пикниды имеют темноокрашенную оболочку, что позволяет обнаружить их невооруженным глазом.

Образование пикнид присуще несовершенным грибам порядка Сферопсидалес или Пикнидиалес.

К половому относится такое спороношение, при котором споры возникают только после слияния разнокачественных в половом отношении клеток-гамет, то есть идет половой процесс. Различают три основные фазы полового процесса: плазмогамия – слияние отцовской и материнской клеток, кариогамия – слияние ядер, редукция – деление ядра. Половые клетки могут быть морфологически одинаковыми или отличающимися. Половой процесс морфологически одинаковых гамет называют *изогамным*, а при наличии морфологически различных мужской и женской половых клеток – *оогамным*.

У грибов, для которых характерен половой процесс, в цикле развития чередуются гаплоидные (n) и диплоидные ($2n$) состояния, причем у некоторых грибов диплоидная фаза может быть такой, что после плазмогамии ядра не сливаются и наблюдается фаза дикариона ($n+n$).

Половое размножение протекает у разных групп грибов неодинаково.

Основное предназначение полового процесса – образование споры, способной перезимовать или сохраняться длительное время при неблагоприятных условиях, а затем осуществлять первичное заражение растений. Половой процесс обеспечивает также возможность к изменчивости и наследованию признаков отцовской и материнской клеток.

Бесполое спороношение предназначено главным образом для повторного распространения гриба и перезаражения растений, поэтому его еще называют летним.

3. Сохранение и распространение грибов. Сохранение грибов в зимний период или при неблагоприятных для развития условиях происходит в форме некоторых видоизменений мицелия (склероции, тяжи, хламидоспоры), спор полового, а иногда бесполого спороношения, реже в виде живого мицелия. Основные источники сохранения первичной инфекции фитопатогенных грибов – почва, растительные остатки, семенной и посадочный материал, многолетние растения.

Грибы распространяются от растения к растению с воздушными потоками (анемохория), водой и дождем (гидрохория), при помощи насекомых или животных (энтомохория, зоохория). Перенесение фитопатогенных грибов возможно и при проведении механизированных и ручных работ при уходе за растениями. Распространяются грибы преимущественно спорами бесполого спороношения.

4. Условия окружающей среды и развитие грибов. Рост и развитие грибов, их паразитическая активность зависят от внешних условий, главные из которых – температура, влажность, обеспеченность кислородом.

Температура влияет не только на рост и развитие грибов, но и сказывается на сохранении их жизнеспособности в зимний период.

Оптимальная температура для большинства грибов составляет $18...25^{\circ}\text{C}$, хотя развитие их может проходить в диапазоне от 2 до 40°C . При более низких температурах ($2...0^{\circ}\text{C}$) способны развиваться лишь немногие виды, а при температуре ниже нуля рост грибов невозможен. Температура выше 40°C способствует резкому подавлению процессов жизнедеятельности, что приводит к гибели грибов.

Инкубационный период после заражения растений грибами при оптимальных температурах в сочетании с другими необходимыми факторами самый короткий.

Для большинства грибов необходима высокая влажность субстрата и окружающей среды. Так, для прорастания спор требуется наличие капельной влаги или влажность воздуха, близкая к 100% .

Исключение составляют только грибы, вызывающие настоящие мучнистые росы. После внедрения гриба в ткани растения более важным фактором становится достаточное водообеспечение растения. Высокая влажность необходима и при формировании конидиального спороношения. При образовании полового спороношения потребность во влаге снижается.

Все грибы – аэробы. Сапротрофы и факультативные паразиты более требовательны к кислороду по сравнению с облигатными паразитами и внутриклеточными патогенами.

Существенное значение для грибов, особенно почвообитающих, имеет кислотность среды. Обычно они предпочитают кислые субстраты и слабокислую реакцию среды. Оптимальная кислотность для большей части грибов находится в диапазоне рН от 4 до 6, хотя есть виды, предпочитающие более кислую, нейтральную и даже щелочную среду.

Свет относится к второстепенным факторам в развитии грибов. Он имеет значение только для спороношения. Мицелий грибов, за исключением мучнисто-росяных, лучше растет без света.

5. Специализация грибов. Царство грибов представлено всеми формами паразитической специализации – от некротрофов до биотрофов. Среди фитопатогенных грибов есть факультативные паразиты, факультативные сапротрофы и облигатные паразиты. В первую группу входят, как правило, виды с широкой филогенетической специализацией, то есть способные поражать растения разных видов, родов и даже семейств. Это, например, возбудители белой и серой гнилей (*Whetzeliniasclerotiorum* By, *Botrytis cinerea* Pers), корневой гнили всходов (*Pythium debaryanum*) и др. Все они большую часть жизненного цикла развиваются в мертвой или отмирающей ткани.

Узкая филогенетическая специализация характерна для облигатных паразитов – патогенов, развивающихся только в живой ткани. Это представители мучнисторосяных, головневых, ржавчинных и некоторых пероноспорных грибов.

Факультативные сапротрофы ведут в основном паразитический образ жизни, но завершают свое развитие (формируют половое спороношение) на отмерших частях растений.

6. Систематика грибов. В основу систематики положены особенности строения, размножения грибов, цикл их развития, специализация и другие биологические особенности.

Подходы к классификации грибов не остаются постоянными, поэтому сама систематика время от времени изменяется и корректируется. Согласно современным взглядам и исходя из исторических, дидактических и практических соображений, в понятие «грибы» включены и некоторые представители водорослей и простейших, относящихся к царству «протестов».

Грибы и организмы, традиционно относящиеся к грибным, в настоящее время представлены тремя царствами живой природы Protozoa, Chromista, Fungi (Настоящие грибы). В царствах организмы разделены на отделы, а отделы делят на классы. Только у Настоящих грибов в подавляющем большинстве классов имеются фитопатогенные виды. В двух других царствах грибоподобных организмов имеется только по одному классу, содержащему возбудителей болезней растений.

Царство Простейшие – Protozoa. В царство входят четыре отдела грибоподобных организмов с примитивной организацией. Вегетативное тело пред-

ставляет собой голый комочек многоядерной цитоплазмы; плазмодий не имеет собственной оболочки и постоянной формы и способен к амебообразному движению. В цикле развития слизевиков имеются подвижные формы – «бродажки» с двумя неравными гладкими жгутиками. Половой процесс идет по типу изогамии; при этом происходит слияние разнополюх гаплоидных зооспор и образуется диплоидный плазмодий. Бесполое размножение осуществляется зооспорами.

Большая часть представителей простейших питается за счет растительных остатков. К фитопатогенным грибам относится небольшая часть представителей класса Плазмодиофоромицеты (*Plasmodiophoromycetes*), входящего в отдел *Plasmodiophoromycota*. Это внутриклеточные облигатные паразиты, вызывающие на пораженных растениях образование опухолей, которые состоят из гипертрофированных клеток. Возбудители в цикле развития образуют покоящиеся споры, которые после разложения растительных остатков оказываются в почве и могут сохраняться в ней в течение нескольких лет. Споры прорастают в зооспоры, которые, проникая через корневые волоски, заражают подземные органы растений.

Наиболее часто встречаются два вредоносных вида: возбудитель килы растений семейства Капустные – *Plasmodiophorabraceae* Wor. и возбудитель порошистой парши картофеля – *Spongoporasubterranean* (Wallr) Lagerh.

Царство Хромиста – Chromista. Царство объединяет более 600 видов – от примитивных водных организмов до высокоспециализированных паразитов наземных растений. В царство включены 3 отдела грибоподобных организмов: *Labyrinthulomycota*, *Hyphochytriomycota*, *Oomycota*. Представители первых двух отделов обитают в водной среде; некоторые являются сапротрофами, другие паразитируют на водорослях. Фитопатогенные представители входят в класс Оомицеты отдела Оомикота.

У представителей класса *Оомицеты* (*Oomycetes*) вегетативное тело одноклеточного мицелия состоит из хорошо развитых ветвящихся гиф. Половой процесс проходит по типу оогамии. На мицелии развиваются половые клетки: женская (оогоний) и мужская (антеридий). При их слиянии образуются покоящиеся споры (ооспоры). С наступлением благоприятных условий ооспоры прорастают чаще в зооспорангии с двужгутиковыми зооспорами. Зооспорангии и зооспоры – органы бесполого спороношения. Зооспоры вызывают первичное заражение. На конечных ответвлениях развившегося мицелия образуются летние зооспорангии, которые могут вызвать повторные заражения. К классу Оомицеты относятся сапротрофные и паразитные виды, представленные девятью порядками. В основу деления на порядки положены морфологические особенности строения мицелия, зооспорангия и ооспор. Фитопатогенными являются представители порядков Сапролегниевые (*Saprolegniales*) и Пероноспоровые (*Peronosporales*).

Порядок *Сапролегниевые* включает в основном виды, сапротрофно обитающие в водоемах или во влажной почве. Есть несколько видов, паразитирующих на растениях и животных, среди них возбудитель корневой гнили свеклы – *Aphanomycescochlioides* Drechs.

У грибов, относящихся к порядку *Пероноспоровые*, на хорошо разветвленном мицелии образуются обособленные зооспорангиеносцы (конидиеносцы). Ооспоры формируются на мицелии внутри пораженных тканей и сохраняются в растительных остатках, после их разложения остаются в почве жизнеспособными в течение 2 лет и более.

Большинство пероноспорных – паразиты, и лишь немногие виды обитают в водной среде сапротрофно. В порядок Пероноспорные входят три семейства: Питиевые, Пероноспорные и Альбуговые, из которых первые наиболее многочисленны.

Семейство Питиевые (Pythiaceae) представлено сапротрофными видами, обычно поражающими всходы ослабленных растений, и паразитами водорослей. Мицелий тонкий, зооспорангиеносцы похожи на гифы. Зооспорангии прорастают зооспорами или мицелием, как конидии. Ооспоры шаровидные, жизнеспособность сохраняется до 12 лет.

Наиболее вредоносны представители родов Питиум (*Pythium*) и Фитофтора (*Phytophthora*).

Из рода Питиум наиболее распространен *Pythiumdebaryanum*Hesse. Грибы поселяются на корнях всходов растений (свеклы, капусты, рапса, кукурузы, табака, томата, моркови и др.). Корни, а также основания стеблей становятся тонкими, чернеют, что приводит к гибели молодых растений. Болезнь называют черной ножкой, корнеедом, гибелью семян. Она развивается при некачественной обработке почвы, загущенности посевов, отсутствии севооборота.

К роду Фитофтора относится более 70 видов грибов, включающих представителей от факультативных паразитов до факультативных сапротрофов, что наглядно демонстрирует эволюцию паразитизма. Для этого рода характерно образование более или менее специализированных спорангиеносцев. Зооспорангии шаровидные, лимоновидные и яйцевидные. Они могут прорасти мицелием, то есть функционировать, как конидии. При низких положительных температурах они прорастают зооспорами.

Наиболее опасный представитель рода – гриб *Phytophthorainfestans*By, поражающий томаты, картофель и некоторые другие пасленовые.

Фитопатогенны также виды *P. erythroseptica*Peth., *P. cactorum*Schroet, *P. parasitica*Dastur. и др.

Представители семейства Пероноспорные (Peronosporaceae) – облигатные паразиты. Вызывают у растений болезни, называемые ложными мучнистыми росами. Эти болезни характеризуются следующими особенностями:

- мицелий развивается всегда по межклетникам. В клетки внедряются гаустории, извлекающие из них воду и питательные вещества;
- на поверхность пораженной ткани через устьица выходят зооспорангиеносцы (у одних видов) или конидиеносцы (у других видов). Они ветвящиеся, на концах образуются зооспорангии (прорастающие зооспорами) или конидии (прорастающие мицелием);
- поражаются в основном надземные части растений, преимущественно листья;
- растительные ткани заражаются зооспорами или конидиями, прорастающими через устьица.

Симптомы ложных мучнистых рос однотипные: на верхней стороне листовой пластинки появляются желтоватые, красноватые или буроватые пятна, на нижней стороне (соответственно пятну на верхней) – белый, реже свинцово-серый налет спороношения.

Покоящимися формами возбудителей чаще всего служат ооспоры, образующиеся внутри тканей. В почве ооспоры способны сохраняться в течение 2...4 лет.

При поражении вегетативно размножающихся растений и многолетних культур инфекция может сохраняться в форме мицелия. Повторные заражения осуществляются спорами бесполого спороношения (зооспорами или конидиями), которые, отчленившись от спороносов, разносятся ветром, водой, реже насекомыми.

Зооспоры и конидии прорастают только при наличии капельной влаги; спороношение проходит при высокой относительной влажности воздуха.

Деление семейства на роды основано на особенностях морфологии спороносов и спор бесполого спороношения. Наибольшую опасность для сельскохозяйственных растений представляют виды двух родов: Пероноспора (*Peronospora*) и Плазмопара (*Plasmopara*).

У грибов рода *Peronospora* ветвление конидиеносцев дихотомическое, у представителей рода *Plasmopara* – моноподиальное. Оба рода включают множество видов. Среди них возбудители ложной мучнистой росы (пероноспороза) гороха – *Peronosporapisi* Syd., бобов – *P. fabae* Syd., люцерны – *P. aestivalis* Syd., клевера – *P. pratensis* Syd., растений семейства Капустные – *P. brassicae* Gaem., подсолнечника – *Plasmoparahelianthi* Novot., винограда – *Plasmoparaviticola* Berl. et de Toni и др.

К семейству Альбуговые (Albuginaceae) относятся облигатные паразиты. Самый распространенный вид – *Albugocandida* Kuntze – возбудитель белой ржавчины растений семейства Капустные.

Основные защитные мероприятия против болезней, вызываемых представителями класса Оомицеты: соблюдение севооборота, регулирование влажности среды произрастания растений (в условиях защищенного грунта), внедрение в производство устойчивых к ложным мучнистым росам сортов, применение фунгицидов для сдерживания перезаражения ложными мучнистыми росами.

Царство Настоящие грибы – Fungi. У настоящих грибов вегетативное тело имеет вид мицелия, находящегося на поверхности питательного субстрата или внутри него (исключение составляют представители отдела Хитридиомикота). В состав клеточной стенки настоящих грибов входит хитин, отсутствующий у большинства грибоподобных протистов. Примерно 98 % всех относимых к грибам организмов – настоящие грибы. В царство Fungi входят 5 отделов: Хитридиомикота, Зигомикота, Аскомикота, Базидиомикота и Анаморфные грибы.

Отдел Хитридиомикота – Chytridiomycota. Представители класса Хитридиомицеты (Chytridiomycetes) обитают в воде, во влажной наземной среде, паразитируют на растениях или низших животных. Вегетативное тело Хитридиомицетов развито слабо, представлено плазмодием или зачаточным мицелием. В результате полового процесса (изогамии) образуется покоящаяся спора – циста, покрытая толстой оболочкой. Бесполое размножение идет при помощи одножгутиковых зооспор.

В состав класса входят 4 порядка, из которых только в одном Chytridiales есть фитопатогенные представители. Наиболее известны и хорошо изучены два представителя этого порядка: грибы *Synchytrium endobioticum* Pers. – возбудитель рака картофеля и *Olpidium brassicae* (Woron.) Dang – возбудитель черной ножки капусты. Рак картофеля поражает клубни, на которых образуются наросты.

Многоядерный плазмодий гриба развивается внутриклеточно. При наступлении неблагоприятных условий из него формируются покрытые толстой оболочкой цисты, способные сохраняться в почве длительное время (10 лет и более).

Из покоящихся цист прорастают одножгутиковые зооспоры, которые проникают в клетку растения и там превращаются в амебоид. Постепенно развиваясь, он заполняет всю клетку. Плазмодий делится на несколько частей – зооспорангиев, а вместе они представляют собой сорус зооспорангиев (рис. 8). Освободившиеся зооспоры вызывают новые заражения. Обычно новая генерация идет от заражения одиночными зооспорами. Слившиеся попарно зооспоры также вызывают заражения, но после этого в клетках растения образуются уже покоящиеся цисты с толстой оболочкой.

Названные два представителя порядка *Хитридиевых* относятся к облигатным паразитам. Вызываемые ими болезни развиваются при повышенной влажности почвы и кислой реакции.

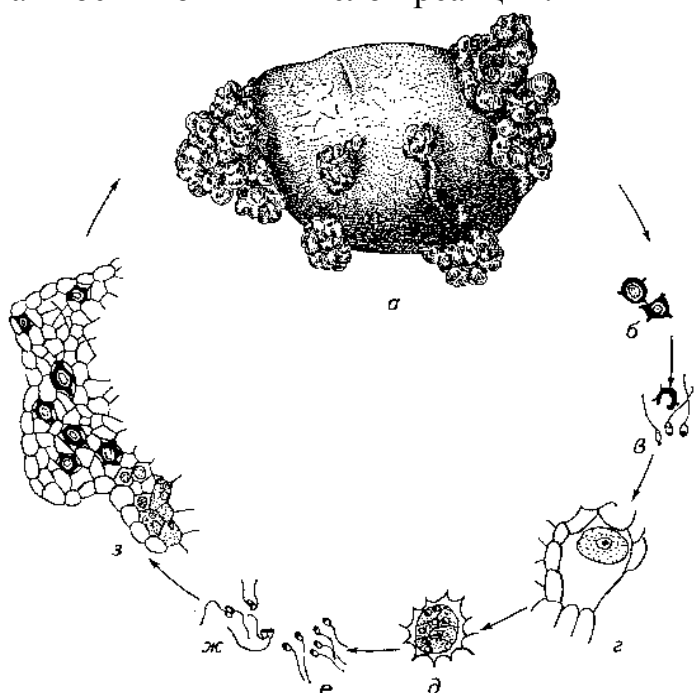


Рис. 8. Рак картофеля:

a – пораженный клубень;
б – цисты; *в* – зооспоры;
г, д – развитие паразита в
 ткани растения;
е, ж – зооспоры и их
 слияние попарно;
з – образование цист

Главные направления защитных мероприятий против болезней, вызываемых хитридиомицетами: соблюдение севооборота с возвращением культуры на прежнее место по истечении срока сохранения жизнеспособности цист, внедрение в производство устойчивых сортов, известкование кислых почв.

Отдел Зигомикота – Zygomycota. Мицелий у грибов класса Зигомицеты (*Zygomycetes*), как и у оомицетов, хорошо развитый, ветвящийся, многоядерный, одноклеточный. Однако этот класс характеризуется наличием полового процесса, при котором сливающиеся мужская и женская клетки морфологически одинаковы. Этот процесс носит название зигогамии. После слияния образуется зигоспора, способная сохраняться в неблагоприятных условиях.

Класс Зигомицеты делится на 2 порядка: Мукоровые и Энтомофторовые. *Мукоровые* (*Mucorales*) – широко распространенные в природе, типичные сапротрофы. Главные представители – роды *Mucor* и *Rhizopus*. Обитают в почвах, богатых органическими остатками, вызывают плесневение семян и плодов, растительных кормов и продуктов при хранении.

К порядку *Энтомофторовые* (Entomophthorales) относятся паразиты насекомых, которых можно использовать для биологической защиты сельскохозяйственных растений от насекомых.

Отдел Аскомицота – Ascomycota или Сумчатые грибы. У сумчатых грибов многоклеточный, хорошо развитый мицелий. Основным признаком, по которому выделяют отдел, – образование сумок (асков) с сумкоспорами (аскоспорами) в результате полового процесса. Как сумки, так и сумкоспоры у различных представителей отдела очень разнообразны по форме. По строению оболочки сумки делят на две группы: *прототуникатные* – с тонкой оболочкой и пассивным освобождением сумкоспор и *эутуникатные* – с более плотной оболочкой и активным выходом аскоспор. У многих представителей в процессе образования сумчатой стадии идет формирование плодовых тел. В цикле развития подавляющей части сумчатых грибов большое значение имеет бесполое спороношение, которое представлено конидиями, образующимися на гаплоидном мицелии. Среди представителей этого отдела есть сапротрофы, полупаразиты и облигатные паразиты.

Систематика сумчатых грибов достаточно сложная и до настоящего времени полностью не доработана. По месту формирования сумок, их морфологии, наличию или отсутствию плодовых тел и данным молекулярно-генетических исследований отдел разделяют на 4 класса: Археаскомицеты – Archaeascomycetes (Taphrinomycetes); Гемииаскомицеты – Hemiascomycetes; Настоящие сумчатые – Euascomycetes; Локулоаскомицеты – Loculoascomycetes.

Класс *Археаскомицеты* представляет группу древних грибов, разнообразных по морфологии (от одноклеточного до септированного мицелия), без плодовых тел. В класс входят несколько порядков, из которых практический интерес представляют порядки Сахаромицетовые, Тафриновые и Промицетовые. В порядок *Сахаромицетовые* – Saccharomycetales входят представители со слабо развитым мицелием или в виде почкующихся клеток. Большинство из них – сапротрофы, обитающие на поверхности плодов и других частей растений. В этом порядке представлены и дрожжи, вызывающие спиртовое брожение и являющиеся продуцентами кормового белка.

Для фитопатологии большее значение имеют представители порядка *Тафриновые* – Taphrinales. У этих грибов формирование сумок в виде плотного слоя идет непосредственно на мицелии, конидиальное спороношение отсутствует. Многие тафриновые грибы вызывают гипертрофию и деформацию органов растений, на которых они паразитируют. К ним относят возбудителей курчавости листьев персика – *Taphrinadeformans* Fckl., «кармашек» слив – *T. pruni* Fckl., «ведьминых метел» вишни и черешни – *T. cerasi* Sadeb.

У грибов класса *Гемииаскомицеты* – Hemiascomycetes нет плодовых тел. Прототуникатные сумки образуются непосредственно на мицелии или при слиянии одиночных клеток. У ряда представителей настоящий мицелий отсутствует, клетки размножаются почкованием или, реже, делением. Из порядков, входящих в класс Гемииаскомицеты выделяют порядок *Эндомицетовые* – Endomycetales. Среди представителей этого порядка заслуживают внимания пекарские дрожжи – *Saccharomyces cerevisiae* и возбудитель гнили плодов яблони – *Endomyces mali* J. M. Lewis.

К классу *Эуаскомицеты* – *Euascomycetes* – Настоящие сумчатые, или Плодосумчатые, относится подавляющая часть сумчатых грибов. При бесполом спороношении формируются конидии. Образуются плодовые тела трех типов (с сумками и сумкоспорами): клейстотеции (замкнутые плодовые тела); перитеции (полуоткрытые) и апотеции (открытые). В зависимости от типа плодового тела, строения и расположения его сумок, а также особенностей освобождения сумкоспор класс делят на большое число порядков. Выделяют 3 группы порядков: Плектомицеты (Клейстомицеты), Пиреномицеты и Дискомицеты.

Грибы из группы порядков *Плектомицеты* образуют чаще всего клейстотеции, реже перитеции. Сумкоспоры освобождаются пассивно. К этой группе порядков относятся многие сапротрофные грибы, развивающиеся на растительных остатках и продуктах хранения растительного происхождения. Наиболее широко известны в конидиальной стадии грибы родов *Aspergillus* и *Penicillium*.

Есть среди плектомицетов и полупаразиты, вызывающие болезни сельскохозяйственных культур и древесных пород.

Грибы из группы порядков *Пиреномицеты* в цикле развития образуют в основном перитеции, реже клейстотеции. Среди этой группы есть порядки, представители которых вызывают опасные болезни растений. Возбудители их представлены как облигатными, так и факультативными паразитами.

Представители порядка *Эризифовые* или Мучнисто-росяные (*Erysiphales*) в цикле развития образуют клейстотеции и конидиальное спороношение. Все виды – облигатные паразиты, вызывающие болезни под названием «мучнистая роса».

К грибам порядка *Эризифовые* относятся возбудитель мучнистой росы злаковых культур – *Blumeriagraminis* (DC.) Speer., мучнистой росы свеклы – *Erysiphebetae* Wetz., мучнистой росы яблони – *Podosphaera leucotricha* Salm., мучнистой росы огурца – *Sphaerotheca macularis f. cucurbitae* Jacz. Деление на роды в пределах порядка основано на морфологии мицелиальных придатков клейстотеция и на количестве сумок в плодовых телах. Помимо указанных часто встречаются виды родов *Golovinomyces*, *Leveillula*, *Microsphaera*, *Phyllactinia*, *Sawadaea*, *Uncinula*.

В отличие от ложных мучнистых рос, описанных в разделе о классе Оомицеты, для настоящих мучнистых рос характерны следующие особенности:

- мицелий многоклеточный, развивается всегда поверхностно на поражаемых тканях, в клетки внедряются только гаустории;
- заражение происходит в широких пределах относительной влажности воздуха. Внедряется промицелий прорастающей споры непосредственно через здоровые ткани.

Симптомы мучнистых рос – белый мучнистый налет на молодых надземных органах, в том числе на листьях (верхней и нижней пластинках). Налет представляет собой поверхностно расположенный мицелий и бесполое конидиальное спороношение, состоящее из одноклеточных овальных конидий, соединенных в цепочки. Конидии вызывают повторное перезаражение растений. Со временем на мицелии образуются клейстотеции в виде темно-коричневых или черных точек, которые видны невооруженным глазом. В клейстотециях формируются сумки с сумкоспорами. Они служат формой сохранения возбудителя в неблагоприятных условиях.

К пиреномицетам относятся также порядки Гипокрейнные (*Hypocreales*), Сферийные (*Sphaeriales*) и Спорыньевые (*Clavicipitales*). В порядке *Гино-*

крейные важное место занимают грибы, вызывающие фузариозы злаковых культур (в конидиальной стадии), *Сферийные* – преимущественно сапротрофы, вызывающие, в частности, черную пятнистость луговых злаков и клевера.

Большинство представителей порядка *Спорыньевые* – паразиты. Есть среди них возбудители болезней сельскохозяйственных растений: спорынья ржи – *Claviceps purpurea* (Fr.) Tul., чехловидная болезнь злаков – *Epichloetypina* (Pers.) Wint. В цикле их развития часто образуются склероции, которые прорастают в головчатые стромы с погруженными в них перитециями.

Представители группы порядков *Дискомицеты* образуют открытое плодовое тело – апотеций. Он может быть чашевидным, блюдцевидным или воронковидным, сидячим или на ножке. Конидиальная стадия, как правило, отсутствует. Наибольшее значение имеет порядок *Гелоциевые* (Helotiales). Представители рода *Sclerotinia* (*Whetzelinia*) из этого порядка вызывают склеротиниозы, или белые гнили. Обычно при белой гнили пораженная ткань вначале бывает водянистой, затем покрывается белым ватообразным налетом мицелия. Постепенно он оседает, уплотняется, образуются крупные темные склероции, в форме которых грибы сохраняются. Из них в дальнейшем прорастают или мицелий, или апотеции. На апотециях формируются сумки с сумкоспорами. Конидиального спороношения не бывает.

Наиболее распространенный вид *Whetzeliniasclerotiorum* (Lib.) dBy – возбудитель белой гнили подсолнечника, моркови и некоторых других культур. Грибы рода *Pseudopeziza* вызывают пятнистости на листьях люцерны, клевера, бобов, смородины. *P. medicaginis* Sacc. – возбудитель бурой пятнистости листьев люцерны.

Другим важным порядком являются *Фацидиевые* (Phacidiales), среди которых есть сапротрофы, питающиеся на растительных остатках, и паразиты высших растений, например, возбудитель коккомикоза вишни – *Coccomyceshiemalis* Higg.

У представителей класса Локулоаскомицеты – *Loculoascomycetes* отсутствует настоящее плодовое тело. Сумки формируются в особых полостях – локулах, которые, в свою очередь, находятся в мицелиальных образованиях – псевдоапотециях. Многие локулоаскомицеты по степени паразитизма относятся к факультативным сапротрофам. Обычно сумчатая стадия окончательно формируется на отмерших растительных остатках, может сохраняться и конидиальная стадия, которая служит источником вторичного заражения во время вегетации.

Примеры локулоаскомицетов: возбудители парши яблони и груши – *Venturiainaequalisi* V. *pirina*, офиоболезной корневой гнили пшеницы и ячменя – *Ophiobolusgraminis*.

Отдел Базидиомицота – Basidiomycota. Характерной особенностью грибов этого отдела является образование базидий и базидиоспор при завершении полового процесса, в основе которого лежит гетероталлизм. Базидии – это особые выросты мицелия, а базидиоспоры – экзогенные споры, образовавшиеся на базидиях. Базидии и споры способны формироваться прямо на мицелии, но у большинства базидиомицетов они развиваются на плодовых телах, которые могут быть самыми разнообразными. Строение базидиальных грибов, образ жизни и характер поражений, вызываемых их представителями, разнообразны. Среди этих грибов есть сапротрофы, полупаразиты и облигатные паразиты.

По типу базидий и месту их образования выделяют 3 класса: Базидиомицеты (Basidiomycetes), Устилягиномицеты (Ustilaginomycetes) и Урединомицеты (Urediniomycetes).

Класс *Базидиомицеты* (Basidiomycetes) делится на 2 подкласса: Гомобазидиомицеты и Гетеробазидиомицеты. В основу деления положена морфология базидий; у гомобазидиомицетов они одноклеточные булавовидные или цилиндрические, у гетеробазидиомицетов – сложные, многоклеточные, дифференцированные на две части.

Подкласс Гомобазидиомицеты (Homobasidiomycetidae) по характеру расположения базидий делят на 2 группы: гименомицеты и гастеромицеты. У гименомицетов базидии образуются на поверхности плодовых тел или в особой его части, называемой *гименофором*. Это самая многочисленная группа. То, что в обиходе называют грибами, чаще всего плодовые тела гименомицетов, развивающиеся на многолетней грибнице. Среди гименомицетов выделяют две группы порядков: Афиллофороидные (непластинчатые) гименомицеты и Агарикоидные (пластинчатые). Многие представители этих грибов вызывают гнили деревьев. Среди *Афиллофороидных гименомицетов* выделяют несколько важных порядков: Телефоровые, Рогатиковые, Полипоровые или Трутовиковые.

У представителей *Телефоровые* – Telephorales плодовые тела имеют вид кожистых пленок. Наиболее вредоносный вид *Stereumpurpureum* (Pers.) Fr. – возбудитель «млечного блеска» плодовых деревьев.

Порядок *Рогатиковые* (Ramariales) представлен в основном лесными почвенными сапротрофами. Среди фитопатогенных выделяют виды рода Тифула (*Typhula*) *T. graminearum* Karst. – возбудитель выпревания злаковых, *T. trifolii* Rostr. – возбудитель тифулеза клевера и люцерны.

Порядок *Полипоровые* (Polyporales) включает грибы с крупными плодовыми телами разнообразной формы. Они могут быть однолетние или многолетние. Большинство трутовиковых грибов сапротрофы, развивающиеся на мертвой древесине. Наиболее известные виды *Fomitopsisannosa* – корневая губка хвойных и лиственных пород и *Fomesfomentarius* – трутовик настоящий, обитающий на ослабленных или погибших березах.

Агариковые гименомицеты имеют однолетние мясистые плодовые тела, состоящие из шляпки и ножки. Гименофор агариковых грибов бывает пластинчатым и трубчатым. Известные роды и виды: *Pleurotus* – вешенка, *Armillariellamellea* Karst. – опенок, вызывающий белую корневую и другие гнили древесных пород, *Boletusedulis* Bull. – белый гриб.

Представители подкласса Гетеробазидиомицеты (Heterobasidiomycetidae) имеют сложную многоклеточную базидию, разделенную на две части. Плодовые тела у них студенистой консистенции, реже – сухие. Большинство гетеробазидиомицетов сапротрофы, развивающиеся на гниющей древесине. Фитопатогенные виды встречаются в порядках *Арикуляриевые* и *Дрожжалковые*. Среди них наибольший интерес представляет вид *Heliobasidiumpurpureum* (Tul.) Pat., развивающийся на гниющей древесине. В несовершенной стадии (*Rhizoctoniaacac-torium*) этот гриб вызывает войлочную гниль корнеплодов свеклы, моркови.

У представителей класса Устилягиномицеты (Ustilaginomycetes), или Устомицеты (Ustomycetes) базидии формируются из толстостенных спор, которые называют *устоспорами*, или телиоспорами. В класс входят несколько порядков, из которых наиболее важным является порядок Головневые (Ustilaginales).

В порядок *Головневые* входят облигатные, узкоспециализированные возбудители, вызывающие головню. Эта болезнь поражает различные органы

растений (чаще репродуктивные). Они разрушаются и превращаются в темную массу (плотную или пылящую), состоящую из устоспор, которые служат для сохранения и распространения грибов. Паразитируют грибы главным образом на злаковых культурах. Наиболее важные роды головневых грибов: *Tilletia*, *Ustilago*, *Urocystis*, *Sorosporium*, *Sphacelotheca*, *Entyloma*.

В зависимости от фазы заражения растений головневые грибы условно делят на 4 группы (табл. 1).

Таблица 1 - Основные виды головни на хлебных злаках

Болезнь	Возбудитель	Тип заражения					
		I			II	III	IV
		а	б	в			
Твердая головня пшеницы	<i>Tilletia tritici</i> (<i>T. caries</i>)	+	-	-	-	-	-
Пыльная головня пшеницы	<i>Ustilago tritici</i>	-	-	-	+	-	-
Карликовая головня пшеницы	<i>Tilletia controversa</i>	-	-	-	-	-	+
Стеблевая головня пшеницы	<i>Urocystis tritici</i>	+	+	-	-	-	-
Стеблевая головня ржи	<i>Urocystis occulta</i>	+	+	-	-	-	-
Пыльная головня ячменя	<i>Ustilagonuda</i>	-	-	-	+	-	-
Твердая головня ячменя	<i>Ustilagohordey</i>	+	-	-	-	-	-
Черная головня ячменя	<i>Ustilagonigra</i>	+	-	-	-	-	-
Пыльная головня овса	<i>Ustilagoavenae</i>	+	-	+	-	-	-
Твердая головня овса	<i>Ustilagolevis</i>	+	-	+	-	-	-
Головня проса	<i>Sphacelotheca panicimiliacei</i>	+	-	-	-	-	-
Пыльная головня кукурузы	<i>Sorosporium reilianum</i> f. sp. <i>zeae</i>	+	+	-	-	-	-
Пузырчатая головня кукурузы	<i>Ustilagozeae</i>	+	+	-	-	+	-

I. Развитие по типу твердой головни пшеницы – заражение в период прорастания семян от инфекции, находящейся: а) на поверхности семян; б) в почве рядом с семенами; в) под пленкой семян (у пленчатых зерновых культур).

II. Развитие по типу пыльной головни пшеницы – заражение в период цветения через цветки. В зародыше развившихся из них нормальных зерновок находится зачаточный мицелий. При прорастании семян он трогается в рост и диффузно поражает растение.

III. Заражение в течение почти всей вегетации. Так развивается пузырчатая головня кукурузы.

IV. Заражение всходов у поверхности почвы в период прорастания семян.

В порядке *Экзобазидиальные* (Exobasidiales) также имеются фитопатогенные виды грибов. Все экзобазидиомицеты – паразиты цветковых растений. Типичный представитель – возбудитель экзобазидиоза брусники *Exobasidium vaccinia* Ворон. Другие виды рода Экзобазидиум вызывают болезни рододендрона, чайного куста.

Представители класса *Урединиомицеты* (Urediniomycetes) или Телиомицеты (Teliomycetes) имеют базидии, разделенные перегородками. Сами базидии вырастают из толстостенной покоящейся клетки – телиоспоры. Плодовых тел урединиомицеты не образуют. В классе выделяют два порядка, из которых фитопатологическое значение имеет порядок Ржавчинные.

Порядок *Ржавчинные* – Uredinales представлен облигатными паразитами с узкой филогенетической специализацией. Симптомы болезней, называемых

ржавчинами, могут быть различными, но чаще всего это пустулы ржавого или желтовато-бурого цвета. У ржавчинных грибов сложный цикл развития. Полный цикл состоит из трех стадий и пяти спороношений (явление плеоморфизма):

I – весенняя, или эциальная (прежнее название эцидиальная), стадия с двумя спороношениями, при которых образуются спермации в спермогониях, эциоспоры (эцидиоспоры) в эциях (эцидиях);

II – летняя стадия, или урединиостадия (уредостадия), когда в урединиях (уредопустулах) развиваются урединоспоры (уредоспоры);

III – зимняя стадия, или телиостадия, при которой в телиопустулах формируются телиоспоры (телеитоспоры). При прорастании телиоспор развиваются базидии с базидиоспорами.

Весной после заражения растений раздельнополюми базидиоспорами развивается гаплоидный мицелий своего полового знака (+ или –). На этом мицелии образуются спермогонии. Спермации с разными половыми знаками сливаются и дают начало дикариотичному мицелию. Затем на нем образуются эции, а в них – эциоспоры. С помощью эциоспор у разнохозяйных ржавчинных грибов осуществляется переход на основное растение, а у однохозяйных – распространение инфекции в весенний период. В любом случае заражение эциоспорами дает начало урединиостадии. В урединиостадии происходит перезаражение растений и в течение вегетации развивается несколько поколений урединоспор. К осени начинают формироваться телиоспоры. Они обычно имеют темную окраску, отчего телиопустулы выглядят темно-коричневыми или почти черными. Ржавчинные грибы зимуют в форме телиоспор. После перезимовки каждая клетка телиоспоры прорастает в базидию, на которой формируются 4 базидиоспоры.

У одних грибов (однохозяйных) все стадии проходят на одном и том же растении, у других (разнохозяйных) в цикле развития обязательно происходит смена растений-хозяев. Растение, на котором развивается весенняя (эциальная) стадия, называют промежуточным. На основном хозяине развиваются летняя и зимняя стадии (табл. 2).

Таблица 2 - Основные виды ржавчины полевых культур

Болезнь	Возбудитель	Растения-хозяева	
		основные	промежуточные
Разнохозяйные			
Стеблевая ржавчина злаков	<i>Puccinia graminis</i>	Злаки	Барбарис, магония
Бурая листовая ржавчина пшеницы	<i>Puccinia recondita</i>	Пшеница	Василистник, лещица
Корончатая ржавчина овса	<i>Puccinia coronifera</i>	Овес	Виды крушины
Карликовая ржавчина ячменя	<i>Puccinia hordei</i>	Ячмень	Птицемлечник
Ржавчина кукурузы	<i>Puccinia sorghi</i>	Кукуруза	Кислица
Ржавчина гороха	<i>Uromyces pisi</i>	Горох	Молочай
Ржавчина люцерны	<i>Uromyces medicaginis</i>	Люцерна	Молочай
Однохозяйные			
Ржавчина подсолнечника	<i>Puccinia helianthi</i>	Подсолнечник	–
Ржавчина свеклы	<i>Uromyces betae</i>	Свекла	–
Ржавчина льна	<i>Melampsora lini</i>	Лен	–
Ржавчина клевера	<i>Uromyces fallens</i>	Клевер	–

Деление на семейства и роды у ржавчинных грибов основано на морфологических особенностях телиоспор. Основные роды следующие: *Uromyces*, *Puccinia*, *Phragmidium*, *Melampsora*, *Cronartium*.

Отдел Анаморфные или Несовершенные грибы – Anamorphicungi. Это формальный отдел грибов, выделенный как самостоятельный только из практических соображений. В нем объединены виды с многоклеточной грибоницей, развивающейся только в гаплоидной стадии. Функции сохранения и распространения грибов выполняет конидиальное спороношение. У некоторых видов развивается половая стадия, представленная сумчатым или базидиальным спороношением (телеморфа), но она не играет существенной роли. Другие несовершенные грибы не имеют даже и конидиального спороношения, они развиваются в виде бесполого (стерильного) мицелия.

Несовершенные грибы – самая представительная группа грибов. Подавляющее большинство возбудителей болезней сельскохозяйственных растений относится к полупаразитам (факультативным паразитам и факультативным сапротрофам), вызывающим гнили, пятнистости, увядание, налеты, язвы и т. д. Отдел разделяют на 3 класса: Гифомицеты (*Hyphomycetes*), Целомицеты (*Celomycetes*), Агономицеты, или Стерильные мицелии (*Myceliasterilia*) (рис. 9).

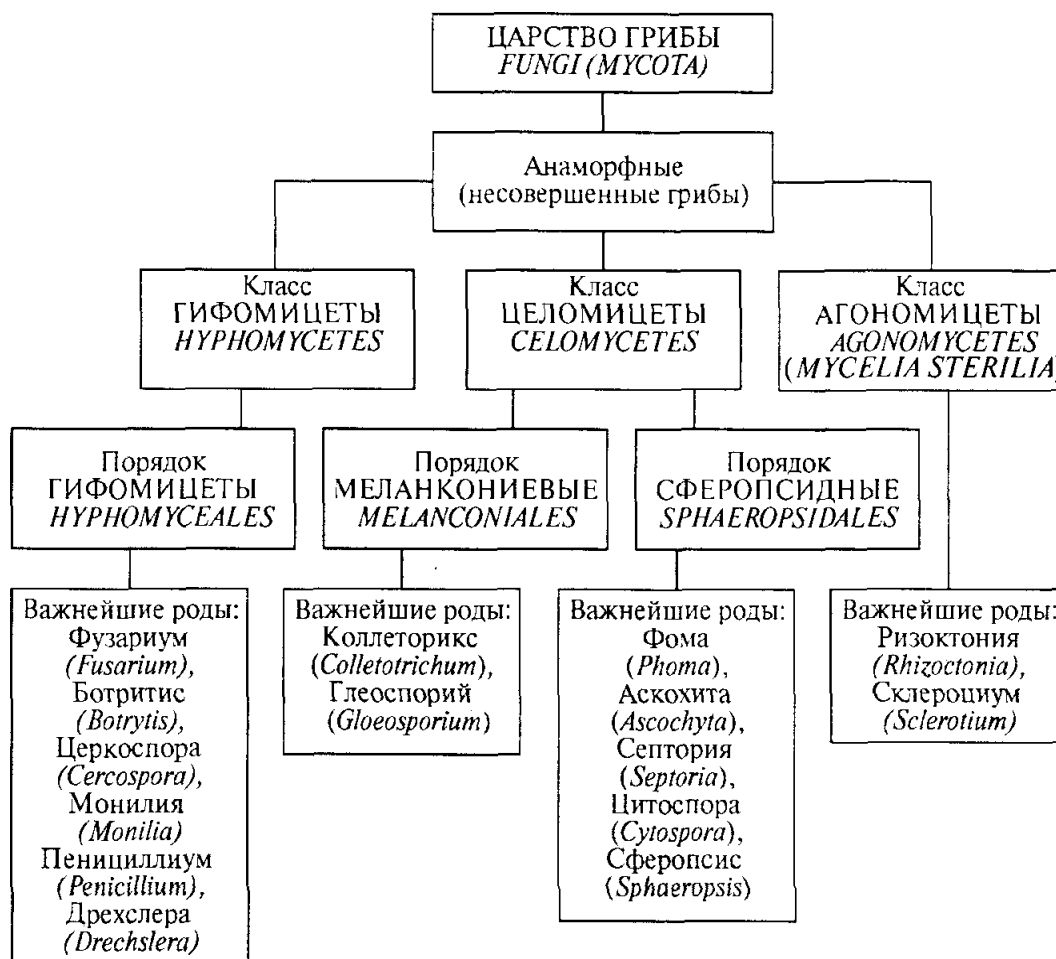


Рис. 9. Классификация анаморфных (несовершенных) грибов

У грибов, относящихся к классу *Гифомицеты* (*Hyphomycetes*), спороношение развивается непосредственно на мицелии; на поверхности пораженных растений оно имеет вид налета. В классе несколько порядков и множе-

ство родов, деление на которые основано на морфологии конидиеносцев и конидий (ветвление, число клеток, форма, окраска и т.д.).

У грибов рода *Fusarium* конидии бесцветные, многоклеточные, серповидные. Гриб *Fusarium lini* вызывает увядание льна, *F. oxysporum* – увядание гороха, *F. Graminearum* – фузариоз зерновых.

У грибов рода *Botrytis* конидиеносцы разветвленные, конидии одноклеточные, овальные, собранные на концах конидиеносцев в головки. Наиболее часто встречается *B. cinerea* – возбудитель серой гнили гороха, свеклы, рапса, капусты, моркови и других культур.

У грибов рода *Drechslera (Helminthosporium)* конидиеносцы хорошо развиты, конидии продолговатые, многоклеточные, бледно-оливкового цвета. Представители – возбудители полосатой пятнистости ячменя (*D. graminea*) и сетчатой пятнистости ячменя (*D. teres*).

У грибов рода *Cercospora* конидиеносцы собраны в пучки, конидии длинные, веретенообразные, бесцветные, с несколькими перегородками. Возбудитель церкоспороза свеклы – *C. beticola*.

У представителей рода *Alternaria* конидиеносцы простые, одиночные или собранные в пучки, конидии булавовидные или яйцевидные, с поперечными и продольными перегородками, коричневого цвета. Вызывают пятнистости многих культур, например, альтернариоз картофеля – *A. solani*, альтернариоз капусты – *A. brassicae*.

В класс Гифомицеты входят кроме названных и такие роды, как *Ramularia*, *Cladosporium*, *Verticillium*, *Stemphylium*, *Penicillium*, *Trichoderma* и др.

В класс Целомицеты (Celomycetes) включены анаморфные грибы, у которых конидиальное спороношение сосредоточено или на специальных сплетениях мицелия – *ложках* или внутри сферических образований – *пикнид*. На основании этих морфологических особенностей в классе выделяют 2 порядка: Меланкониальные и Пикнидиальные.

У грибов порядка *Меланкониальные* (Melanconiales) спороношение развивается на *ложках*, погруженных в субстрат и прикрытых кутикулой или эпидермисом растения-хозяина. Представители этого порядка вызывают болезни типа пятнистостей и язв. Конидиеносцы короткие, расположены скученно. Конидии одноклеточные, бесцветные. Чаще других встречаются виды двух родов: *Colletotrichum* и *Gloeosporium*, вызывающие болезни под общим названием антракнозы: антракноз клевера – *Colletotrichum trifolii* Bainet Essary, льна – *C. lini* Mannset Boll. На листьях появляются пятна различных формы и размера; на плодах, семенах и побегах они переходят в язвы.

К Меланкониальным грибам относятся также роды Марсонина (*Marssonina*), Цилиндроспориум (*Cylindrosporium*), Сфацелома (*Sphaeceloma*).

У представителей порядка *Пикнидиальные* (Pycnidiales), или *Сферонцидальные* (Sphaeropsidales), конидиальное спороношение развивается в пикнидах сферической или грушевидной формы. Пикниды погружены в субстрат; на поверхность выходит только небольшая часть с выводным отверстием. Конидии, или пикноспоры, образуются внутри пикнид на их стенках. Данные грибы вызывают болезни растений с симптомами пятнистостей (без налета), сухих гнилей.

Деление на роды основано на форме и строении пикноспор и пикнид. У грибов рода *Phoma* пикноспоры мелкие, одноклеточные, бесцветные. Представитель – возбудитель фомоза картофеля (*P. exigua* Desm). У грибов рода *As-*

cochyta пикноспоры с одной, реже двумя перегородками, бесцветные. Представитель – возбудитель аскохитоза гороха (*A. pisi* Lib.). У грибов рода *Septoria* споры бесцветные, нитевидные, многоклеточные. На зерновых септориоз вызывают *S. nodorum* Berk, и *S. tritici* Rob. et Desm. В порядке Пикнидиальные фитопатогенные виды отмечены среди родов Диплодия (*Diplodia*), Сферопсис (*Sphaeropsis*), Цитоспора (*Cytospora*), Полистигмина (*Polystigmina*).

В класс Агономицеты (*Agonomycetes* или *Myceliasterilia*) входят грибы, которые не образуют спороношений, а цикл развития их протекает только в форме мицелия и его видоизменения – склероция (форма сохранения). Типичный представитель – *Rhizoctoniasolani* Kehn. – возбудитель ризоктониоза картофеля. К этому классу относится и род Склеротиум (*Sclerotium*), виды которого вызывают гнили подсолнечника, томата, фасоли, лука.

ТЕМА 7. ЦВЕТКОВЫЕ РАСТЕНИЯ – ПАЗАРИТЫ И ПОЛУПАЗАРИТЫ

1. Семейство Ремнецветниковые (*Loranthaceae*).
2. Семейство Заразиховые (*Orobanchaceae*).
3. Семейство Повиликовые (*Cuscutaceae*).

Большинство высших цветковых растений обладает способностью к автотрофному питанию; они имеют хорошо развитую корневую систему и надземный ассимилирующий аппарат. В процессе эволюции некоторые виды частично или полностью утратили такую способность и перешли к паразитическому существованию за счет других растений. Переход происходил путем приспособления к жизни на корнях или надземных органах растений-хозяев, соответственно сформировались группы корневых и стеблевых паразитов. Частично или полностью присасываясь к корням или стеблям растений-хозяев, паразиты с помощью гаусторий извлекают из проводящей системы питательные вещества и воду, что приводит к значительному ослаблению растений, а иногда и к гибели. Некоторые виды растений настолько приспособились к паразитическому образу жизни, что у них отсутствуют корневая система и ассимиляционный аппарат; это бесхлорофильные паразиты (заразиха, петров крест, повилка, раффлезия и др.). Растения, сохранившие листовой аппарат и получающие от растения-хозяина только минеральное питание, названы полупаразитами (марьянник, погребок, очанка, омела и др.).

Среди цветковых паразитов, причиняющих существенный ущерб сельскохозяйственному производству, следует выделить представителей семейств Ремнецветниковые, Повиликовые и Заразиховые.

1. Семейство Ремнецветниковые (*Loranthaceae*). Стеблевые полупаразиты; представители – кустарники с кожистыми зелеными и чешуевидными листьями, обитающие на деревьях и кустарниках. Наибольшей вредоносностью отличаются виды рода омела (*Viscum*) – омела белая и омела окрашенная.

Омела – вечнозеленый кустарник почти шаровидной формы, паразитирует на стволах и ветвях деревьев. Стебель зеленый, ложнодихотомически ветвящийся, листья продолговатые, плотные, цветки желтовато-зеленые, собранные группами, плод – ягода. Семена созревают зимой, распространяются птицами (дроздами, свиристями). Через 3...6 лет после прорастания семян формируются ствол и ветвь с зелеными листьями. У плодовых деревьев, по-

раженных омелью, значительно снижается, а иногда полностью прекращается плодоношение; при сильном развитии паразита возможна гибель дерева.

2. Семейство Заразиховые (Orobanchaceae). Представляет собой самую многочисленную группу облигатных подземных паразитов. Представители рода паразитируют на культурных, сорных и дикорастущих растениях. В нашей стране встречается более 80 видов заразих, из них пять – на культурных растениях (заразихи подсолнечниковая, ветвистая, египетская, мутеля и люцерновая). Большинство видов заразих – однолетние растения с мясистыми бурыми или желтыми стеблями, покрытыми чешуевидными листьями. Утолщенным основанием стебля паразит прикрепляется к корням растения-хозяина. Соцветия колосовидные, цветки пазушные, околоцветник пятичленный, двугубый, с четырьмя тычинками. Завязь верхняя, одногнездная. Плод – коробочка, содержащая 1...2 тыс. семян и более. Семена заразих прорастают только под воздействием корневых выделений растений-хозяев, причем постепенно, по мере роста корневой системы питающего растения, поэтому на корнях можно увидеть все фазы развития паразита. От прорастания до появления на поверхности почвы проходит 1,5...2,0 мес. В почве семена сохраняются 8...12 лет.

В борьбе с заразихой особенно важны тщательная очистка семян; систематическая прополка и уничтожение заразихи до образования ею семян и соцветий; севообороты (ротация не менее 6...8 лет); провокационные посевы, способствующие массовому прорастанию семян паразита (для этого высевают подсолнечник, клевер или донник); применение устойчивых сортов культурных растений; использование мушки фитомизы.

3. Семейство Повиликовые (Cuscutaceae). Типичные паразиты. К роду повилика (*Cuscuta*) относятся наиболее опасные цветковые паразиты, сочетающие большую жизнеспособность с высокой плодовитостью. Большинство видов повилик относится к однолетним растениям. В нашей стране насчитывается более 30 видов повилик, и все они – объекты внутреннего карантина. Это надземные паразиты с вегетативным телом, представляющим собой нитевидный или шнуровидный вьющийся стебель, гладкий или бородавчатый, обычно желтовато-красного или зеленовато-желтого цвета. Цветки мелкие, диаметром 2...7 мм, с двойным околоцветником, белого, розоватого или зеленоватого цвета, собранные в клубочковидные, колосовидные или шаровидные соцветия. Плод – коробочка с одним, двумя, чаще четырьмя семенами, которые прорастают на 5... 15-й день после посева независимо от наличия корневых выделений питающего растения. Семена могут сохраняться в почве несколько лет, не прорастая.

В борьбе с повиликой используют профилактические мероприятия, проводят очистку семян (запрещается посев семян, зараженных этим паразитом) и заблаговременное их протравливание (за 3...6мес до посева) ГМТД, осуществляют апробацию посевов на корню, фитопатологическую экспертизу, карантинные мероприятия. Для посева выбирают незасоренные участки, применяют севообороты (ротация 5...6 лет). Необходимы тщательная подготовка и известкование почвы, посев в оптимальные сроки, подкормка фосфорно-калийными удобрениями, а также своевременное скашивание травянистых растений (до начала цветения или обсеменения повилики).

ТЕМА 8. ИММУНИТЕТ РАСТЕНИЙ К ИНФЕКЦИОННЫМ ЗАБОЛЕВАНИЯМ

1. *Категории иммунитета.*
2. *Факторы пассивного иммунитета.*
3. *Факторы активного иммунитета.*
4. *Индукцированный, или приобретенный, иммунитет.*
5. *Генетика устойчивости растений. Типы устойчивости сортов к болезням.*
6. *Методы создания сортов, устойчивых к болезням.*

Под *иммунитетом* растений к инфекционным заболеваниям понимают явление полной невосприимчивости к инфекционным болезням при наличии жизнеспособного возбудителя и условий, необходимых для заражения.

Устойчивыми считают те растения (виды, сорта), которые поражаются болезнью, но в очень слабой степени. Если иммунитет абсолютен, то устойчивость всегда относительна.

Толерантностью (выносливостью) называют способность растений не снижать продуктивность (количество и качество урожая) при поражении заболеванием или снижать ее настолько незначительно, что это практически не ощущается.

Восприимчивость – неспособность растения противостоять заражению и распространению патогена в его тканях.

Изучение причин и закономерностей иммунитета растений к инфекционным заболеваниям – одна из самых актуальных задач не только современной фитопатологии, но и биологии вообще. Только на основе познания этих закономерностей возможно выведение устойчивых к болезням сортов сельскохозяйственных культур.

1. Категории иммунитета. Иммунитет может быть естественным (врожденным) и искусственным (приобретенным).

Естественный, или врожденный, иммунитет – свойство растения не поражаться той или иной болезнью, передающееся по наследству. В пределах естественного, врожденного, иммунитета различают пассивный и активный иммунитет.

Пассивный иммунитет определяется конституциональными особенностями растения независимо от взаимодействия с патогеном. Факторы *активного* иммунитета действуют только при контакте растения и возбудителя.

Искусственный иммунитет формируется в процессе онтогенеза, не закрепляется в потомстве и действует в течение одного либо нескольких вегетационных периодов.

Выделяют специфический и неспецифический иммунитет.

Неспецифический (видовой) иммунитет – это неспособность растения поражаться определенными видами патогенов. Например, капуста не поражается возбудителями головневых болезней злаков, картофель – килой капустных, зерновые – возбудителем парши яблони и т. д.

Иммунитет, проявляющийся на уровне сорта по отношению к специализированным возбудителям, называется *специфическим* (сортовым).

2. Факторы пассивного иммунитета. Факторы пассивного иммунитета можно подразделить на анатомо-морфологические и физико-химические.

К анатомо-морфологическим относят следующие факторы.

Толщина покровных тканей листа или другого органа растения имеет значение как фактор устойчивости по отношению к тем болезням, возбудители которых проникают в растение непосредственно через кутикулу (возбудители настоящих мучнистых рос, некоторые несовершенные грибы и др.).

Строение устьиц как фактор устойчивости растения имеет значение главным образом для возбудителей ложных мучнистых рос, ржавчин, некоторых видов бактерий и других патогенов, которые проникают в растения именно через устьища.

Опушенность листьев иногда играет важную роль как фактор устойчивости растений к вирусным болезням, так как сильноопушенные растения менее доступны для повреждения тлями и другими насекомыми с колюще-сосущим ротовым аппаратом – переносчиками вирусов.

Восковой налет на плодах или стеблях многих растений уменьшает вероятность заражения патогенами, требующими на этапе проникновения наличия капель воды на поверхности растений. Иногда восковой налет может стать механическим препятствием для внедрения паразита.

Габитус растений также определяет вероятность заражения. Так, сорта картофеля с рыхлым строением куста меньше поражаются фитофторозом, так как лучше проветриваются, у них инфекционные капли на листьях высыхают быстрее.

Особенности строения цветка (например, длина пыльника), характер цветения (открытое или закрытое), продолжительность цветения и т.п. имеют значение в устойчивости против патогенов, заражающих растения во время цветения (например, возбудителей спорыньи ржи, пыльной головни пшеницы и др.).

К физико-химическим относят следующие факторы иммунитета.

Химический состав растений может быть причиной иммунитета, если в тканях растения не содержится необходимых для патогена питательных веществ. Например, от количества углеводов в растении, а также от их состава зависит лежкость овощей в период хранения. Так, лежкость лука определяется соотношением в нем дисахаров и моносахаров. Чем больше дисахара преобладают над моносахарами, то есть практически чем более зрелый лук закладывают на хранение, тем выше его лежкость.

Ингибиторы – это соединения, содержащиеся в растительной ткани и препятствующие развитию патогенов. К ним относят фитонциды – конституциональные антибиотические вещества высших растений различной химической природы. Фитонциды участвуют в реакциях неспецифического (видового), пассивного иммунитета, обеспечивая защиту от сапротрофов и не собственных данному виду растения патогенов.

Алкалоиды, фенолы, эфирные масла, содержащиеся в растениях, токсичны для многих фитопатогенов. Например, алкалоид соланин интенсивно накапливается в клубнях картофеля, выдерживаемых на свету. Такие позеленевшие клубни более устойчивы к фитофторозу и другим видам гнили, развивающимся на картофеле во время хранения.

Кислотность (рН) клеточного сока в процессе онтогенеза не остается постоянной. Этот показатель меняется с возрастом как в плодах, так и в листьях. Порой именно с этим связана и различная восприимчивость к возбудителям болезней одного и того же органа растения в разном возрасте.

Осмотическое давление в тканях растения также может быть фактором, определяющим устойчивость или восприимчивость к возбудителям болезней.

Для успешного паразитирования биотрофных грибов в их клетках должно быть более высокое осмотическое давление, чем в клетках растения-хозяина.

3. Факторы активного иммунитета. Явление быстрого отмирания клеток растения в непосредственной близости от места заражения называют *реакцией сверхчувствительности*. В результате внедрившийся патоген оказывается блокированным слоем мертвых клеток растения и погибает. Это распространенная реакция растительной ткани в ответ на инфицирование грибами – облигатными паразитами, вирусами и бактериями. Патоген погибает в некротизированной ткани не только из-за того, что отмершие клетки не могут служить питательным субстратом, но и в результате концентрации в них антимикробных веществ.

Повышение активности окислительных ферментов (пероксидазы, полифенолоксидазы и др.) растения приводит к снижению активности гидролитических ферментов патогена, обезвреживанию его токсинов и накоплению токсичных для возбудителей продуктов окисления фенолов-хинонов.

Индукцированные белки (pathogenesis-related proteins, PR) – группа разнообразных растительных белков, токсичных для фитопатогенных грибов. Они препятствуют прорастанию спор и росту мицелия, некоторые (например, 1,3-глюканаза и хитиназа) разрушают хитинсодержащие клеточные стенки многих фитопатогенных грибов.

Фитоалексины – антибиотические вещества растений, синтезируемые при контакте с возбудителями болезней. Известно свыше 300 подобных веществ. Химическая структура фитоалексинов зависит от вида растения. Так, у картофеля образуются ришитин и любимин, у гороха – пизатин, у фасоли – фазеолин, у хлопчатника – госсипол и т.д. Фитоалексины синтезируются в здоровых клетках, примыкающих к инфицированной, синтез стимулируют специальные вещества (элиситоры), выделяемые из зараженной клетки.

4. Индуцированный или приобретенный иммунитет. Для повышения устойчивости растений к инфекционным заболеваниям применяют биологическую и химическую иммунизацию. При биологической иммунизации растения обрабатывают ослабленными культурами патогенов (вакцинация) или их метаболитами. Так, растения томата, зараженные слабым штаммом ВТМ, не поражаются в дальнейшем другими, более агрессивными штаммами этого вируса.

Химическая иммунизация основана на использовании веществ, называемых индукторами устойчивости, или иммуномодуляторами, и активизирующих защитные реакции. Таким эффектом обладают некоторые системные фунгициды, производные фенола, хитозан и др. К зарегистрированным (разрешенным к применению) иммуномодуляторам относятся нарцисс, иммуноцитифит и др.

5. Генетика устойчивости растений. Типы устойчивости сортов к болезням. Естественная устойчивость растений к заболеваниям контролируется генетически. В одних случаях она определяется присутствием в растении всего одного гена устойчивости, в других – нескольких или даже многих. Возбудитель болезни, в свою очередь, имеет ген (или гены) вирулентности, который дает ему возможность преодолеть защитное действие гена устойчивости растений.

Многие виды облигатных паразитов и факультативных сапротрофов представлены большим числом физиологических рас. Принадлежность возбудителя к определенной физиологической расе определяют путем искусственного заражения специального набора растений-дифференциаторов. Таким образом, расы различаются генами вирулентности. Расы формируются в результате изменчивости возбудителей (грибов, вирусов и бактерий) и отбора на устойчивых растениях.

Существует 2 типа устойчивости сортов к болезням: вертикальная (расоспецифическая) и горизонтальная (полевая).

Вертикальная устойчивость обеспечивает непоражаемость растений одними расами возбудителя, но допускает поражение другими. Она контролируется одним или несколькими генами (моногенная или олигогенная). По теории «ген на ген», выдвинутой американским фитопатологом Флором, на каждый ген устойчивости у возбудителя может возникать соответствующий комплементарный ген вирулентности, который даст ему возможность поражать растения с соответствующим геном устойчивости. Согласно этой теории, генетические взаимоотношения растения-хозяина и паразита можно изобразить следующим образом. Сорта картофеля, например обладающие геном устойчивости R₁ могут быть поражены только теми расами возбудителя фитофтороза, которые содержат соответствующий комплементарный ген вирулентности, то есть расой 1 или сложными расами 1.2; 1.2.3; 1.4 и т.д.

Сорта картофеля, вообще не обладающие генами устойчивости (r), могут заражаться всеми расами возбудителя, в том числе и расой, не имеющей генов вирулентности (расой 0). С появлением в зоне выращивания сорта с вертикальным типом устойчивости новых физиологических рас паразита с новым набором генов вирулентности, способных преодолеть защитные свойства этого сорта, он теряет свою устойчивость. При размещении сортов с вертикальной устойчивостью в определенном регионе необходимо располагать сведениями о расовом составе возбудителя. С увеличением разнообразия генов вертикальной устойчивости, имеющих в различных сортах, растет и эффект вертикальной устойчивости.

Другой тип устойчивости – *горизонтальная, или полевая*, контролируется полигенно и действует независимо от расового состава возбудителя, обеспечивая общую слабую пораженность или выносливость растения. На сортах, обладающих горизонтальной устойчивостью, меньше размеры пятен (или другого симптома проявления болезни), слабее интенсивность споруляции у грибных патогенов, более длительный инкубационный период и т.д. Горизонтальная устойчивость, как всякий полигенный признак, зависит от условий произрастания растений (минеральное питание, влагообеспеченность, продолжительность дня и другие факторы). Горизонтальная устойчивость более стабильна, чем вертикальная, и обычно сохраняется длительное время.

Желательно, чтобы в сорте сочетались вертикальный и горизонтальный типы устойчивости. В этом случае сорт будет иммунным до появления рас, способных преодолевать вертикальную устойчивость, после чего горизонтальная устойчивость будет ограничивать скорость развития заболевания.

6. Методы создания сортов, устойчивых к болезням. Наиболее часто используемые методы – гибридизация и отбор.

Важный исходный момент *гибридизации* – подбор родительских пар. Необходимо, чтобы наряду с устойчивостью, передающейся потомству от одного из родителей (донора устойчивости), получаемый в результате скрещивания гибрид (сорт) обладал также и полезными хозяйственными признаками – высокой урожайностью, хорошими вкусовыми качествами и т.д. Селекционная практика подтверждает теорию сопряженной эволюции Н.И. Вавилова и П.М. Жуковского. Согласно этой теории, наиболее устойчивые формы нужно искать в центрах совместного происхождения данного вида растения и возбудителя болезни. Так, наиболее устойчивые к фитофторе ви-

ды картофеля распространены в Мексике, а наиболее иммунные к ржавчинам пшеницы – на Кавказе и в прилегающих к нему районах Малой Азии.

В селекции на иммунитет наиболее эффективна межвидовая гибридизация, при которой селекционеры часто сталкиваются с явлением нескрещиваемости видов. В таких случаях прибегают к методу «посредника», когда один из видов или оба вида скрещивают сначала с третьим, занимающим по своим признакам промежуточное положение между ними, а затем полученные гибриды скрещивают между собой. С этой же целью растения обрабатывают колхицином, в результате чего количество хромосом удваивается. Другой, почти неизбежный факт, с которым сталкиваются селекционеры при межвидовой гибридизации, – наличие нежелательных признаков, наследуемых от устойчивого родителя-«дикаря». Для устранения таких признаков приходится прибегать к возвратным скрещиваниям, или беккроссам. Скрещивания повторяют до тех пор, пока все гены «дикаря», кроме устойчивости, не заменятся на гены культурного сорта.

Отбор среди полученного гибридного материала устойчивых растений и их оценку проводят на инфекционном фоне – естественном и искусственном. При этом желательно проводить испытание получаемого гибридного потомства к наиболее патогенным расам возбудителя. Для дальнейшего размножения отбирают растения, сочетающие высокую устойчивость с хозяйственно ценными качествами.

Массовый или индивидуальный отбор растений – обязательный этап при любой гибридизации, но он может быть использован отдельно, особенно у перекрестноопыляющихся растений, сорта которых представляют собой гетерозиготные популяции.

Отбором среди популяции сорта устойчивых растений с последующими новыми отборами в потомстве этих растений получено много ценных сортов сельскохозяйственных культур. В последние годы для создания устойчивых растений все более широко используют генную инженерию, клеточную селекцию и др.

ТЕМА 9. ПРОГНОЗИРОВАНИЕ ИНФЕКЦИОННЫХ БОЛЕЗНЕЙ РАСТЕНИЙ

Прогнозирование болезней растений имеет большое значение для построения системы защитных мероприятий. Предвидеть развитие болезни – значит заранее прогнозировать характер ожидаемого заболевания, чтобы своевременно принять меры к его предупреждению или ограничению. Главная цель прогноза – сократить объем истребительных мероприятий (главным образом число химических обработок), не снижая общей эффективности защиты растений.

Для прогнозирования необходимо знать биологические особенности возбудителя болезни (цикл развития патогена, особенности размножения, способы его сохранения т.п.), устойчивость сортов возделываемых культур. Нужно учитывать факторы внешней среды, влияющие на возбудителя и развитие болезни (температурный диапазон жизнедеятельности патогена, отношение к влаге, особенности прорастания грибных возбудителей и т.д.), для этого необходимо располагать данными о метеорологических условиях конкретной местности в прошедший сезон и знать прогноз погоды на будущее.

В Российской Федерации функционирует специальная служба прогноза появления и развития вредителей и болезней сельскохозяйственных растений. Ее задачи: определение тенденций к нарастанию или затуханию кон-

кретной болезни, предсказание вспышек заболеваний с указанием возможных потерь урожая, установление сроков появления наиболее опасных болезней, своевременное информирование производителей сельскохозяйственной продукции о сроках появления заболевания и интенсивности возможного развития, рекомендация эффективных защитных мероприятий.

Выделяют многолетние (стратегические), долгосрочные и краткосрочные прогнозы.

Многолетние прогнозы характеризуют ожидаемый в предстоящие 5...10 лет средний уровень вредоносности наиболее опасных болезней, ожидаемый диапазон отклонений развития каждого заболевания по годам, возможность появления новых рас патогена, изменение ареалов болезней. Учитывают происходящие изменения климата и изменения технологии возделывания сельскохозяйственных культур. Многолетние прогнозы разрабатывают научные учреждения. На основе этих прогнозов вырабатывают стратегию защиты растений (объем производства средств защиты растений, планирование подготовки кадров, сортомена и т.д.).

Долгосрочные прогнозы разрабатывают на предстоящий год или вегетационный период. Это предсказание развития болезни и возможных потерь в предстоящий год. Такие прогнозы необходимы для выбора профилактических мероприятий и планирования объема истребительных мер защиты в конкретной ситуации. При составлении долгосрочного прогноза учитывают следующие факторы: количественный запас и качество зимующего возбудителя; предрасположенность растений-хозяев к заболеванию; степень проявления болезни в истекшем сезоне; погодные условия, влияющие на развитие болезни; прогнозируемую погоду на предстоящий вегетационный период.

Достоверный долгосрочный прогноз можно составить только при условии, если известны данные об интенсивности развития болезни и метеоусловиях (температура, влажность, количество осадков, сроки выпадения осадков и т.д.) за достаточно большой срок – не менее 9...10 предшествующих лет. Чем длительнее срок наблюдений, тем достовернее долгосрочный прогноз.

Существует несколько методов составления долгосрочных прогнозов. Один из них (метеопатологический) основан на корреляционной связи между степенью развития болезни и погодными факторами. Факторы погоды учитывают не разобщенно, а во взаимосвязи. В каждой климатической зоне для прогнозируемой болезни ежегодно вычисляют суммарный индекс факторов погоды. Вводя затем его значение в прогностическую формулу, полученную на основе многолетних (9...10 лет) данных применительно к конкретному виду болезни в конкретной климатической зоне, определяют ожидаемую интенсивность развития этой болезни.

Сначала составляют предварительный долгосрочный прогноз – к концу календарного года, а затем (за 3...4 мес. до начала вегетации) – уточненный долгосрочный прогноз.

Краткосрочный прогноз составляют на период от недели до месяца для конкретной болезни. Основные цели краткосрочного прогноза – предсказание конкретных сроков первичного и последующих заражений и своевременное информирование об этом производителей сельскохозяйственной продукции.

Составление краткосрочного прогноза базируется на точных сведениях о биологии возбудителя: форме и месте сохранения его в зимний период, условиях, при которых возможно первичное заражение растений, влиянии погодных факторов (чаще всего температуры, влажности, количества осадков) на разви-

тие патогена и динамику болезни. Для краткосрочного прогноза очень важны данные о количественном запасе возбудителя и возможных местах его сохранения. Например, для прогнозирования сроков появления линейной или стеблевой ржавчины учитывают зараженность озимых посевов с осени, возможность появления эциостадии на промежуточном растении (барбарисе) и заноса урединоспор по воздуху из областей, где это заболевание началось раньше.

Краткосрочное прогнозирование невозможно без метеонаблюдений, так как возбудитель, растение и погода – три главных составляющих течения любой болезни. По этим трем направлениям необходимо вести параллельные наблюдения при составлении краткосрочного прогноза.

Схема составления краткосрочных прогнозов болезней растений включает следующие этапы (переход от одного этапа к другому возможен только после фиксации необходимых данных предшествующего этапа).

1. Фенологические наблюдения за растением до установления срока наступления восприимчивой фазы.

2. Учет запасов инфекционного начала и его жизнеспособности (этот этап часто совпадает по времени с первым). Достижение растением фенофазы, при которой возможно проявление болезни, и фиксация наличия возбудителя, готового к заражению, свидетельствуют о том, что для начала инфекционного процесса необходимы только подходящие условия внешней среды.

3. Ведение метеонаблюдений и фиксация критической ситуации, при которой может произойти заражение (обычно это определенный диапазон температур и период увлажнения растений или же уровень относительной влажности воздуха за определенный промежуток времени).

4. Установление даты первичного заражения (конкретный итог предыдущего этапа).

5. Определение продолжительности инкубационного периода и установление даты его окончания. Зная дату первичного заражения, продолжительность инкубационного периода обычно можно определить после фиксации среднесуточной температуры за первые 3...4 сут. после заражения. Дату окончания инкубационного периода в зависимости от применяемой методики определяют за 3...5 дней до фактического проявления болезни.

6. Сигнализация и рекомендации по защите растений.

Краткосрочный прогноз обычно дают районные и межрайонные пункты прогноза и сигнализации появления вредителей и болезней, входящие в систему службы защиты растений страны, хотя по некоторым объектам это по силам и агрономической службе крупных сельскохозяйственных предприятий.

ТЕМА 10. МЕТОДЫ И СРЕДСТВА ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ ОТ БОЛЕЗНЕЙ

- 1. Селекционно-семеноводческий метод.***
- 2. Агротехнический метод.***
- 3. Физико-механический метод.***
- 4. Химический метод.***
- 5. Биологический метод.***
- 6. Карантин растений.***
- 7. Интегрированная защита растений.***

Защита растений от вредных организмов – обязательное звено в технологии возделывания сельскохозяйственных культур. Это особенно важно в условиях интенсивного сельскохозяйственного производства, отдельные элементы которого часто способствуют развитию болезней. Так, при высоком насыщении севооборотов одной культурой создаются идеальные условия для быстрого накопления и последующего распространения патогенов. Внесение удобрений в высоких дозах часто приводит к тому, что возрастает восприимчивость растений к патогенам. Возделывание преобладающих сортов сельскохозяйственных культур на больших площадях в благоприятных для болезни условиях может вызвать эпифитотийное развитие болезни.

Мероприятия по защите растений от болезней должны основываться на всестороннем изучении самой болезни, биологических особенностей патогена и защищаемого растения. Легче предупредить болезнь, чем бороться с самим заболеванием или вылечить уже заболевшее растение.

Система защиты сельскохозяйственной культуры от болезней включает научно обоснованные приемы, обеспечивающие благоприятные условия для развития растений без снижения их устойчивости, подавление возбудителей болезней или ограничение их развития.

Мероприятия по защите растений от болезней делят на 2 категории: предупредительные (профилактические) и лечебные (терапевтические). Решающая роль принадлежит профилактическим мероприятиям, которые призваны не допустить появления болезни, а при возникновении ее ограничить беспрепятственное распространение.

Профилактические мероприятия можно разделить на несколько групп:

- меры, направленные на уничтожение источников первичной инфекции;*
- мероприятия, ограничивающие распространение патогена от растения к растению;*
- мероприятия, повышающие устойчивость растений к болезни.*

Защитные мероприятия можно осуществлять с помощью различных методов: селекционно-семеноводческого, агротехнического, физико-механического, химического, биологического и др.

1. Селекционно-семеноводческий метод. Наиболее надежный метод защиты растений от болезней – возделывание устойчивых сортов. Селекционерами созданы сорта зерновых культур, устойчивые к отдельным видам головни и ржавчины, льна, устойчивые к фузариозу, картофеля – к фитофторозу и раку, подсолнечника – к ржавчине, табака – к пероноспорозу, яблони – к парше, капусты – к киле и др. Задача агрономов – внедрять в производство устойчивые сорта и в дальнейшем поддерживать эту устойчивость специальными приемами. Среди них решающее значение имеет организация семеноводства и питомниководства, обеспечивающая поддержание сортовой устойчивости на должном уровне и получение здорового посевного и посадочного материала. Один из важнейших элементов этой работы – создание семенных или маточных участков, на которых в обязательном порядке осуществляется комплекс защитных мероприятий. Цель этих мер – полное исключение болезней на растениях. Обычно семенные и маточные участки пространственно изолируют от производственных площадей. Расстояния для изоляции в зависимости от вида сельскохозяйственной культуры и назначения семенного материала колеблются от одного до нескольких километров. При этом резко снижается вероят-

ность попадания инфекции за счет переноса воздушными потоками, насекомыми-переносчиками и др. Производство элитного семенного материала в больших масштабах, как правило, ведут в закрытых зонах семеноводства.

Еще один элемент защиты в системе семеноводства – оценка посевного и посадочного материала на уровень потенциальной инфекционности. Фитопатологическая экспертиза – обязательное условие для заключения о пригодности или непригодности получаемого семенного или посадочного материала для воспроизводства. Семенные посевы сельскохозяйственных культур к моменту апробации должны отвечать требованиям ГОСТа. Этого соответствия удастся достичь с помощью специальных мероприятий в процессе выращивания семенного материала. Так, на семенных участках осуществляют жесткую химическую защиту от вторичного заражения при появлении первых очагов больных растений. Кроме того, обязательно удаляют единичные больные растения (фитосанитарная прочистка) или бракуют маточные растения вегетативно размножаемых культур. На семенных посадках картофеля не менее 2 раз за вегетацию удаляют растения (с клубнями) с симптомами проявления вирусных и бактериальных болезней. При этом на полях, где выращивают посадочный материал высоких репродукций, кроме визуальной оценки ведут контроль методами, позволяющими выявить латентную (скрытую) инфекцию. Маточные растения вегетативно размножаемых многолетних культур (плодовые деревья и ягодные кустарники) периодически проверяют на зараженность вирусными и фитоплазменными патогенами; в случае их обнаружения такие растения бракуют.

Семеноводческие меры защиты предусматривают периодическую сортомену, если старые сорта теряют прежнюю устойчивость вследствие изменений, произошедших в генотипе растения, или изменения расового состава в популяции патогена. Сортомену проводят с учетом рекомендаций зональных селекционных учреждений.

2. Агротехнический метод. Агротехника – это фон, на котором развиваются взаимоотношения между растением и патогеном. Агротехнические приемы не всегда могут полностью исключить развитие болезни, но такие мероприятия, как севооборот, выбор оптимальных сроков и способов посева (посадки), регулирование уровня минерального питания, дают возможность снизить ее вредоносность.

Севооборот – универсальный агротехнический прием защиты от большинства грибных и бактериальных заболеваний. Чередование культур предотвращает накопление патогенов, особенно таких, которые сохраняются с растительными остатками или свободно в почве. При включении культур в севооборот и планировании очередности их выращивания в первую очередь учитывают такие биологические особенности возбудителей болезней, как длительность сохранения патогенов в почве и филогенетическая специализация. Севооборот будет эффективным только тогда, когда определенная культура возвращается на прежнее место после гибели основного запаса возбудителя, покоящегося в почве. Это касается таких заболеваний, как корневые гнили многих культур, фузариоз льна, кила капусты, бактериальный рак саженцев плодовых, возбудители которых способны сохраняться в почве много лет.

Культуры, у которых есть общие возбудители болезней, нельзя размещать одну после другой; необходимо соблюдать также пространственную изоляцию. Так, во избежание поражения килой после капусты нельзя размещать другие культуры семейства Капустные. После картофеля и рядом с ним не следует выращивать томат (и наоборот), потому что они имеют общую болезнь – фитофтороз.

Севооборот имеет большое значение в формировании почвенных биоценозов и подавлении патогенов антагонистическими микроорганизмами. По этой причине выбор предшественника определяется не только филогенетической специализацией, но и тем, как предшественник влияет на накопление антагонистической микобиоты. Например, посев льна после клевера или пропашных культур приводит к снижению пораженности льна фузариозом. «Очищающую» роль могут играть посевы промежуточных культур (горчицы, ярового рапса) для защиты зерновых культур от корневых гнилей. В этом случае кроме формирования антагонистов в почве корневые выделения горчицы и рапса угнетающе действуют на возбудителей корневых гнилей.

Многие приемы в системе обработки почвы приводят к гибели покоящихся форм возбудителя или создают неблагоприятные условия для развития патогена.

Лушение стерни и ранняя зяблевая вспашка способствуют подавлению возбудителей, способных сохраняться на растительных остатках. Растительные остатки, помещенные на различную глубину пахотного слоя, быстро минерализуются, подвергаются воздействию почвенной сапротрофной микобиоты и погибают. Это в первую очередь относится к возбудителям с высокой степенью паразитизма (облигатным паразитам и факультативным сапротрофам).

На хорошо разрыхленной и выровненной перед посевом почве резко снижается поражаемость свеклы корнеедом, льна – фузариозом; поскольку создаются благоприятные условия для быстрого прорастания семян, проростки не подвергаются раннему заражению патогенами.

В защите картофеля от ризоктониоза большое значение имеет боронование почвы через 4...5 дней после посадки и при появлении первых всходов. Окучивание способствует резкому уменьшению количества клубней, пораженных фитофторозом.

Сроки и способы посева (посадки) могут иметь значение как фактор, снижающий или повышающий интенсивность развития многих болезней. В большинстве случаев ранний посев обеспечивает более высокую урожайность и меньшую пораженность растений болезнями, так как при этом наблюдается более устойчивый водный режим в почве, растения лучше используют свет. При посеве в ранние сроки яровая пшеница слабее поражается фузариозом, корневыми гнилями, ржавчиной, мучнистой росой, овес – корончатой ржавчиной, зерновые бобовые культуры – фузариозом, картофель – фитофторозом.

Однако ранние сроки должны быть приурочены к моменту готовности почвы и определенным температурам. Посев или посадка в непрогретую почву может привести к увеличению пораженности яровой пшеницы твердой головней, свеклы – корнеедом, картофеля – ризоктониозом. Заражение патогеном происходит в период прорастания семян или на ранних этапах развития проростков; при чересчур ранних посевах этот период затягивается и возбудитель становится потенциально более опасным. Посевы в несколько более поздние сроки позволяют растениям «уйти» от заражения.

Внесение удобрений влияет на уровень устойчивости растений против болезней. При высоком содержании в почве азота восприимчивость растений ко многим патогенам повышается. Это в первую очередь относится к развитию облигатных паразитов, таких как возбудители ржавчины и мучнистой росы.

Использование органических удобрений способствует снижению пораженности растений определенными болезнями, особенно вызываемыми почвообитающими возбудителями. Органические удобрения улучшают условия жизни для почвенной микобиоты, среди которой много представителей, относящихся к анта-

гонистам. При сбалансированном применении минеральных удобрений улучшаются рост и развитие растений и косвенно снижается ущерб, причиняемый болезнями. Фосфорные и особенно калийные удобрения способствуют большей устойчивости растений к грибным и бактериальным болезням. Это заметно как в период вегетации, так и во время хранения плодоовощной продукции. Лежкость моркови, свеклы, капусты, картофеля, яблок зависит от минерального питания растений.

Важная роль в формировании устойчивости растений к болезням принадлежит микроэлементам. Так, при внесении соединений меди в микродозах снижается поражаемость картофеля фитофторозом; обработка семян зерновых культур солями молибдена способствует уменьшению поражаемости ржавчиной и головней. Хорошая обеспеченность бором предотвращает гниль сердечка у корнеплодных культур.

После известкования кислых почв снижается поражаемость капусты черной ножкой и килой, свеклы – корнеедом.

3. Физико-механический метод. К этому методу относятся приемы, направленные на истребление или подавление возбудителей болезней в посевном и посадочном материале, в почве, уничтожение пораженных растений.

Физические приемы связаны с использованием высоких и низких температур, световых и радиационных излучений, ультразвука, токов высокой частоты. Наиболее часто для обеззараживания семян и посадочного материала используют прием прогревания. Для уничтожения инфекции внутри семян их прогревают с таким расчетом, чтобы убить патогенные организмы, но не повлиять на всхожесть семян. Так, для подавления возбудителей пыльной головни пшеницы и ячменя семена на 2 ч погружают в воду, нагретую до температуры 47°C, а затем охлаждают и подсушивают. Семена некоторых овощных культур для обеззараживания от возбудителей грибных болезней прогревают в течение 20...25 мин в воде, имеющей температуру 48...50°C. Термическое обеззараживание семян необходимо проводить очень тщательно, строго выдерживая температуру и время.

Для подавления почвенных патогенов в теплицах широко используют прием пропаривания субстрата. Почву прогревают перегретым паром с таким расчетом, чтобы на глубине 25...30 см температура почвы поднималась до 90...95°C; температуру поддерживают на этом уровне в течение 1...2 ч. При прогревании почвы до 70...80°C экспозицию увеличивают до 10... 12 ч.

В парниках применяют биотермическое обеззараживание субстратов, которые готовят из самосогревающихся компостов. Интенсивно развивающиеся в них аэробные термофильные микроорганизмы способствуют быстрому разложению органических веществ и разогреванию компоста до температуры 60...65°C. В таких условиях многие фитопатогены погибают.

К физическим приемам относится очистка семян ржи от склероциев возбудителя спорыньи путем погружения семян в раствор поваренной соли.

Механические приемы включают вырезку больных побегов и ветвей плодовых деревьев, прочистку (уничтожение больных растений) на семенных участках, удаление промежуточных хозяев для ржавчинных грибов.

4. Химический метод. Этот метод занимает важное место в защите сельскохозяйственных культур от болезней. Он основан на использовании *фунгицидов* – органических и неорганических соединений, токсичных для фитопатогенов. Применяя фунгициды, стремятся исключить возможность

первичного заражения и появления болезни, а затем не допустить или ограничить повторное ее распространение.

Фунгициды, предупреждающие заражение, но не способные вылечить заболевшие растения, называют *защитными*, а препараты, способные подавлять возбудителя, внедрившегося в ткани растения, – *лечащими*, или *терапевтическими*.

По действию на патогены выделяют контактные и системные фунгициды. *Контактные* препараты оказывают местное действие на возбудителя, а *системные* способны не только проникать в растение, но и передвигаться в нем, подавляя возбудителя в процессе его распространения по тканям растения. К фунгицидам контактного действия относят бордоскую смесь, каптан и др. Системным действием обладают фундазол, байтан универсал, беномил, топсин-М, тилт, альто, реке и др.

Промышленность производит фунгициды в нескольких препаративных формах: смачивающийся порошок (СП), концентрат эмульсии (КЭ), водные растворы (ВР), концентрат суспензии (КС), растворы для ультрамалообъемного опрыскивания (УМО) и др.

По целевому назначению все фунгициды можно разделить на следующие группы: протравители семян, препараты для обработки вегетирующих растений, препараты искореняющего действия (для обработки растительных остатков и многолетних растений в период покоя), фунгициды для обеззараживания почвы.

Протравливание семян и посадочного материала направлено в первую очередь на обеззараживание от патогенов, находящихся на поверхности или внутри. Вторая цель протравливания семян – защитить проростки от инфекции, сохраняющейся в почве. Само протравливание проводят полусухим способом или с использованием пленкообразующих веществ. В любом случае поверхность семян должна быть покрыта препаратом.

Обеззараживание почвы и почвенных субстратов проводят главным образом в защищенном грунте, так как там выращивают одни и те же культуры на одном месте, что ведет к быстрому накоплению возбудителей. В открытом грунте обеззараживание почвы химическими препаратами проводят только при выявлении очагов опасных карантинных заболеваний.

Для обработки вегетирующих растений фунгицидами применяют опрыскивание. Используют различную аппаратуру, способную нанести препарат в виде водного раствора или водной суспензии (обычно то и другое называют рабочим раствором) на всю поверхность растений. Выбор фунгицидов, сроки и способы обработки зависят от биологических особенностей возбудителя болезни – условий, необходимых для заражения, сроков первичной инфекции, продолжительности инкубационного периода, особенностей паразитизма (эндо- или эктопаразит).

Обработку растений фунгицидами проводят в соответствии с прогнозами появления болезни или при первых признаках ее проявления. Эффективность химической обработки зависит от срока обработки, ее качества и выбора препарата. Для защиты растений от таких болезней, как фитофтороз картофеля, ржавчина зерновых культур, парша яблони, милдью винограда и др., в течение вегетации проводят несколько обработок фунгицидами, обычно чередуя препараты системного и контактного действия. Известно много случаев постепенной резистенции возбудителей к фунгицидам, преимущественно системного действия.

Химический метод по объему применения занимает ведущее место в защите растений. Однако этот метод не лишен серьезных недостатков. Использование химических препаратов приводит к загрязнению окружающей среды и растительной продукции, поэтому применять фунгициды следует согласно инструкции. Получаемая продукция должна проходить санитарный контроль.

Фунгициды применяют в строгом соответствии со «Списком пестицидов и агрохимикатов, разрешенных к применению на территории Российской Федерации» на текущий год.

5. Биологический метод. Основан на использовании микроорганизмов или продуктов их жизнедеятельности для подавления возбудителей болезней. Основой биологической защиты служит явление антагонизма в природе. Антагонистические взаимоотношения микроорганизмов характеризуются тем, что один вид подавляет другой. Например, при одновременном высеве на субстрат актиномицеты вытесняются бактериями из-за более высокого темпа размножения последних. Но этого не происходит, если актиномицет выделяет специфические продукты обмена, подавляющие развитие бактерий, так называемые *антагонистические вещества*. Они обладают высокой физиологической активностью по отношению к определенным группам организмов (вирусам, бактериям, простейшим, грибам). К *антибиотическим веществам* относят фитонциды, продуцируемые растениями. Высокой фитонцидностью обладают лук, чеснок, черемуха, сосна, цитрусовые и другие растения. Например, антибиотик иманин, выделенный из зверобоя, подавляет жизнеспособность возбудителей корневых гнилей клевера, развитие возбудителя табачной мозаики.

Наиболее приемлемы следующие направления использования антагонистов: создание условий, благоприятных для накопления в почве микробов-антагонистов, применение культуры антагонистов и антибиотиков.

В природных условиях выявлены микроорганизмы (бактерии, грибы и др.), паразитирующие на фитопатогенах. Они получили название *гиперпаразитов*, или паразитов второго порядка. Механизм их действия многообразен: он может проявляться в лизисе клеток хозяина, в продуцировании биологически активных веществ, подавляющих патогены. Например, *Trichodermalignorum* выделяет активные антибиотики (глиотоксин, виридин и др.) широкого спектра действия. Кроме того, *T. lignorum* паразитирует на склероциях некоторых патогенных грибов.

Грибы, паразитирующие на других видах своего царства, называют *микфильными*. По способу питания их делят на биотрофов и некротрофов. Представители биотрофов – *Darlucafilum*, паразитирующий на ржавчинных грибах, *Cicinobulbuscesatii* – на мучнисторосяных грибах, *Trichothecium* – на грибах родов Плазмопара, Питиум, Биполярис и др., *Dactylella* – на грибах родов Питиум, Фитофтора и других ложномучнисто-росяных, *Fusariumorobanches* – на различных видах заразах.

В качестве паразитов второго порядка могут быть использованы мухоминеры, например, фитомиза (*Phytomizaorobanchiae*), личинки которой повреждают семена заразах.

Следует шире применять биологический метод защиты от болезней как наименее опасный для человека и животных, экологически безвредный.

6. Карантин растений. Это система государственных мероприятий, направленных на предотвращение заноса с территории других стран карантинных возбудителей болезней растений (внешний карантин), а в случае проникновения – на локализацию их очагов (внутренний карантин). *Карантинным объектом* называют патоген, отсутствующий или ограниченно распространенный на территории страны, который при проникновении в страну способен вызвать существенное поражение растений.

Задача карантина – предотвратить перенос фитопатогенов на те территории, где они отсутствуют. Вероятность появления новых карантинных объектов велика, так как возрастают объемы обмена между странами семенами, посадочным материалом, растительной продукцией. Патогены могут быть завезены на поверхности или внутри живых растений, семян и посадочного

материала, в импортируемых зерне и плодоовощной продукции, в растительном материале для промышленности, в упаковочном материале и т. п.

Многие патогены, попадая в новые районы, часто находят там благоприятные условия для развития. История знает немало случаев, когда завезенный карантинный объект полностью уничтожил урожай и стал очень опасным.

Карантин занимает особое место в системе защиты растений. Мероприятия внешнего карантина осуществляют при закупке и транспортировке всех подкарантинных материалов (растения, семена, овощи, фрукты, зерно, мука и т.д.) на пограничных пунктах, международных почтамтах, в аэропортах и т.д., где проводят досмотр ввозимого груза. Весь ввозимый семенной и посадочный материал, предназначенный для научных целей, пропускают через интродукционно-карантинные питомники для выявления скрытой инфекции.

Мероприятия внутреннего карантина направлены на предотвращение распространения карантинных объектов внутри страны, своевременное выявление, локализацию и ликвидацию их очагов. Очаги карантинных возбудителей выявляют при обследовании посевов, насаждений, хранящейся продукции растениеводства. При обнаружении таких объектов объявляют карантин, то есть ограничивают вывоз и использование растительной продукции, а затем ликвидируют очаг инфекции.

7. Интегрированная защита растений. Под интегрированной защитой понимают комбинацию биологических, агротехнических, химических, физических и других приемов, применяемых против комплекса болезней в конкретной эколого-географической зоне на определенной культуре. Ее назначение – регулирование численности вредных видов до хозяйственно неощутимых размеров при сохранении деятельности природных полезных организмов.

Интегрированная защита основана на следующих взаимосвязанных элементах:

- высоком уровне агротехники, обеспечивающем полноценное развитие растений, которые обладают устойчивостью к возбудителям болезней, а также профилактике или подавлении отдельных видов вредных организмов;
- выращивании сортов, устойчивых к болезням;
- использовании эффективных приемов подавления численности вредных организмов (биологических, химических, физических и др.) на основе прогноза развития болезни.

Активные средства защиты рекомендуется применять с учетом *экономического порога вредоносности*, то есть такой плотности популяции вредного вида, при которой их применение экономически оправдано. Пороги вредоносности зависят от эколого-географических особенностей зоны и культуры.

Интегрированная защита в большей мере, чем отдельные защитные мероприятия, способствует достижению высоких экономических показателей при наиболее полном соблюдении экологических требований и минимальном отрицательном воздействии на окружающую среду.

Список литературы

1. Защита растений от болезней/В.А. Шкаликов, О.О. Белошапкина, Д.Д. Букреев и др. – М.: КолосС, 2010. – 404 с.
2. Карташёва И.А. Сельскохозяйственная фитовирусология: учебное пособие / И.А. Карташёва. – М.: Колос; Ставрополь: Агрус, 2007. – 168 с.

ОГЛАВЛЕНИЕ

<i>ВВЕДЕНИЕ</i>	3
Тема 1. ПОНЯТИЕ О БОЛЕЗНЯХ РАСТЕНИЙ	4
Тема 2. НЕИНФЕКЦИОННЫЕ БОЛЕЗНИ	7
Тема 3. ЭКОЛОГИЯ И ДИНАМИКА ИНФЕКЦИОННЫХ БОЛЕЗНЕЙ	13
Тема 4. ВИРУСЫ И ВИРОИДЫ	22
Тема 5. БАКТЕРИИ И ФИТОПЛАЗМЫ	34
Тема 6. ГРИБЫ	41
Тема 7. ЦВЕТКОВЫЕ РАСТЕНИЯ – ПАРАЗИТЫ И ПОЛУПАРАЗИТЫ	59
Тема 8. ИММУНИТЕТ РАСТЕНИЙ К ИНФЕКЦИОННЫМ ЗАБОЛЕВАНИЯМ	61
Тема 9. ПРОГНОЗИРОВАНИЕ ИНФЕКЦИОННЫХ БОЛЕЗНЕЙ РАСТЕНИЙ	65
Тема 10. МЕТОДЫ И СРЕДСТВА ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ ОТ БОЛЕЗНЕЙ	67
<i>СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ</i>	74

Дагужиева Зара Шахмардановна

ЛЕКЦИИ ПО ФИТОПАТОЛОГИИ

Учебное пособие

для аспирантов сельскохозяйственного направления

Подписано в печать 21.06.2015 г.

Формат бумаги 60x84¹/₁₆. Бумага ксероксная. Гарнитура Таймс.

Усл. печ. л. 4,75. Заказ №0. Тираж 100 экз.

Издательство МГТУ

385000, г. Майкоп, ул. Первомайская, 191