

ФЕДЕРАЛЬНОЕ АГЕНТСТВО НАУЧНЫХ ОРГАНИЗАЦИЙ
(ФАНО РОССИИ)
ВСЕРОССИЙСКИЙ НИИ ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ

ВЕСТНИК
ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ
Приложения

PLANT PROTECTION NEWS

Supplements
Выпуск 16

В.Г. ИВАЩЕНКО

БОЛЕЗНИ КУКУРУЗЫ: ЭТИОЛОГИЯ, МОНИТОРИНГ И ПРОБЛЕМЫ СОРТОУСТОЙЧИВОСТИ

Санкт-Петербург
2015

УДК 633.15:632.1/.4+631.52
ББК41.3

Болезни кукурузы: этиология, мониторинг и проблемы сортоустойчивости.
Ивашенко В.Г. — Санкт-Петербург - Пушкин: ФГБНУ ВИЗР, 2015 — 286 с.
(Приложение к журналу "Вестник защиты растений").

Diseases of maize: etiology, monitoring and problems of grade resistance.
Ivashchenko V.G. — St.Petersburg - Pushkin: FGBNU VIZR, 2015. 286 p. (Plant
Protection News, Suppl.).

В настоящей работе на основе многолетних экспериментальных данных, а также достижений отечественного и зарубежного опыта, приведены материалы, касающиеся этиологии, патогенеза и вредоносности болезней кукурузы. Значительное место уделено селекционно-генетическим и экологическим аспектам устойчивости к возбудителям наиболее вредоносных заболеваний, путям и способам её идентификации, отбору исходного материала и его использованию. Приведены данные о фитосанитарных и прогностических аспектах защиты растений, перспективах и ограничениях роста урожайности. Книга рассчитана на фитопатологов, иммунологов селекционеров, семеноводов, специалистов службы защиты растений. Рис. 28. Табл. 56. Библиогр. 902 назв.

Рецензенты: А.И. Супрунов (КНИИСХ), И.Б. Аблова (КНИИСХ)
Reviewers: A.I. Suprunov (Kniiskh), I.B. Ablova (Kniiskh)

Работа выполнена в рамках программы РАСХН "Фитосанитарная оптимизация агроэкосистем (задание 01)" и проекта "Грибы - патогены экономически значимых растений в России: разнообразие, методы идентификации и мониторинга, взаимоотношения с растениями-хозяевами" (№ 0665-2014-0003).

Рекомендовано к печати редакционной коллегией Всероссийского научно-исследовательского института защиты растений 6 ноября 2015 г.

ISBN 978-5-4240-0131-4



ISBN 978-5-4240-0131-4

© Всероссийский НИИ защиты растений (ВИЗР)
2015© В.Г.Ивашенко (Вып. 16)

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	5
Глава 1. ДИАГНОСТИКА ОСНОВНЫХ БОЛЕЗНЕЙ КУКУРУЗЫ, РАСПРОСТРАНЕННЫХ В РОССИИ	6
Головневые грибы	7
Гнили стеблей и початков	17
Болезни листьев	26
Непаразитарные болезни	30
Глава 2. ЭТИОЛОГИЯ И ОСОБЕННОСТИ МОНИТОРИНГА БОЛЕЗНЕЙ КУКУРУЗЫ: БИОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ	34
Головневые грибы	35
Болезни листьев	47
Развитие болезней кукурузы фузариозной этиологии: ос- новные причины и следствия	49
Особенности развития <i>G.zeae</i> в сапротрофной стадии жизненного цикла	72
Структура микоценозов кукурузы	75
Глава 3. УСТОЙЧИВОСТЬ КУКУРУЗЫ К ВРЕДНЫМ ОРГАНИЗМАМ: ПРИРОДА УСТОЙЧИВОСТИ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЕЁ НАСЛЕДОВАНИЯ	83
Исходный материал и методические подходы в селекции кукурузы на устойчивость к вредным организмам	83
Устойчивость кукурузы к возбудителям пузырчатой и пыльной головни	91
Устойчивость кукурузы к возбудителям болезней листьев ..	101
Устойчивость кукурузы к возбудителям стеблевых гнилей ..	105
Устойчивость кукурузы к возбудителям фузариоза почат- ков	113
Групповая и комплексная устойчивость к вредным орга- низмам	119
Глава 4. ПРИЕМЫ И СПОСОБЫ ОТБОРА ИСХОДНОГО МАТЕРИАЛА ПРИ СОЗДАНИИ ГИБРИДОВ КУКУРУЗЫ С ГРУППОВОЙ И КОМПЛЕКСНОЙ УСТОЙЧИВО- СТЬЮ К БОЛЕЗНЯМ И ЗАСУХЕ	129
Определение устойчивости кукурузы к болезням	132

Определение выносливости кукурузы к болезням	142
Технология полевой идентификации, отбора и создания устойчивых линий и гибридов.....	150
Глава 5. ВРЕДНОСНОСТЬ БОЛЕЗНЕЙ КУКУРУЗЫ И ПУТИ ЕЁ УМЕНЬШЕНИЯ.....	154
Вредоносность головневых грибов	157
Вредоносность болезней фузариозной этиологии.....	161
Глава 6. ОЦЕНКА ПЕРСПЕКТИВ И ОГРАНИЧЕНИЙ РОСТА УРОЖАЙНОСТИ КУКУРУЗЫ	177
Селекция на гетерозис и устойчивость к болезням фуза- риозной этиологии	177
Устойчивость кукурузы к стеблевым гнилям в аспекте продуктивности и ускоренного старения растений.....	185
Перспективы и ограничения роста урожайности кукурузы в условиях северо-запада и юга России.....	192
Устойчивость (выносливость) к абиотическим факторам ...	196
Глава 7. ФИТОСАНИТАРНЫЕ И ПРОГНОСТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ЗАЩИТЫ КУКУРУЗЫ ОТ ВОЗБУДИТЕЛЕЙ ОСНОВНЫХ БОЛЕЗНЕЙ	206
Агротехника и фитосанитария.....	206
Семеноводство и жизнеспособность семян.....	222
Прогностические аспекты защиты кукурузы от возбу- дителей основных болезней	230
О целесообразности применения химических и биологи- ческих средств защиты растений	235
ЗАКЛЮЧЕНИЕ	237
Библиографический список.....	242
Перечень сокращений.....	285

ВВЕДЕНИЕ

Кукуруза – одно из важнейших кормовых растений универсального назначения, имеющих международное значение благодаря высокому потенциалу продуктивности и кормовой ценности, отзывчивости на факторы интенсификации, огромному разнообразию способов её использования.

Высокая биологическая ценность кукурузы как корма для многих фитофагов, нарушающих структурную целостность тканей и органов, способствует проникновению и развитию ряда возбудителей болезней растений, в том числе семян в период их формирования и хранения. В связи с этим важен выбор наиболее обоснованных, эффективных и экологических мер профилактики и защиты, основанных на хорошо изученной этиологии болезней и корректной диагностике их проявления на уровне двух- и трехвидовых систем организмов.

Кукуруза поражается облигатными и полупаразитными грибами, ряд из которых поражает растения, ослабленные недостатком элементов питания и/или вследствие несоответствия климатических условий биологическим требованиям для нормального роста и развития. Число выявленных и идентифицированных видов грибов на кукурузе и продуктах её переработки составляет 284 и 230 соответственно (Farr et al., 1989), причем только на семенах указано 120 видов грибов (Pencic, Levic, 1994; цит. по Bolesti..., 2002). Реальную зональную угрозу в период вегетации представляют, надо полагать, порядка 10% широко распространенных видов, являющихся первичными колонизаторами тканей и органов, значительная часть грибов – вторичные колонизаторы. Это определяет актуальность более углубленных исследований взаимоотношений в консортных системах с целью выявления первопричин патологий и их профилактики.

Недоборы урожая от основных болезней и вредителей составляют на юге России в среднем 25-30% (без учета сорных растений, засух и эпифитотий); устойчивость и умеренная устойчивость к группе или комплексу вредных видов обеспечивает 94% и 84%-е сохранение биологического урожая при 57%-й его сохранности у умеренно восприимчивых гибридов (Иващенко, 2008).

Тенденции глобального потепления климата и результаты селекции на скороспелость привели к расширению географии возделывания в России кукурузы на зерно, что способствовало завершению цикла развития ряда патогенов и большему проявлению их вредоносности на Дальнем Востоке (пыльная головня, болезни початков), в Западной Сибири, Нечерноземье (пузырчатая головня).

Расширение генетического разнообразия кукурузы по факторам устойчивости и адаптивности, а также следование выбранной в XX веке стратегии селекции преимущественно на неспецифический тип устойчивости к патогенам и фитофагам, обеспечивает длительное сдерживание вспышек их

массового размножения. Дальнейшее изучение типов устойчивости, её эколого-генетической экспрессии и характера связи с продуктивностью расширяют перспективы зонального районирования гибридов по биоэкологически значимым приоритетам: адаптивности, продуктивности, устойчивости к патогенам.

Многолетнее изучение этиологии основных болезней кукурузы, их вредоносности и устойчивости селекционного материала, проводившееся автором данной работы в ВИЗР совместно с селекционными учреждениями б. СССР и России, позволяет оптимизировать систему защиты кукурузы с учетом новых и ранее опубликованных данных автора, отечественных и зарубежных исследователей.

Глава 1. ДИАГНОСТИКА ОСНОВНЫХ БОЛЕЗНЕЙ КУКУРУЗЫ, РАСПРОСТРАНЕННЫХ В РОССИИ

В России трофически связаны с кукурузой по меньшей мере 83 вида грибов. Больше всего их паразитирует на початках (34 вида) и листьях (33), 20 – на стеблях. Наиболее широкую органотропную специализацию имеют *Ustilago maydis*, *Bipolaris. maydis*, *Bipolaris sorokiniana* и *Bipolaris zeicola*, поражающие листья, стебли и початки растений. Несмотря на удвоение за последние полвека количества возбудителей болезней, зарегистрированных в России и СНГ, в настоящее время сохраняют статус опасных 3 группы возбудителей, вызывающих: 1) пыльную и пузырчатую головню; 2) стеблевые гнили и болезни початков; 3) гельминтоспориозы листьев и ржавчину. Раса Т южного гельминтоспориоза, имевшая значение в конце 80-х, потеряла актуальность при смене Т - цитоплазмы на другие типы; северный гельминтоспориоз в Краснодарском и Ставропольском краях имел слабую распространенность, проявлялся к концу вегетации и не ежегодно, гельминтоспориозная пятнистость (*B. zeicola*, син.: *B. carbonum*) встречалась ежегодно, но в очень слабой степени. С учетом многолетнего мониторинга реальную опасность ежегодно представляли головневые грибы, стеблевые гнили и болезни початков, преимущественно фузариоз. Значительное расширение в Приморском крае площадей выращивания кукурузы и сортамента за прошедшее 30-летие изменило и фитосанитарную ситуацию [Мартынюк, 2002]; возросло число постоянных видов в структуре микоценозов (*U. maydis*, *S. reilianum*, *B. maydis*, *F. verticillioides*, *F. graminearum*, *F. culmorum*), стали прогнозируемыми недоборы урожая от пыльной головни до 40%, пузырчатой — до 9%; в эпифитотийные годы возможны потери от расы Т южного гельминтоспориоза (до 32%), в группу потенциально опасных возбудителей болезней листьев вошли *A. alternata*, *Cohliobolus sativus* (снижение урожайности достигает 34%). В целом по Дальневосточному федеральному округу в 2011 г. значительно возросла опасность существенных недоборов урожая от пыльной головни (распространенность 6 тыс. га из 18 в РФ) и северного гельминтоспо-

риоза (6.1 тыс. га из 19 тыс.га в РФ). Это предполагает постоянный мониторинг, достаточный объем протравителей и фунгицидов, эффективных в отношении возбудителей гельминтоспориозов (Отчет ФГБУ "Россельхозцентр" по Приморскому краю, 2011).

Возделывание скороспелых гибридов на зерно привело к росту его производства в Приморье, но приобрели значимость стеблевые гнили, болезни початков фузариозной этиологии.

Известно, что интегрированная защита растений как стратегия совместного использования всех доступных форм подавления вредного вида (включая сортоустойчивость, агротехнический, химический, биологический и др. методы) с учетом естественного регулирования плотности его популяции, как система правил и действий, может быть направлена против отдельного вида вредителя или возбудителя болезни, либо против их комплекса, когда она включает защитные меры против каждого вида.

При такой системе правил и действий вследствие слабой изученности не учитываются многие консортивные межпопуляционные связи фитофагов и патогенов, не в полной мере раскрыта их значимость в этиологии и диагностике болезней, в оценке комплексной вредоносности и выборе рациональных приемов защиты растений.

Ежегодная встречаемость и стабильность в распределении раневых инфекций проявляется в возникновении пузырчатой головни, гнилей стеблей и початков. Причем если развитие головневых вздутий и фузариоза початков практически функционально связано с повреждением растений фитофагами, то возникновение стеблевых гнилей обусловлено как первично грибной инфекцией (семенной, проростковой), так и вследствие более поздней в онтогенезе растений колонизации грибами поврежденных тканей и органов.

С учетом закономерного развития ряда основных заболеваний кукурузы комплексной этиологии правомерно применение мониторинга, основанного на учете сопряженных показателей (поврежденность – пораженность), с указанием первичных этиологических факторов и выборе наиболее целесообразных мер по их ограничению.

Головневые грибы

Пузырчатая головня. Возбудителем пузырчатой головни является гриб, поражающий только кукурузу и её диких предков. Его систематическое положение: Царство Fungi, отдел Basidiomycota, класс Ustilaginomycetes, подкласс Ustilaginomycetidae, порядок Ustilaginales, семейство Ustilaginaceae, класс Basidiomycetes. Наибольшее употребление в фитопатологии получили два из 17 синонимических названий: *Ustilago maydis* (D.C.) Corda и *Ustilago zae* (Becm.) Unger. Современное название: *U. maydis*, биологическая группа - биотроф.

U. maydis – один из наиболее распространенных видов, родиной которого является Сев. Америка, но постепенно перешедший вместе со своим питающим растением (*Zea mays* L.) в другие страны и теперь встречается везде, где возделывается кукуруза.

Географическое распространение: Европа, Азия, Америка, Африка. В б. СССР: Белорусская ССР, Московская, Смоленская, Ивановская обл., Татарская АССР, Куйбышевская, Воронежская, Курская обл., Украинская ССР, Крым, Саратовская, Сталинградская обл., Азово-Черноморье, Сев. Кавказ, Грузинская ССР, Абхазская АССР, Туркменская, Узбекская ССР, Алма-Атинская обл., Дальний Восток (Гутнер, 1941). В 1955 г. в Московской области зарегистрировано от 18 до 30% растений, пораженных пузырчатой головней. В Ленинградской области в 1960 г. отмечались 3–4% растений, пораженные пузырчатой головней, а в 1961 г. – 34%. В незначительных размерах она отмечена в Башкортостане, Псковской, Новгородской, Калининградской, Рязанской, Ярославской, Горьковской, Кировской, Челябинской, Омской, Новосибирской областях (Гешеле, Виноградова, 1957; Калашников, Шапиро, 1962).

По внешним признакам поражения кукурузы можно легко поставить правильный диагноз, то есть установить вид возбудителя по специфическим внешним симптомам. Поэтому макроскопический метод (визуального распознавания или при помощи лупы) является в полевых условиях основным.

Морфология и биология. Кукуруза восприимчива к *U. maydis* от периода формирования первого листа до формирования пыльцы в пыльниках, то есть при наличии доступных для инфицирования меристем. Пузырчатая головня кукурузы проявляется в виде патологических новообразований (галл) на всех надземных частях растений, но наиболее часто на стеблях, метелках и початках, редко – на корневой шейке.

Заражение происходит путем внедрения инфекционной гифы, образовавшейся из споридий или непосредственно из телиоспоры, причем второй вариант проникновения имеет большее распространение. Проникшая в клетку гифа образует тонкий нитевидный мицелий. Слияние тонких гиф от двух разнополюх особей (+ и –) дает начало образованию двухъядерных толстых узловатых внутриклеточных гиф. Внедрение мицелия *U. maydis* в ткани кукурузы происходит оно без четко выраженной специализации по типам клеток, но распространяться мицелий может на незначительное расстояние по направлению к меристематическим тканям. Это меристемы боковых вегетативных почек и адвентивных корней, рудиментарных початков, интеркалярная меристема осевых органов, клетки апекса стебля, меристемы листьев, флоральные меристемы, в частности меристемы формирующихся зерновок, а также зона интеркалярного роста листа.

Обычно на растении, имеющем галл головни, удастся выявить мицелий в различных участках, что является следствием неоднократной инфекции растения в онтогенезе. Такие внешне здоровые растения могут

продуцировать галлы только при определенных условиях, во многих случаях совсем не обнаруживая признаков заболевания (Михалевская, 1968; Каратыгин, 1981; Martinez-Espinoza et al., 2003). Характер распределения мицелия *U. maydis* по растению можно оценить как множественно-локальный, причем мицелий способен сохраняться латентно в пазушных почках (Davis, 1936).

Заражение в природных условиях обычно осуществляется сразу несколькими прорастающими телиоспорами. Характерно, что возбудитель внедряется в основном через формирующиеся генеративные органы, почки, молодые листья, но неспособен инфицировать проросток через неповрежденный колеоптиль, поэтому в естественных условиях поражение возбудителем всходов отмечается крайне редко. При искусственном заражении восприимчивых сортов возбудитель способен проникать в клетки коры корня, но локально, и обнаруживается лишь посредством микроскопии (Sabbagh et al., 2006).

Достигнув меристем мицелий инфицирует формирующийся орган, нарушая его дифференциацию и стимулируя патологическое разрастание тканей.

Самые мелкие галлы (их колонии, или антоциановые пятна) образуются на листовых пластинах, до 1-5 см – на центральной жилке и влагалище листа, преимущественно до 15-20 см на стеблях и початках, взброс или в форме головневых "гирлянд" – на метелках. Реже вздутия образуются на обертках, отдельных зерновках, ножках початка. Верхние початки обычно поражены чаще, с более крупными галлами, чем на нижних, проявляющихся позже и менее заметных. Сформировавшийся галл долгое время имеет оболочку (перидий) белого, розового или красноватого цвета, он состоит из гипертрофированной ткани кукурузы, содержащей объемистые межклеточные ходы, заполненные сплетенными гифами гриба, впоследствии распадающимися на телиоспоры, причем после их рассеивания остается губчатая сетка, быстро съеживающаяся и засыхающая. При разламывании как незрелого так и зрелого галла выступают капли воды на изломе, что служит хорошим диагностическим отличием от пыльной головки, у которой споровое образование сухое и жесткое.

Созревший галл состоит из скопления телиоспор *U. maydis*, причём в 1 см³ галловой ткани может образоваться до 400 млн телиоспор гриба (Слепня, Каратыгин, 1976). Телиоспоры шаровидные, темно-коричневые, 8-15 x 7-10 мкм, с короткими шипами. Они прорастают с образованием дикариотического мицелия или споридий. При созревании галла оболочка лопается и телиоспоры, разносимые по полю, служат источником заражения возрастно молодых (не закончивших роста) тканей растений. Как правило, телиоспоры созревают не одновременно. На поверхности почвы или при заделке в нее часть их остается жизнеспособной в галлах на растительных остатках в тече-

ние нескольких лет. В распыленном состоянии телиоспоры быстро теряют жизнеспособность.

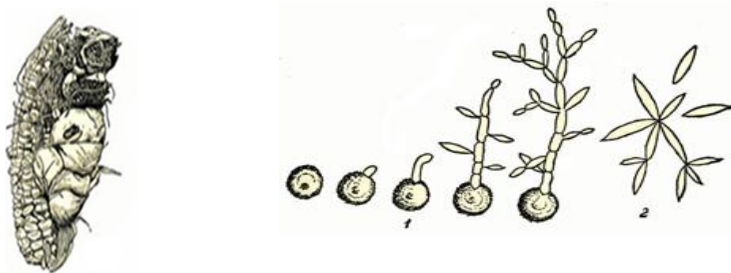


Рисунок 1. Телиоспоры *U. maydis*, в среднем 9-12 μm , споридии - 7-15 μm в диаметре (по Немлиенко, 1957).

Биоэкология. Хотя кукуруза становится наиболее восприимчива к *U. maydis* при её высоте порядка 30 см, галлы на узлах стебля редко появляются в первые 70-80 дней от посева или 40 дней после стадии дифференциации. В большом количестве растения начинают поражаться примерно через 40-45 дней после всходов, то есть за 20-25 дней до выдвижения метелок. Наиболее восприимчива кукуруза за 10-14 дней до выдвижения метелок, когда меристемы конусов нарастания наиболее открыты и доступны для инфекции. При оптимальных условиях (23-25°C, контактная влага) телиоспоры прорастают в течение нескольких часов, но успех заражения в значительной мере обусловлен чередованием кратковременных дождей и засушливых периодов, когда уменьшается тургорность тканей листьев и облегчается затекание споридий вглубь листовой воронки. Наибольший успех заражения обеспечивается посредством переноса телиоспор (и споридий) насекомыми (шведские мухи, кукурузный мотылек, хлопковая совка), нарушающими структурную целостность растений (открывающими ворота инфекции) в процессе питания богатыми меристемой тканями растения. При повреждении всходов шведской мухой головня проявляется на молодых растениях через 40-45 дней после появления всходов, что обусловлено продолжительностью латентного периода и скоростью выноса очага поражения на листьях. После повреждения гусеницами кукурузного мотылька растений в фазе листовой воронки, головневые вздутия появляются в период выдвижения метелок – цветения. Более поздние в онтогенезе кукурузы повреждения кукурузным мотыльком и хлопковой совкой приводят к преимущественному развитию головни на початках (основных и рудиментарных). Эти особенности места и способа заражения кукурузы отличают *U. maydis* от других головневых грибов.

В полевых условиях возбудитель развивается в 1-м поколении, при условии переноса инфекции из ее первичного очага на ультраскороспелых гибридах к среднеспелым и позднеспелым, возможно, в 2-х, но не на произ-

водственных посевах, а в коллекционных питомниках). Заболевание проявляется в виде различной величины галлов на всех надземных органах кукурузы в определенной последовательности: на листьях, стеблях, метелках, початках (в т.ч. и на рудиментарных). Результаты последовательной проявляемости галлов головки при оценке повреждаемости вредителями 101 гибрида приведены в таблице 1.

Как видно из данных таблицы 1, проявление головки у поврежденных шведскими мухами растений начинается в фазе ранней листовой воронки и завершается к началу выдвижения метелок. В период выдвижения метелок начинается проявление головки на растениях, поврежденных преимущественно первым поколением кукурузного мотылька, а с периода цветения до созревания – вторым поколением. Повреждения хлопковой совкой приводят к развитию головки на початках в молочную – полную спелость зерна.

Таблица 1. Динамика проявления и локализация галлов *U. maydis* в онтогенезе кукурузы в условиях естественного инвазионного* и инфекционного фонов

Поражаемые органы	Фитофаги	Доля органов, выявляемая учетами пораженности кукурузы на разных этапах онтогенеза, %				
		IV-VII	VIII	IX	X	XII
Отдельные листья, или их группа (диффузно), с проявлением «саблевидности» или карликовости растений	ШМ	60.8				
Нижняя часть стеблей	ШМ		25.1			
	ШМ+ КМ 1		14.1			
	КМ1		16.2			
Стебли в средней части и под початком	КМ1			5.8		
Стебли выше початка, метелки	КМ2				39.5	
Основные початки *	КМ2, ХС				3.5	
Рудиментарные початки	КМ2					20.9

Этапы онтогенеза: IV-VII - листовая воронка; VIII - выдвижение метелок; IX - цветение; X - молочная спелость; XII - полная спелость зерна. ШМ – шведские мухи, КМ1 и КМ2 - кукурузный мотылек 1 и 2-го поколений соответственно, ХС – хлопковая совка.

Последовательность и растянутость лета вредителей и повреждений растений определяют и продолжительный период проявления головки, что создает впечатление развития нескольких поколений *U. maydis*.

Достоверность связей развития пузырчатой головни с повреждением кукурузным мотыльком в зоне с одним поколением вредителя (лесостепь Украины, $r = 0.73$) и с двумя (Краснодарский край, $r = 0.98$) свидетельствует, что паразитоценоз кукурузы формируется в тесной связи с комплексом вредящих фаз фитофагов (шведских мух, кукурузного мотылька, хлопковой совки), первоначально создающих условия для внедрения грибной инфекции и колонизации ими меристем. Это обусловлено эволюционно сложившейся общностью пищевых предпочтений группы фитофагов и *U. maydis* (тропностью), онтогенетической сопряженностью развития фитофагов и растений, что облегчает, надо полагать, реализацию агрессивности возбудителя болезни.

Наличие буровой муки и видимых повреждений облегчают установление взаимосвязи повреждение кукурузным мотыльком – поражение головней, поскольку очаг болезни преимущественно локален. При дистанционном поверхностном осмотре установление такой связи затруднено вследствие обширного патологического перерождения тканей (початок поражен полностью или частично), но и в этом случае остаются следы повреждения ножки початка, его стержня или оберток, стебля, метелки. Установить такую связь при повреждении кукурузы хлопковой совкой легче вследствие более крупных зон повреждения.

В отличие от патосистем многих облигатных паразитов, патосистема *Zea mays* – *U. maydis* характеризуется рядом биологических особенностей: возбудитель в большей мере способен самостоятельно проникать в ткани растения-хозяина (корни, мезокотиль, стебли, листья, початки, пазушные почки) и вызывать их первичную колонизацию в биотрофной стадии жизненного цикла, чем завершать в нем цикл развития формированием галла, что обусловлено особенностями морфо-анатомической защиты – плотным укрытием конуса нарастания и других меристем, преимущественно недоступных для патогена при ненарушенной структурной целостности органов и тканей растения; длительный период формирования различных органов растений и восприимчивых к заражению меристем в онтогенезе, продолжительный латентный период, связанный с патологическим перерождением меристем, формированием галлов и созреванием телиоспор, – определяют развитие одного поколения гриба на растении, отмечаемого в онтогенезе в разное время (при формировании ранней и средней листовой воронки, при выдвижении метелок и початков, в период налива и созревания зерна).

Локально-раневая патосистема – следствие сопряженного развития видов, когда в результате питания фитофагов (онтогенетически приуроченного к питанию апикальной, интеркалярной и эмбриональной меристемами) облегчается проникновение, реализация агрессивности и завершение цикла развития облигатного паразита *U. maydis*. Она функционирует одновременно с патосистемой растение-хозяин – патоген, и важной характеристикой последней является множественность очагов распространения мицелия по на-

правлению к меристематическим тканям, но на незначительное расстояние, частой локализацией грибницы в пазушных почках без видимых проявлений болезни. Такой характер распределения мицелия *U. maydis* по растению известен как множественно-локальный; локально-раневая патосистема, характеризующаяся проявлением галлов, учитывается при мониторинге распространения головни и олицетворяет объем успешных заражений растений определенного генотипа в природе, который намного меньше числа очагов множественно-локальной (скрытой) инфекции.

Описанные выше особенности отношений в системе растение-хозяин – фитофаги – патоген характеризуют моноциклический тип болезни, эпифитотийных проявлений которой не отмечено (Иващенко, 2011).

Условия, способствующие распространению и развитию болезни. Обширная информация о причинах периодического роста распространения болезни может быть сведена к трем основным положениям: заделка галлов головни в почву снижает частоту встречаемости болезни и степень поражения растений; в засушливые и дождливые сезоны распространенность болезни ниже, её увеличение связано с частыми сменами засушливых условий кратковременными осадками; поранения, наносимые почвообрабатывающими орудиями, вредителями, птицами и градом способствуют увеличению распространенности головни.

Отмечается, что условия, способствующие становлению паразитических взаимоотношений гриба и растения-хозяина, имеют большее значение в возникновении болезни, чем ингибирование или стимуляция уже внедрившегося гриба. Одним из таких условий является нарушение регламента применения гербицидов, приводящее нередко к патологиям развития растений.

Распространенность и вредоносность. Пузырчатая головня кукурузы относится к группе широко распространенных в мире болезней, вызывающих недобор 1-6% урожая, но в бессменной культуре или в отдельные годы становящихся весьма вредоносными (пыльная и пузырчатая головня, фузариоз початков, ржавчина). В СССР болезнь была распространена повсеместно, сильнее на юге европейской части – в районах с неустойчивым или недостаточным увлажнением. В 60-80-е годы XX века пораженность растений в степной зоне Украины составляла 12-19%, на Кубани и в ЦЧО – значительно ниже. В отдельные годы степень поражения посевов кукурузы в Крыму достигала 20-40%, на юге Украины – 71%, в Молдавии – 25-40%, в Приморском крае – 60-75%). С ростом в 60-е годы площадей посева кукурузы на зерно, силос и зеленый корм до 18-20 млн га расширился и ареал пузырчатой головни. Распространенность пузырчатой головни в Приморском крае Дальнего Востока составляла в 1991-1997 годах 0.5-17%, при этом потери урожая достигали 9%. (Иващенко, 2011).

Ранее установлено (Davis, 1936), что распространенность головни, учитываемую в онтогенезе однократно по её видимым проявлениям, необходимо дополнять повторными учетами в период созревания, поскольку

многие поражения нижних початков не видны вследствие их укрытия обертками. Увеличение в 2-3 раза числа пораженных растений с возрастом может служить показателем наличия инфекции в латентном состоянии и возможности её проявления в форме галлов на узлах стебля.

Установлено, что при естественном поражении растений крупные галлы снижают продуктивность растений в среднем на 60% и больше, галлы средней величины – на 25%, небольшие вздутия – на 10% (Немлиенко, 1957). Средние значения вредоносности болезни для сортов полученные в США (Immer, Christensen, 1928), в центральной части Украины (Немлиенко, 1957), а также на юге Украины (Ивашенко, 1992) составляют 25.0, 26.5 и 20.3%, соответственно при размахе значений от 16 до 100%. Опираясь на данные независимых оценок для расчета вредоносности может быть использована формула:

$$Н_u = П_r \times К_{ув},$$

где N_u – недобор урожая, %, P_r – пораженность растений, %, $K_{ув}$ – коэффициент усредненной вредоносности равный 0.25.

С учетом органотропной локализации галлов, учитываемой при оценке привлекаемых в широкое изучение родительских форм и перспективных гибридов, вредоносность может быть рассчитана по формуле, предложенной ВНИИ кукурузы (Грисенко. Дудка, 1980).

Инфицированию растений *U. maydis* способствует и обрывание метелок на участках гибридизации, в результате чего пораженность растений материнской формы возрастает в среднем в полтора раза, достигая у восприимчивых линий 20%. Такое устранение структурной устойчивости приводит к большему проявлению физиологической.

U. maydis поражает только кукурузу и ее ближайших родственников – виды теосинте (*Euchlaena Mexicana*, *E. perennis*) в России не произрастающих, что позволяет рассматривать процесс накопления и сохранения инфекции исключительно в связи с сортоустойчивостью, технологией возделывания и защиты кукурузы. Тесная и ежегодно проявляющаяся сопряженность ставит этиологию пузырчатой головни, её диагностику и контроль на вполне реальную почву, где в качестве одного из ведущих факторов выступает вредитель, в качестве регулятора его численности – энтомофаги (*T. evanescens*, *H. hebetor* и др.), паразитирование которых совместно с устойчивостью кукурузы к КМ в значительной степени сдерживают численность популяций основных вредителей.

Пыльная головня кукурузы – *Sporisorium reilianum*, f. sp. Zeae (Kühn) Langdon et Fullerton. Систематическое положение: класс Basidiomycotina, порядок Ustilaginales, семейство Ustilaginaceae, род Sporisorium. Синонимы: *Sorosporium holci-sorghii* (Riv.) Moesz, *Sphacelotheca reiliana* Clinton. В литературе встречается и под другими названиями: *Ustilago reiliana* Kuhn, *Ustilago reiliana* f.zeae Pass.

Э.Э. Гешеле (1927) выявлены 2 биологические формы: f. sp. *zeae* и f. sp. *sorghii*: первая приурочена только к кукурузе, а вторая, помимо сорго, поражает также и суданскую траву. Отмечены единичные случаи перекрестного поражения культур (Reed, 1927). В нашей стране наиболее вредоносна форма, поражающая кукурузу.

Биологическая группа: облигатный паразит.

Географическое распространение. Пыльная головня – заболевание южных районов кукурузосеяния. В б. СССР это – Бессарабия, Крым, Северный Кавказ, Абхазская АССР, Грузинская, Казахская, Узбекская ССР, Черниговской, Днепропетровской обл., (Гутнер, 1941). Значительное распространение заболевания отмечено на Кубани и Северной Осетии (Бзиков, Жариков, 1971), незначительно - в Ставропольском крае (Грисенко, Дудка, 1976). В современной России ареал вида *S. reilianum* шире и включает также Дальний Восток (Чайка, Мартынюк, 2001), ЦЧР и Поволжье (Силаев, 2005). Встречается в Беларуси и Прибалтике. Болезнь распространена повсюду, где выращивают кукурузу, особенно в зонах с высокой концентрацией и специализацией производства.

Симптомы болезни и биология возбудителя . Возбудитель пыльной головни – *S. reilianum* относится к биологической группе головневых грибов, обладающих способностью заражать кукурузу от начала прорастания семян до появления всходов (проростковый тип инфекции). Источником инфекции являются преимущественно телиоспоры возбудителя, сохраняющиеся длительное время в почве в головневых комах, на пораженных частях растений находящихся на поверхности почвы, и попавшие при уборке на поверхность зерновок. Они шаровидные или эллипсоидальные, с мелкими шипами. На ранних стадиях спорогенеза телиоспоры собраны в легко распадающиеся округлые или продолговатые комочки 80-150 мкм в диаметре. Телиоспоры прорастают дикариотическим мицелием, а споридии, сформировавшиеся на протомицелии проросших в почве телиоспор, прорастают и внедряются во всходы проросших семян кукурузы и продолжают свое развитие с ростком растения-хозяина. Мицелий проникает в проростки через гипокотиль и coleoptиль в зону апикальных меристем, продвигаясь вслед за точкой роста он достигает початка, затем метелки, которые превращаются (полностью или частично) в пылящую массу черных телиоспор. Зараженные растения кустятся, отстают в росте (инбредные линии значительно сильнее, чем гибриды), их метелки и початки часто имеют листовидные разрастания, в которых формируются телиоспоры, но не всегда. При поражении у растений только початка – метелки, как правило, стерильны. Первые симптомы поражения обнаруживаются при выдвижении метелки, у которой разрушены все или отдельные колоски, преимущественно нижние. Пораженные колоски представляют прикрытые бело-розовой оболочкой скопления телиоспор, они высыпаются по мере созревания и растрескивания оболочки. При этом метелка принимает вид головневого кома неправильной формы, в отличие от округ-

лой, когда метелка не полностью выходит из пазухи верхнего листа и внешне напоминает поражение сорго. Такой тип проявления головни на кукурузе назван «сорговидным» (Грисенко, Дудка, 1975).

В отличие от пузырчатой головни, початок превращается в укороченный головневый ком, его обертки не поражаются (первый отличительный признак), при их раскрытии созревшие телиоспоры частично осыпаются, обнажая остатки проводящих пучков в виде волокон (волокистость - второй отличительный признак). Одной из форм болезни является бесплодие верхнего початка и поражение рудиментарных початков, причем созревание телиоспор происходит в период полной спелости зерна; нередко проявляется разрастание цветков с появлением зеленых листовидных образований в метелках и початках.

Телиоспоры *S. reilianum* сохраняют жизнеспособность в почве 3-5 лет, лучше всего в головневых комах, им свойственно растянутое во времени прорастание. Гриб развивается в одном поколении. Возбудитель может заражать проростки при всех грациях температуры и влажности, при которых возможно нормальное развитие кукурузы, но лучше всего при 28-30°C.



Рисунок 2. Телиоспоры *S. reilianum*, в среднем 8-11 мкм.

Вредоносность. Нередки случаи, когда в гипертрофированных соцветиях телиоспоры не образуются, но их можно считать признаком скрытого поражения растений. Карликовость, чрезмерная кустистость, бесплодие растений, гибель проростков до выхода на поверхность почвы также являются формами поражения растений пыльной головней (Грисенко, Дудка, 1975; Ивахненко, 1962).

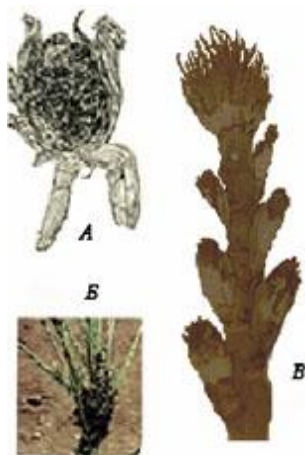


Рисунок 3. А – метелка (по Немлиенко, 1957), початок, Б – метелка, В – диффузное поражение *S. reilianum* (ориг.).

Коэффициент вредоносности болезни равен единице, но недобор урожая на 20% выше за счет скрытых форм патологии, при которых початки или недоразвиты, или отсутствуют. Потому целесообразно использовать предложенную Г.В.Грисенко и Е.Л. Дудка (1980) формулу:

$$П = 1.2 \frac{Ya}{K - a},$$

где Y – урожай, ц/га; a – количество пораженных растений; K – количество учетных растений.

Снижение урожайности в бессменных посевах (или коротких севооборотах) может достигать 45% (Юрку, 1990), а у очень восприимчивых генотипов – 98% (Иващенко, 1982).

Устойчивость гибридов к *S. reilianum*, севооборот и протравливание семян – основные средства улучшения фитосанитарной обстановки. Расширению ареала способствуют перенос инфекционного начала на непотравленных семенах, районирование гибридов, непроверенных по устойчивости к болезни, выращивание кукурузы на зерно (и проявления инфекции патогенна) в зонах, где раньше кукуруза выращивалась на силос условиях потепления климата.

Гнили стеблей и початков

Стеблевые гнили. С введением в культуру гибридной кукурузы и резким подъемом её урожайности, выделилась группа болезней не вызывавшая ранее заметных потерь урожая. Это стеблевые гнили, 15 типов которых зарегистрировано в мире и 8 – в СССР. Их вызывают анаморфные грибы из нескольких классов: *Nyphomycetes*, *Coelomycetes*, *Agonomycetes*,

преимущественно из родов *Fusarium*, *Macrophomina*, *Bipolaris*, *Nigrospora*, *Sclerotinia*, *Drechslera*, а также бактериальная гниль – в основном это *Pseudomonas syringae* pv. *syringae* van Hall и *Erwinia chrysanthemi*.

Биологическая группа – гемибиотрофы.

Географическое распространение. В б. СССР стеблевые гнили имели значительное распространение в Краснодарском и Ставропольском краях, лесостепной, степная и Закарпатская части Украины, в Грузии, Молдавии, Белоруссии, невысокое – в ЦЧО, Нижнем Поволжье. В современной России стеблевые гнили отмечены также в Приморском крае, Западной Сибири. Их вызывают более чем 15 видов грибов и бактерий, но для России наиболее значимы 3 (фузариозная, гиббереллезная и угольная). Наиболее широко представлена фузариозная стеблевая гниль (4 -5 видов), однако, в зависимости от зоны, доминируют разные виды. Шире всего представлена фузариозная стеблевая гниль (4 вида). Если в Московской, Ленинградской и Омской областях имели место лишь скрытые формы инфекции, то в остальных зонах наблюдали типичное развитие гнилей с проявлениям четких симптомов. Ареал *F. verticillioides* в странах бывшего СССР весьма обширен — от Ташкентской области до Киевской и от Закарпатской до Днепропетровской; в ЦЧО России доминирующее положение занимает более холодостойкий *F. culmorum*, а на северо-западе РФ — *F. culmorum* и *F. avenaceum*. Питиозная и белая гнили имеют невысокую распространенность.

Имея много общего в проявлениях патологии, многие типы гнилей визуально различимы по симптомам болезни. Нередко на растениях проявляются два типа гнилей: фузариозная и угольная, гиббереллезная и угольная, фузариозная и гельминтоспориозная (табл. 2).

Таблица 2. Стеблевые* гнили кукурузы, распространенные в Российской Федерации

Тип гнили, возбудитель	Характерные симптомы	Распространение в РФ и сопредельных территориях
1	2	3
Наиболее распространенные		
Фузариозная – <i>F. verticillioides</i> (син.: <i>F. moniliforme</i>)	2-3 нижних узла и междоузлия соломи- стого цвета, нередко с коричневыми полосами, стебель размочален, ткани узлов в разрезе коричневого цвета, паренхима в оснований стеблей и при- легающих корней разрушена. Поздней осенью и/или весной на отмерших стеблях образуются темно-синие пери- теции сумчатой стадии гриба – <i>Gibberella fujikuroi</i> (Saw.) Wg.	Северный Кавказ, Нижнее Повол- жье, ЦЧО, Запад- ная Сибирь

1	2	3
Гиббереллезная – <i>F. graminearum</i>	В отличие от фузариозной гнили, нижние узлы темно-коричневого цвета, в разрезе – красноватого. Осенью и/или весной на отмерших стеблях образуются темно-синие перитеции сумчатой стадии гриба – <i>Gibberella zeae</i> (Schw.) Petch.	Северный Кавказ, Дальний Восток
Угольная – <i>Macrophoma phaseolina</i> (Maubl.) Ashby. Син.: <i>S. bataticola</i> Taub.	Полное разрушение паренхимы корней и 2-3 нижних междоузлий, на сосудистых пучках и под эпидермисом на стеблях образуются многочисленные черные склероции черного цвета. Их размер варьирует от 100 до 1000 мкм	Северный Кавказ, ЦЧО
Нигроспоровая – <i>Nigrospora oryzae</i> (Berk. Et. Br.) Petch.	Сходна с угольной, но некротизированная ткань темно серого цвета, склероции не образуются	Северный Кавказ
Слабо распространенные		
Гельминтоспориозная – <i>Bipolaris zeicola</i> Stout.= <i>H. zeicola.</i> , <i>H. carbonum</i> Ullstrup	Пятна расплывчатые, темно-оливковые, располагаются ниже первого узла стебля и выше верхушки корней	Территория России и б. СССР
Белая – <i>Sclerotinia sclerotiorum</i> (Lib.) de Bary)	Появление на корнях, нижней части стебля мокрых пятен, покрытых белой ватообразной грибницей, на поверхности которой и внутри пораженного стебля образуются темно-коричневые или черные склероции до 1 см в диаметре.	Территория России и б. СССР
Бактериальная - <i>Pseudomonas syringae</i> pv. <i>syringae</i> van Hall; <i>Erwinia chrysanthemi</i>	Обводнение и распад тканей паренхимы пораженных частей стебля, приобретающих бурый цвет и неприятный запах.	Преимущественно на юге России

(*) — в зависимости от источника инфекции (семенная, почвенная, аэрогенная) и характера развития болезни (прикорневая, стеблевая, корне-стеблевая) в мировой практике принят термин «стеблевые гнили» и обусловленная ими паразитарная ломкость, вред от которой превышает недобор от щуплости зерна и недоозерненности початка.

Биоэкология. Инфекционное начало возбудителей гнилей сохраняется в растительных остатках, семенах, почве. Многие из них рано проникают в основания зачаточных стеблей (II-III этап органогенеза); после цветения усиливается проникновение инфекции в нижние узлы и междоузлия как из пораженных корней, так и аэрогенно через узлы.

Большинство видов р. *Fusarium* способны паразитировать на кукурузе в довольно широкой амплитуде температур и влажности, тем не менее в сухие теплые годы выше встречаемость *F. verticillioides*, в холодные – *F. culmorum*, *F. sporotrichioides*.

Стеблевые гнили называют болезнями стареющих растений, судя по характерным симптомам проявления, заметным с периода интенсивного налива и усиливающимися к созреванию, и при перестое на корню. Они приводят к преждевременному отмиранию листьев, ограничивают поступление питательных веществ в початок, вызывая щуплость зерен и ломкость стеблей вследствие их разрушения.

В условиях невысоких температур болезнь протекает вяло и начинается с отмирания листьев нижнего яруса; на высоком температурном фоне при дефиците почвенной влаги болезнь развивается в острой форме – изменяется цвет листьев в серо-зеленый, следует их увядание.

Симптомы угольной гнили проявляются значительно позже фузариозной; *S. bataticola*, как вторичный паразит на кукурузе, резко активизируется в начале осени, вызывая в комплексе с *F. verticillioides* массовую ломкость стеблей при перестое растений.

В процессе перестоя кукурузы после созревания на корню происходит повторная колонизация отмерших тканей возбудителями, не вызывающими стеблевые гнили самостоятельно, но в качестве вторичных паразитов способных усиливать развитие основных типов гнилей. Это грибы родов *Alternaria*, *Cladosporium*, *Trichothecium*, *Penicillium*.

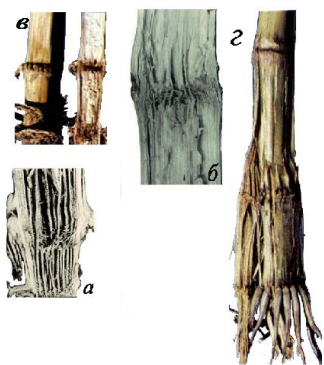


Рисунок 4. а – фузариозная (ориг.),
в – гиббереллезная, г – бактериальная
(по McGee, 1988)

Вредоносность. Стеблевые гнили прогрессируют в условиях бессменной культуры, дефицита влаги, повышения плотности растений и температуры почвы, доз азотных удобрений, а также с усилением развития болезней листьев и повреждением стеблей кукурузным мотыльком. Мелкая заделка

растительных остатков и оставление их на поверхности почвы способствуют лучшему сохранению и большему накоплению инфекционного начала возбудителей стеблевых гнилей, и увеличивает плотность аэрогенной инфекции не только конидиального, но и сумчатого спороношений *G. fujikuroi* и *G. zeae*.

Вредоносность стеблевых гнилей зависит в первую очередь от уровня устойчивости линии или гибрида, от агротехники, метеорологических условий и повреждения насекомыми, что проявляется в форме видимых прямых и скрытых потерь.

Видимые прямые потери – это ломкость растений, начинающаяся с периода физиологической спелости зерна и растягивающаяся на месяц и более; они определяются подсчетом числа обломанных стеблей на высоте 1-3 узла и выражаются в процентах на учетной площади. Скрытые прямые потери – уменьшение массы 1000 зерен.

Определение скрытых потерь целесообразно для линий и гибридов, имеющих в период созревания или через неделю после него большой процент пораженных растений, но слабую ломкость при 15-дневном перестое.

Формула для определения скрытых потерь урожая:

$$П_c = (A \times B) / 100,$$

где: P_c – скрытые потери урожая,%; A – распространенность болезни,%; B – снижение продуктивности больных растений по отношению к здоровым.

У восприимчивых к стеблевым гнилям гибридов силосной кукурузы недоборы сухого вещества урожая достигают 15%.

Весьма значимо и снижение продуктивности растений в зависимости от интенсивности развития гнилей: в Краснодарском крае – от 0 до 44%, в Закарпатской области Украины – от 22 до 29%, в южной степи Украины – от 1.7 до 54.2%. Только снижение массы 1000 зерен у пораженных растений достигает 3.8-28.5% (Ивашенко, 1992).

Поражение стеблевыми гнилями приводит к накоплению в стеблях различных фузариотоксинов, опасных для человека, животных и птицы.

Болезни початков. Фузариоз початков (розовая гниль) является наиболее распространенным заболеванием в зонах возделывания кукурузы на зерно, и в широком диапазоне климатических условий периода вегетации в каждой из зон. Многие его возбудители способны развиваться на образцах крахмалистой, зубовидной, кремнистой, сахарной, восковидной кукурузы, повреждаемых кукурузным мотыльком и хлопковой совкой. Распространение болезни связано с нарушением структурной целостности оберток, рылец, стержня и ножки початков, плодовой оболочки семян насекомыми и птицами, что позволяет рассматривать возбудителей фузариоза початков как раневых паразитов. При поверхностном повреждении зерновок или их заспорении формируются поверхностные очаги болезни (рассеянные по поверхности, или локальные, разной величины). При проникновении грибов от очага инфекции в стержне, рост мицелия происходит преимущественно по его по-

верхности, что приводит к массовому поражению зерновок в области зародыша. В годы высокой численности кукурузного мотылька и хлопковой совки отмечается увеличение распространения фузариоза початков, достигающего на Северном Кавказе 70-80%. Их проникновению по следам повреждений способствует огромный запас аэрогенной инфекции, а наиболее успешно она вносится и внедряется в ткани в туманную или дождливую погоду.

Видовой состав возбудителей болезни достаточно обширен, но доминируют *F. verticillioides* (Sacc) Nirenberg (син.: *F. moniliforme*), *F. proliferatum* (Matsushima) Nirenberg, *F. sporotrichioides* Sherb., *F. poae*, первые 2 из них продуцируют микотоксины (фумонизины) опасные для человека, с.-х. животных и птицы.

Указанные возбудители вызывают сходные симптомы болезни, но локализация очагов поражения, их размер и форма весьма изменчивы; от легкого паутинистого мицелиального налета на верхушке початка, до крупного (нередко сросшегося с обертками) очага в центре или основании початка.

Гиббереллез початков (красная гниль) вызывают преимущественно *F. graminearum* Schwabe (сумчатая стадия - *Gibberella zeae* (Schwein.) Petch.) и *F. culmorum* (Wm.G.Sm.) Sacc.; в меньшей степени *F. avenaceum* (Fr.:Fr.) Sacc. Распространение красной гнили приурочено к районам достаточного увлажнения Дальнего Востока и Северного Кавказа, расширение её ареала происходит в годы избыточного увлажнения, особенно после цветения. *F. graminearum* проникает в початок аналогично возбудителям фузариоза (преимущественно через повреждения тканей), но более зависим от относительной влажности воздуха в этот период. После внедрения под обертку, в подсыхающие рыльца или через слабо укрытую верхушку початка возбудитель очень быстро колонизирует ткани стержня и непосредственно зерен, вызывая при раннем проникновении остановку развития и полное загнивание початка. Очень высока его вредоносность и в период восковой, полной спелости и при перестое растений на корню. Пораженные зерновки приобретают красно-коричневый цвет, становятся пустотелыми, хрупкими, при поражении зародышевой части - невсхожими, наличие скрытой инфекции приводит к фузариозу всходов. Болезнь не имеет такого разнообразия симптомов как фузариоз и начинается чаще с верхушки початка (места основного повреждения насекомыми), быстро прогрессируя к его основанию, причем колонизация (заращение) происходит по всему диаметру початка (по зерновкам и стержню). Обертки початка пронизанные гифами грибов прирастают к поверхности зерен и приобретают красновато-коричневую окраску. Раннее заражение початков приводит к их легковесности: стержни початков загнивают и разрушаются, налив зерновок прекращается. На проросшем сквозь обертки мицелии формируются макроконидии, служащие источником инфекции для кукурузы в конце вегетации, а для озимых культур – в начале вегетации. После уборки (и ранней весной) на обертках, ножках початков и в местах их прикрепления к стеблю образуется сумчатая стадия возбудителя.

Это темно-синие округлой формы, расположенные скученно или разреженно перитеции *G. zeae*. В перитециях на одном стебле образуется порядка 160000 аскоспор, являющихся источником первичной инфекции для озимых культур и кукурузы при ее бессменном посеве. Высокая плотность аскоспор сохраняется преимущественно в границах поля, а оставление растительных остатков кукурузы на поверхности поля приводит к удвоению плотности аскоспор, в сравнении с растительными остатками пшеницы.

Нигроспороз початков. Возбудитель болезни - *Nigrospora oryzae* (Berk.& Broome) Petch, син.: *Basisporium gallarum* Moll, *Monotospora oryzae* B. et Br., *Mycogone nigra* (Morg.) Gens., *Sporotrichum maydis* Garov.

Возбудитель поражает всходы и взрослые растения – хозяйственно ценные початки, репродуктивные почки, листовые влагалища. При поражении початков значительная часть семян имеет пониженную всхожесть, формируются ослабленные ростки и низко продуктивные растения. Системно (от семени до семени) возбудитель не проникает. Он проявляет четко выраженную органотропность, развиваясь преимущественно в стержне початка, куда он проникает при наличии участков отмершей или ослабленной (поврежденной) ткани. Ранее считалось, что нигроспороз является заболеванием преимущественно стержня початка, с последующим переходом на основания зерновок, а их недоразвитие обусловлено степенью предшествующего разрушения стержня. В дальнейшем было показано, что *N. oryzae* самостоятельно или совместно грибами р. *Fusarium* (преимущественно с *F. verticillioides*) вызывает стеблевую гниль, приводящую к снижению урожайности, а при перестое – к паразитарной ломкости стеблей, где возбудитель сохраняется и становится источником инфекции в весенне-летний период.

В России нигроспороз початков наиболее широко распространен в зонах возделывания кукурузы на зерно и степень поражения початков зависит от времени проникновения возбудителя, характеризующегося слабой вирулентностью; болезнь развивается лишь при наличии травм, повреждений насекомыми или сильного ослабления тканей. Проникновение гриба в начале формирования зерновки, приводит к остановке налива или сильному недоразвитию початка, тогда как его внедрение в период от созревания зерна до уборки визуально не проявляется. Однако такие початки являются источником инфекции, приводящей к снижению всхожести семян, особенно сильно у самоопыленных линий в семеноводстве.

Болезнь имеет характерные симптомы и легко идентифицируется в полевых условиях. Сильно пораженные початки часто недоразвиты и легковесны, их стержень рыхлый, сероватый с синим оттенком вследствие образующегося в его толще мицелия и черных спор. Они легко расщепляются вдоль и разламываются поперек на отдельные пучки волокон. Зерновки в таких початках часто недоразвиты, тусклого, слегка сероватого цвета, сидят неплотно, легко расшатываются, при нажатии вдавливаются в стержень. В основании зерновок часто видны группы круглых черных спор. Имеются

указания о токсичности для крыс пораженного нигроспорозом зерна, а пораженных стеблей – для крупного рогатого скота и лошадей.

Болезнь появляется при замедлении и прекращении развития кукурузы из-за повреждения корней, гнили стебля или внезапного наступления сильной засухи. Она сильнее развивается на бедных почвах и при низкой агротехнике, в условиях холодной сырой погоды и заморозках в период созревания, повреждении растений градом и насекомыми.

Серая гниль – *Rhizopus maydis* Bruderlein. Серая гниль початков распространена во многих регионах, но сильнее развивается в южной части России, где температура в период налива и созревания зерна соответствует биологическим требованиям возбудителя (оптимум 32-35°C), особенно после жаркого сухого лета.

Болезнь проявляется на початках начиная с молочно-восковой спелости зерна и характеризуется развитием сплошного плотного грибного налета серого цвета, распространяющегося часто сверху вниз, пронизывая рыльца и внутренние обертки, которые с трудом отделяются от зерен в очаге поражения. Развитие болезни начинается с мест повреждений насекомыми рылец початков, оберток, зерновок, причем при первичной колонизации рылец и переходе на зерновки создается впечатление поражения неповрежденных зерновок. Нередко грибной налет *R. maydis* образуется поверх фузариозного очага поражения (первичного по происхождению), хуже различного вследствие формирования обильного спороношения - спорангиев, придающим колониям гриба темно-серый цвет. После уборки початков болезнь практически не прогрессирует в условиях понижения температуры и сдерживания другими видами. В послеуборочный период и при хранении болезнь вызывает другой вид – *R. nigricans*, развивающийся при более низких температурах. Он формирует очень рыхлый паутинистый налет на поверхности зерна и часто развивается при их прорастании, являясь одним из комплекса возбудителей, вызывающих гниль щитка.

Наличие тесной зависимости развития фузариоза початков от их повреждаемости данных об уменьшении массы зерна больного початка (Павук, 1974) и рассчитанного нами количества семян скороспелых гибридов со скрытой инфекцией при развитии преимущественно мелких и средних фузариозных очагов (возб. *F.verticillioides*), позволяет предложить формулу ожидаемой потери всхожести семян в семеноводстве:

$C_{в} = П \times р \times \Phi \times \chi \times \Phi \times \chi \times К \times з$ или $C_{в} = 0,7 \times П_{вр} \times 2,5 \times \Phi \times \chi$,
где $C_{в}$ – ожидаемое снижение всхожести семян, %
 $П \times р$ – доля поврежденных початков в выборке
 $\Phi \times \chi$ – частота развития фузариоза = 0,7
 $\Phi \times \chi$ – доля явно пораженных зерен на початке
 $К \times з$ – коэффициент скрытой зараженности = 2,5 $\Phi \times \chi$.



чи

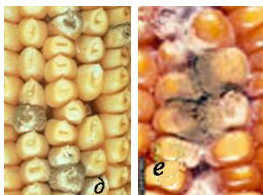


Рисунок 5. Болезни початков: **а** – фузариоз, **б** – гиббереллёз, **в** – серая гниль, **г** – нигроспороз, **д** – пенициллиоз, **е** – аспергиллез (Maize Diseases: A Guide for Field Identification , 4th edition The CIMMYT Maize Program. Illinois, 2004).

Наличие тесной зависимости развития фузариоза початков от их повреждаемости данных об уменьшении массы зерна больного початка (Павук, 1974) и рассчитанного нами количества семян скоропелых гибридов со скрытой инфекцией при развитии преимущественно мелких и средних фузариозных очагов (возб. *F.verticillioides*), позволяет предложить формулу ожидаемой потери всхожести семян в семеноводстве:

Наряду со скрытой зараженностью зерен вокруг визуально разлитых очагов фузариоза, необходимо учитывать зараженность оснований зерновок вследствие загнивания стержней початков после проникновения гусениц с верхушки початка или через его ножку. Поэтому, даже при удалении явно пораженных зерен в семенной партии остается “резерв” инфицированных семян в 2.5 раза превышающий количество выбракованных.

Для трехвидовых систем (кукуруза – фитофаг – патоген) вполне очевидна и реальна объектная диагностика, включающая поврежденность фитофагами как индикатор одновременного развития пораженности. С учетом косвенных потерь от скрытого фузариоза семян (Иващенко, 1992), суммарный недобор составляет от 14.2 до 25.7% зерен / початок. В пересчете на 100% - ю поврежденность початков, только от хлопковой совки и фузариоза теряется каждый 4-й, 7-й початок.

Болезни всходов. Гибель проростков в процессе прорастания и после появления всходов это первый признак вилта. Типичными симптомами являются размягчение и загнивание корней, мезокотыля и основания

стеблей. Белый или розовый налет на семенах служит индикатором гнили семян, вызываемой семенной или почвенной инфекцией. Не исключены и повреждения насекомыми.

Особенно широко болезни всходов распространены при посеве непротравленными семенами в ранние сроки сева и пониженных температурах в довсходовый период, а также на плотных переувлажненных или очень сухих почвах.

Гнили семян и увядание всходов вызывают преимущественно грибы родов *Fusarium*, *Diplodia* и *Pythium*, причем последние в составе почвенной инфекции. Термин довсходовая и послевсходовая гниль часто используется для характеристики специфики процесса прорастания. Эти болезни преобладают в плохо дренируемых, чрезмерно уплотненных, или холодных влажных почвах. Использование для посева старых или плохого качества семян, с поврежденным перикарпием приводит к увеличению их загнивания или увядания всходов при глубокой посадке, во влажных тяжелых почвах. Особенно широко болезни всходов распространены при посеве непротравленными семенами в ранние сроки сева и пониженных температурах в довсходовый период, а также на плотных переувлажненных или очень сухих почвах. Не исключены и повреждения насекомыми.

Обработка семян эффективными протравителями и наиболее устойчивые гибриды – важнейшие методы контроля заболеваний. Гибель проростков в процессе прорастания и после появления всходов это первый признак вилта. Типичными симптомами являются размягчение и загнивание корней, подземного междоузлия и основания стеблей.

Болезни листьев

Северный гельминтоспориоз распространен на Северном Кавказе, Дальнем Востоке, встречается в Алтайском крае, Сибири, в Подмосковье. Возбудитель – *Setosphaeria turcica* (Luttr.) K.J. (анаморфа *Exserohilum turcicum* (Pas) K.I. Leonard et Suggs.(син.: *Helminthosporium turcicum* Pass.)). Сумчатая стадия у этого вида (*Trichometasphaeria turcica* Luttrell) образуется редко.

Развитию болезни способствуют теплая сырая погода, обильные росы, засоренность посевов и близость поражаемых возбудителем культур (суданская трава, сорго). У возбудителя северного гельминтоспориоза обнаружено 3 расы, обозначаемые цифрами 1, 2 и 3. В большинстве случаев болезнь проявляется поздно и значительного влияния на урожайность среднеустойчивых гибридов не оказывает, хотя в 50-е годы XX века она вызывала существенные недоборы урожая зерна в Закарпатье. В последнее десятилетие в Хабаровском крае распространенность болезни достигала 50-75%), а в Приморском крае – 20%. Локально эпифитотийный уровень болезни отмечался на поздних посевах в Краснодарском крае (Ивашенко, 1992).

Гриб поражает листья, листовые влагалища, обертки початков, стебли, вызывая появление эллиптических. (2-15 см), серо-зеленых, впоследствии буряющих пятен, на которых формируется конидиальное спороношение в виде бархатистого налета, преимущественно с нижней стороны листа. Сохраняется возбудитель лучше всего в пораженных листьях на поверхности почвы, может сохраняться в почве на глубине до 10 см. Инфекционное начало переносится ветром, дождевыми каплями, насекомыми. При ранневесеннем возобновлении конидиального спороношения на пораженных перезимовавших листьях, грибок способен образовать на восприимчивых к болезни гибридах 5-8 генераций в течение вегетации кукурузы.

Зрелые конидии оливково-бурого цвета, с двойной оболочкой и четкими контурами перегородок (1-9), размером 105 x 20, 140 x 30 мкм. Они прорастают биполярно и проникают в растения через устьица или непосредственно через кутикулу листа. Продолжительность инкубационного периода зависит от многих факторов и составляет 5-8 дней. В условиях орошения развитие болезни резко возрастает.

Основным фактором сдерживания болезни является устойчивость гибридов. С целью уменьшения инфекционного потенциала северного гельминтоспориоза, как и возбудителей остальных болезней необходима глубокая заделка растительных остатков, соблюдение севооборота, удаление сорной растительности с обочин полей.

Южная гельминтоспориозная пятнистость – *Bipolaris zeicola* (G.L.Stout) Shoemaker (Син.: *Bipolaris zeicola* (G.L. Stout) Shoemaker, *Drechslera carbonum* (Ullstrup) Sivan., *Helminthosporium carbonum* Ullstrup). Конидии эллипсоидальной формы, прямые реже изогнутые, оливкового цвета, преимущественно с 6-8 перегородками (от 0 до 12). Размеры конидий 21-94 x 9-19 (мкм), чаще 50-60 x 13-14. Круглые или овальные пятна (диаметр до 2.5 см) вначале желтоавто-буроватые, затем красновато-рыжеватые с обильным бархатистым налетом или едва заметным (у расы 2). Аналогичные пятна на листовых влагалищах. На обертках – сажистые налеты. Зерновки темнеют, сморщиваются, покрываются темным налетом. Сумчатая стадия *Cochliobolus carbonum* Nelson отмечаедся очень редко.

У возбудителя южной гельминтоспориозной пятнистости обнаружено 3 расы (1, 2 и 3), но ни одна из них не характеризуется значительной вредоносностью.

Географическое распространение: Европа, Азия, Америка, Африка. В б. СССР распространена повсеместно (по данным обширных обследований в 1988-1989 гг. Всесоюзного института карантин).

Развитию болезни способствуют влажные условия в период вегетации.

Ржавчина (*Puccinia sorghi* Schwein.) – паразит с полным циклом развития, у которого эцидиальная стадия развивается на видах повсеместно

встречающегося сорняка кислички (видах *Oxalis stricta*, и *O. corniculata*), а урединиоспоры и телейтоспоры на листьях кукурузы.

Урединиоспоры способны прорасти в пределах 4-32°C (оптимум 18) при почти абсолютной влажности воздуха, формируя порошащие пустулы через 5-8 дней после заражения. Вначале образуются светло-салатовые, позже рыже-желтые пятнышки округлой или эллиптической формы, длиной до 1 мм на обеих сторонах листа. После разрыва эпидермиса над пустулами споры легко разносятся и инфицируют соседние растения. Телиоспоры образуются спустя 2-3 недели, они прорастают следующей весной и заражают кисличку. Многие авторы отмечают, что, несмотря на наличие промежуточного хозяина, основное значение в распространении болезни принадлежит урединиоспорам, способным в районах с теплой зимой (Черноморское побережье РФ) сохранять жизнеспособность. Наличие нескольких физиологических рас гриба не привели ранее к необходимости сортосмены из-за потери устойчивости, поскольку селекция на вертикальную устойчивость практически не велась, а горизонтальная устойчивость обеспечивала достаточную защиту, причём сохраняется и поныне.

Бурая ржавчина распространена на Черноморском побережье Кавказа, в Ставропольском крае, на Дальнем Востоке; из стран ближнего зарубежья - в Украине, Молдове. Болезнь проявляется во вторую половину вегетации и, при значительной (в отдельные годы) распространенности, вредоносна преимущественно в отношении отдельных сортов, гибридов, линий, вызывая недоозерненность початков и щуплость семян. Особый вред ржавчина наносит посевам сахарной кукурузы (Randle et al., 1984), однако в отдельные годы (1978 г. Одесская обл.) заражение восприимчивых линий F2, EP1 до цветения приводило к существенному снижению урожайности на семеноводческих посевах. При частоте встречаемости ржавчины 17% в Приморье (максимально 50%), она не входит в группу доминирующих возбудителей (Мартьянук, 2002).

Бактериальная пятнистость листьев ("холкус" – красная пятнистость) – *Pseudomonas syringae* pv. *syringae*, pv. *athrofaciens*, pv. *Holci*; *Xanthomonas translucens* – основные виды инфицирующие семена кукурузы (20-80%) на юге России. Впервые отмечена в 50-е годы XX века в Украине (Немлюченко, 1957), позже в Молдавии (Боровская, Матичук, 1990). Симптомы болезни проявляются на внутренних тканях влагалищ листьев в виде мелких округлых или неправильной формы маслянисто-водянистых пятен. С возрастом они увеличиваются до 1-3 см и приобретают красно-бурую, буро-фиолетовую окраску, которые просвечивают с наружной стороны в красно-коричневым или сине-коричневым цветом. Нередко вокруг бурых ожогов появляется красно-бурая кайма. В местах прилегания пятен к стеблю на влагалищах листьев обнаруживается экссудат, застывший белой пленкой. При сильном поражении пятно охватывает все листовое влагалище, переходит на пластинку листа, вплоть до початка, при слабом – поражаются только ткани

влагалищ нижних листьев. При развитии до цветения может привести к заметному снижению урожайности (преждевременное созревание растений и недоразвитие початков, обертки которых не раскрываются), тогда как появление пятнистости за 3-4 недели до созревания на урожайности практически не сказывается.

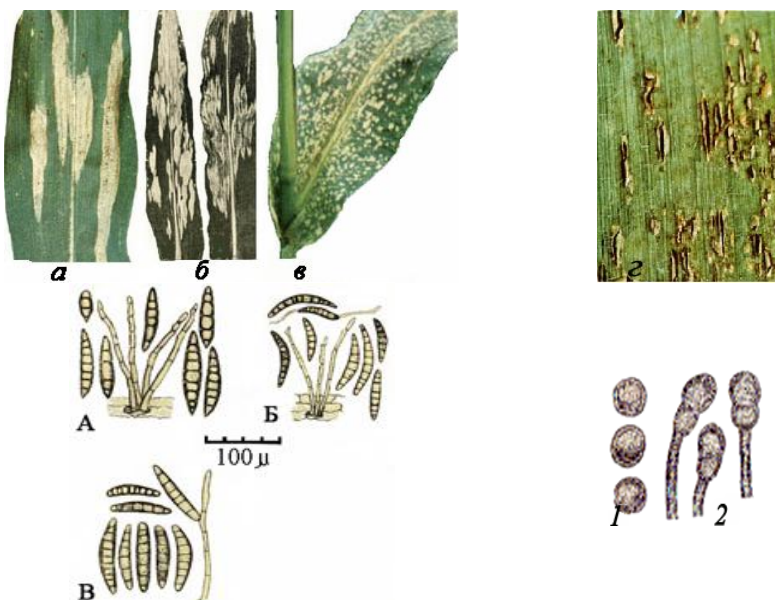


Рисунок 6. Гельминтоспориозы листьев: а – южный (раса Т), б – северный, в – южная пятнистость листьев, г – ржавчина (по Югенхеймеру, 1979).

А – северного (*E. turcicum* Pass. Син.: *H. turcicum*). Конидии с 3-14 (обычно 5-8) перегородок, длиной в среднем 115-20-24 μм.

Б - южного (*B. maydis* (Nisik. et Miyake). Син.: *H. maydis*. Конидии 3-15 перегородок, размеры 10-17 x 30-115 μм, аскоспоры 6-7 x 130-330 μм.

В - южной пятнистости (*Bipolaris zeicola* (G. L. Stout) Shoemaker). Син.: *D. carbonum*, конидии с 2-12 перегородками, размером 7-18 x 25-100 μм. Г - *P. Sorghi*: 1 – урединиоспоры, 21-35 μм; 2 – телиоспоры, 18-22 μм (по Немлиенко, 1957).



Рисунок 7. *Ps. syringae*
Бактериальная
пятнистость "холкүс"

Вирус карликовой мозаики кукурузы (ВКМК). Характерные симптомы – мозаика светло и темно-зеленых участков на молодых листьях в фазе ранней листовой воронки. В дальнейшем рост развитие зараженных растений ингибируется (верхние междоузлия укорочены), что приводит к карликовости. Карликовая мозаика распространена в местах произрастания гумая, в котором вирус сохраняется и откуда переносится тлями на молодые растения кукурузы. Симптомы, проявившиеся на молодых растениях (обычно до полной листовой воронки) диагностически более надежны, чем в конце сезона.



Рисунок 8 . Карликовая мозаика кукурузы
<http://www.btny.purdue.edu/Extension/Pathology/CropDiseases/Corn/corn3.html>



Рисунок 9. Закукливание кукурузы.(по: Российские универсальные энциклопедии Брокгауз),
<http://gatchina3000.ru/big/040>

Закукливание – вирусное заболевание растений, поражающее культурные, особенно овёс и кукурузу, и дикорастущие злаки. Распространено в Восточной Сибири, ряде районов Приморья и Воронежской области. У больных растений наблюдается угнетение роста, появление на листьях и листовых влагалищах светло зелёных или жёлтых мозаичных пятен, деформация стеблей и недоразвитие генеративных органов. Вирус передаётся только тёмной цикадой, зимует в переносчике и многолетних сорняках. Меры борьбы: уничтожение тёмной цикады и ряда сорных растений, оптимальные сроки сева, борьба с изреженностью посевов.

Непаразитарные болезни

Кукуруза подвержена ряду непаразитарных заболеваний, причиной которых могут быть нехватка или избыток питательных веществ, а также

иные факторы. Так, в периоды низких температур у всходов проявляются некоторые формы недостаточности хлорофилла, а при повреждении холодом листья становятся серебристо-серыми. Низкая интенсивность освещения и низкая температура часто вызывают пожелтение. Жара и засуха приводят к ожогам листьев (побеление, отмирание с верхушки) и снижению урожайности. Гербицидный ожог паракватом внешне напоминает инфекционную пятнистость. Результатом недостатка магния, калия и других элементов нередко являются ненормальные рост и продуктивность. Так, Р.У. Югенхеймер (1953) описал реакции различных инбредных линий на ожог листьев, холодные почвы и недостаточность магния. Недостаточность минеральных веществ вызывает обычно появление характерных симптомов.

Одним из наиболее распространенных и известных заболеваний (найденных среди доисторических раскопок в США) является бель початков («трещиноватость початков», «кукурузная бель», “*ropped kornel*” и другие). Заболевание присуще преимущественно кремнистым формам, оно генетически наследуемо и в значительной мере контролируется методами селекции и условиями выращивания, особенно в период формирования и налива зерна. Выявлено (Немлиенко, 1957) несколько форм поражения зерновок белью, но все они связаны с разной скоростью разрастания эндосперма и семенной оболочки, во многом обусловленной засушливой погодой в начале налива зерна, позже сменяющейся дождями. Растрескивание приводит к поражению зерен в початках грибами, прогрессирует при хранении, вызывает болезни всходов и изреживание посевов. Распространена бель повсеместно, особенно в Центрально-чернозёмных областях РСФСР и лесостепи УССР.



Рисунок 10. Бель початков
(ориг.)

Ещё одной из форм физиологических аномалий является (“*silk-cut*”) растрескивание по горизонтальной поверхности зерновок, до обмолота початков визуально трудно контролируемое, особенно до появления на поверхности початков грибки.



Рисунок 11. Растрескивание зерновок ("silk-cut") Фрагменты рисунков из работы Odvody, G.N et al., 1997; (<http://www.agry.purdue.edu/ext/corn/news/timeless/SilkCut.html>)

К редко встречающимся аномалиям относят альбинизм проростков (белая окраска целых листьев или части листа), связанный с отсутствием пигмента хлорофилла и определяется рецессивным геном. Ко времени образования 2-3-х листьев такие проростки отмирают.

К категории уродливостей относят гермафродитизм (образование мужских соцветий на початках или женских на метелках), ветвистость початков, недостаточное образование эндосперма в зерновках. К дефектам развития относятся шуплость зерен и недостаточная оплодотворенность початков. При недостатке элементов питания и влаги формируется недоозерненность початков и шуплость зерен (легковесность). Указанные дефекты развития могут вызываться также патогенами и фитофагами.

Таблица 3. Диагностика некоторых функциональных болезней кукурузы (на примере несбалансированности по основным элементам питания)

Элементы питания	Недостаток	Избыток
Азот	Отставание в росте, этиолированная окраска листьев, желтеющих с верхушки, далее вдоль центральной жилки становятся антоциановыми и преждевременно усыхают.	Темно-зеленая окраска и водянистость листьев, преобладающее накопление листо-стебельной массы и более позднее созревание.
Фосфор	Удлинение фаз развития, слабый рост, темно-зеленая окраска, отмирание листа в вершины при длительном голодании. Дефицит в период цветения ухудшает оплодотворение и ведет к череззернице.	В ускорении цикла развития или времени созревания.
Калий	Замедление роста, карликовость, скручивание листьев, пожелтение верхушки и краев листьев у взрослых растений, волнистая листовая пластина, повышение восприимчивости к стеблевым гнилям и ломкости.	

Известна группа пятнистости листьев (кляксы, полосы), проявляющихся у гомозиготных линий в определенных условиях; некоторые из них контролируются одним рецессивным геном (Emerson, 1923). Формирующиеся пятна, хлоротичные вначале, к созреванию быстро становятся некротическими; для ряда линий кукурузы становятся летальными (Ullstrup et al., 1967). Большинство пятен имеет концентрическую зональность, напоминая симптомы инфекционной пятнистости. Предполагается, что эта концентрическая пятнистость цитоплазматически обусловлена (Atanasoff, 1965).

Генетический контроль структуры вегетативных органов (листьев, стеблей, корней), в том числе и встречающиеся аномалии, и возможности селекционного использования спонтанных мутантов описаны в монографии В.Е. Мику (1981) и других авторов.

Глава 2. ЭТИОЛОГИЯ И ОСОБЕННОСТИ МОНИТОРИНГА БОЛЕЗНЕЙ КУКУРУЗЫ: БИОЭКОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ

Основная роль в иммунитете растения принадлежит неспецифическим барьерам (морфологическим, в том числе анатомическим, физиологическим и биохимическим), способным обеспечить самозащиту растений от большого числа видов патогенных организмов. Структурная и функциональная целостность – неперемное условие полноты реализации ростовых и органо-образовательных потенций, а в конечном итоге – продуктивности кукурузы.

Из всего разнообразия повреждений, наносимых кукурузе вредителями, отдельного рассмотрения заслуживает анализ связи шведских мух, кукурузного мотылька, хлопковой совки с патогенной биотой, представленной возбудителями пузырчатой головни, болезней початков, стеблевых гнилей. Суммарное количество наносимых растениям поранений фитофагами превышает количество типичных патологий (галлов головни, очагов гнили); повреждения шведских мух и кукурузного мотылька до цветения, хлопковой совки до формирования початков преимущественно уменьшают площадь ассимилирующей листовой поверхности; часть стеблей поврежденных в период созревания початков, не оказывая прямого влияния на урожайность, включают в выборку растений в связи с потерями сформированного урожая при паразитарной ломкости стеблей, а также с накоплением инфекции, особенно в технологии с поверхностной обработкой почвы. У части поврежденных, но ещё без признаков гнили початков при уборке, она становится визуально различимой ко времени сушки початков. Этот краткий перечень не исчерпывает всех типов повреждений, который возможен при регулярном фитосанитарном мониторинге посевов в период вегетации кукурузы. Причем объектом мониторинга является непосредственно вредный организм (например, численность фитофагов, экз./растение, на м² или распространенность головни,%), тогда как степень связи показателей поврежденность – пораженность практически не анализируется. Замечу, что связь эта в этиологии основных болезней кукурузы давно описана в отечественной и зарубежной литературе, однако считается важной для периодов высокой численности фитофагов.

Принцип мониторинга, основанный на данных одновременного учета парных признаков (повреждение-заболевание) имеет и прогностическую ценность – для расчета сдерживания численности популяций вредителей, для уменьшения наносимого ими вреда, связанного с этим уровнем развития болезней. Необходимость переосмысления данных применяемого сейчас раздельного мониторинга (поврежденности, пораженности) и расчетов суммарной вредоносности будет способствовать формированию более четких представлений о возможностях дальнейшей экологизации системы защиты. Отсутствие такой информации сужает выбор способов защиты.

Головневые грибы

Пыльная головня. Возбудитель пыльной головни сорго и кукурузы был впервые обнаружен Рейлом в 1863 г. в Египте на обыкновенном сорго. Из Африки возбудитель головни сорго был завезен в Америку, где болезнь распространилась и на кукурузу.

Согласно данным Ф.Е. Немлиенко (1957), И.В. Каратыгина (1986) и А.И. Юрку (1990) пыльная головня распространена везде, где возделывается кукуруза: на Американском континенте, в Австралии, Европе и Азии.

В б. СССР болезнь имела широкое распространение, особенно на Северном Кавказе, в Закавказье, в центральных районах РСФСР, Украине, Молдавии, Среднеазиатских республиках. Считавшаяся ранее основной болезнью в южных районах СССР (Немлиенко, 1957) пыльная головня встречалась также в Белоруссии и Прибалтике (Дорожкин и др., 1957; Минквичус, Тавичуте, 1970). Наиболее широкое распространение она получила в республиках Средней Азии, в Закавказье, на Северном Кавказе, Украине, и центральных районах России (Юников, 1969; Жариков, Бзиков, 1972; Жарасбаева, 1981; Дьяченко и др., 1987).

Ареал болезни в постперестроечный период в России связан в 90-е годы с сокращением площадей возделывания кукурузы, а в 2001-2010 гг. – с их ростом, однако основные причины расширения ареалов распространения и вредоносности – недостаточный уровень устойчивости интродуцированных в новые регионы линий и гибридов и применение коротких севооборотов. Пыльную головню относят сейчас к числу наиболее вредоносных болезней кукурузы и в Приморье (Мартынюк, 2002), где потенциальный недобор урожая может достигать 40%.

S. reilianum характеризуется проростковым типом инфекции. Проникновение гриба в растение осуществляется дикариотическим мицелием (без образования споридий), произрастающим из телиоспоры, находящейся на поверхности зерновок или в почве (Wilson, Frederiksen, 1970). Достигнув длины 3 мм проростки становятся восприимчивыми к инфекции, проникающей первоначально через coleoptиль и корешки. Последующими исследованиями было подтверждено, что патоген, проникает в проросток через гипокотиль и coleoptиль и, распространяясь вслед за точкой роста, трансформирует репродуктивные органы в сорусы (Lynch et. al., 1980; Zhu et. al., 1984). Проростки являются восприимчивыми до достижения ими высоты растений 20-24 см, то есть на протяжении 16-24 дней после начала прорастания (Halisky, Kruger, 1962). Показано (Каратыгин, 1981), что на начальном этапе колонизации мицелий гриба не обилиен и довольно трудно различим. По мере удлинения междоузлий он продвигается вместе с точкой роста побега. Заложение скоплений спорогенного мицелия (будущих сорусов) начинается в период перехода апикальной меристемы от вегетативного состояния к репродуктивному. От характера локализации очагов спорогенного мицелия относительно центров пролиферации клеток флоральных меристем во мно-

гом зависит последующее развитие заболевания. При этом, чем меньше мицелия находится в зоне апикальной меристемы на более поздних стадиях дифференциации соцветия, тем меньше деформировано оно в результате развития сорусов.

Дальнейшие исследования (Martinez et.al., 2003) привели к заключению о первоначальном развитии гриба в растении как биотрофного эндофита, не приводящего к существенным повреждением клетки - хозяина при проникновении гриба в корни и не вызывающего явных изменений структур клеточной стенки или слияния с ней. В этот период гриб был включен в аморфную матрицу и таким образом был как бы изолированным от клетки - хозяина. В апикальной меристеме происходили радикальные изменения. Клетки растения - хозяина становились полностью пронизаны гифами гриба в ходе спорогенеза *S. reilianum*.

Анализ литературы по генетике *S. reilianum* привел И.В. Каратыгина (1986) к заключению о гетероталличности вида, характеризующегося сложной генетической системой «по полу». У возбудителя выявлены признаки около 10 различных половых групп (Mankin, 1953) и способность скрещиваться с *Sphacelotheca cruenta* и *Sph. sorghi*. Ранее об обнаружении в Молдавии расы *S. reilianum*, способной поражать кукурузу и сорго сообщал Э.Э.Гешеле (1927). Установлено, что основным источником пространственного распространения болезни являются заспоренные телиоспорами семена, а уровень развития болезни обусловлен степенью инфицирования почвы (Немлюченко, 1957; Дудка, 1973; Грисенко, Дудка, 1975; Грисенко, Дудка, 1979; Kruger, 1962; Матуас, 1985 и др.).

Пузырчатая головня *Ustilago maydis* DC. (Cda.) относится к группе широко распространенных в мире возбудителей болезней, вызывающих недобор 1-6% урожая, но в бессменной культуре или в отдельные годы становящихся весьма вредоносными (пыльная и пузырчатая головня, фузариоз початков, ржавчина). В СССР болезнь была распространена повсеместно, сильнее на юге европейской части – в районах с неустойчивым или недостаточным увлажнением. В 60-е годы XX века пораженность растений составляла: в степной зоне Украины 12-19%, на Кубани и в ЦЧО – значительно ниже (Немлюченко, 1957). В отдельные годы степень поражения посевов кукурузы в Крыму достигала 20-40% (Тихонов, Тихонов, 1960), на юге Украины – 71% (Ключко и др., 1976), в Молдавии – 25-40% (Юрку и др., 1982), в Приморском крае - 60-75% (Азбукина, 1962). С ростом в 60-е годы площадей посева кукурузы на зерно, силос и зеленый корм до 18-20 млн га расширился и ареал пузырчатой головни. Болезнь отмечалась в Московской (до 30%) и Ленинградской области (единично), зарегистрирована также в Татарии и Башкортостане, Псковской, Новгородской, Калининградской, Рязанской, Ярославской, Горьковской, Кировской, Челябинской, Омской, Новосибирской областях, в северных районах Дальнего Востока (Калашников, Шапиро, 1962).

Распространенность и вредоносность болезни сильно варьируют в зависимости от устойчивости гибрида (сорта), агротехники выращивания и климатических условий. Заражение различных органов (особенно апекса побега) на ранних этапах органогенеза в целом более вредоносно, чем стебля в период выдвижения метелок или несформировавшегося початка. Однако при заражении початков могут сформироваться наиболее крупные галлы (до 15 см), приводящие к бесплодию растений (Войтович, 1958; Кобелева, Бляндур, 1977 и др.).

Установлено (Немлиенко, 1957), что при естественном поражении растений крупные галлы снижают урожай в среднем на 60% и больше, галлы средней величины - на 25%, небольшие вздутия - на 10%. Согласно полученным в США (Immer, Christensen, 1928), а позже на юге Украины (Ключко и др., 1976) данным, усреднённая вредоносность составляет 25.0-26.5 и 20.3% соответственно.

Несмотря на продолжительный период изучения и обилие информации о биологии гриба этиологии болезни и устойчивости кукурузы к *U. maydis*, назрела необходимость обсуждения появившихся в литературе биоэкологической направленности терминологических неточностей, умозрительных прогнозов фитосанитарной ситуации и обусловленных ими приемов защиты кукурузы, проистекающих из неудачного использования данных, поверхностного анализа последствий различных способов воспроизведения болезни, недостаточной изученности её этиологии и эпифитотического процесса. Примеры некоторых спорных заключений и ошибочных рекомендаций, появившихся в течение двух последних десятилетий, приведены в таблице 4.

Таблица 4. Выдержки из научной, учебной, научно-популярной литературы и рекомендаций по защите растений

Заключения и рекомендации	Литература	Размещено на:
1	2	3
Заражение растений происходит в течение всего вегетационного периода	Сельскохозяйственный практикум, статьи на тему растениеводства	selhozrabota.ru/archives/308 дата цит.: 23.01.2011
Наиболее высокая их восприимчивость к болезни наблюдается в период от выбрасывания метелок до молочной спелости. За период вегетации кукурузы гриб может дать 3–5 поколений, чем и объясняется сильное проявление заболевания к началу уборки урожая.	М. Пиковский, к. б. н., Н. Кирик, д. б. н., А. Вердыш НУБиП Украины. Овощеводство (Украинский журнал для профессионалов, 2010, 1.)	Ovoschevodstvo.com

1	2	3
Заражение кукурузы может происходить также в период прорастания семян. В случае заболевания проростка эта болезнь особенно вредоносна, так как происходит общее заражение всего растения.	Библиотека по агрономии © Злыгостев А.С., подборка материалов, оцифровка, статьи, оформление, разработка ПО 2001-2011.	http://agrolib.ru/ "AgroLib.ru:
Опрыскивание кукурузы фунгицидом Байлетоном (25% с.п. - по 0,5 кг/га) в фазу цветения початков от пузырчатой головни, корневой гнили и фузариоза	Курсовая работа на тему: «Разработка технологии производства зерна кукурузы в Краснодарском крае с урожайностью 5 т/ га», Москва-2010 г	http://www.allbest.ru/ , Учебная программа
Для защиты растений от пузырчатой головни, корневой гнили и фузариоза наряду с протравливанием семян применяют и опрыскивание посева азоценом, 25% с.п. - 0,5 кг/га или байлетоном, 25% с.п. - по 0,5 кг/га в фазу цветения початков.	Информационные технологии в АПК. Адептис ©, 2009	Сайт ЗАО АдептИС http://www.agrifit.ru (Россия, г. Воронеж).
Однократная обработка посевов кукурузы (в фазе выбрасывания нитей початка) байлетоном и привентом нормой расхода рабочей жидкости 300 л/га снижают количество пораженных растений пузырчатой головней, гельминтоспориозом, гнилями початков и стеблей, фузариозом.	© 2011 ООО НПО «РосАгроХим»	http://www.exponet.ru/exhibitions/online/interagrokd2011/rosagrochim.ru.html
Протравливание семян решает проблему лишь семенной инфекции, т.к. заражение возможно и в более поздние фазы	© 2010 Syngenta ООО«Агропартнер Трейд» Copyright © 2010	http://agropartnertrade.ru/?page_id=5
Однократная обработка посевов кукурузы (в фазе выбрасывания нитей початка) байлетоном и привентом с нормой расхода рабочей жидкости 300 л/га снижают количество пораженных растений пузырчатой головней, гельминтоспориозом, гнилями початков и стеблей, фузариозом.	ООО НПО «РосАгроХим»	E-mail: info@rosagrochim.ru skype: rosagrochim

1	2	3
Может возникнуть и общее поражение растений, если инфекция проникнет в растение в фазе всходов. За вегетационный период гриб может дать три-четыре, а иногда и пять поколений, чем и объясняется сильное проявление заболевания к началу сбора кукурузы.	Fermer life, 2007, 10	http://www.fermerlife.ru/interview/articles/2007/10/23/artic

Анализ сложившейся парадигмы и попытка интерпретации ряда её положений (в том числе и приведенных в табл. 1) изложен с учетом данных литературы и автора по биоэкологии *U. maydis* и специфики отношений гриба с питающим растением, опираясь на которые может быть повышена биоэкологическая обоснованность выбора мер защиты и их экологичность.

Биоэкология. Этиологии пузырчатой головни посвящены многочисленные исследования, начало которых относится к последней четверти 19 века (Breffeld, 1895; Hitchcock, Norton, 1896), а их интенсификация - к первой половине 20 века, когда в значительной мере были изучены биология, физиологическая специализация и природа устойчивости кукурузы к *U. maydis* (Garber, Quisenberry, 1925; Immer, 1927; Christensen, 1930).

Согласно обзорной информации И.В.Каратыгина (1981) *U. maydis* – наиболее полно изученный в генетическом отношении вид головневых грибов: составлена его генетическая карта, изучены многие молекулярные механизмы паразитизма, на нем разработана наиболее плодотворная идея молекулярной генетики – гипотеза молекулярных механизмов рекомбинации (Holiday, 1961), расшифрована генетическая система, контролирующая половой процесс посредством двух локусов «по полу» - “a” и “b”. Из них “a” имеет 2 аллели и контролирует только слияние споридий, “b” - имеет множество аллелей и регулирует образование дикариона, его стабильность и карิโอгамию.

U. maydis – тетраполярный вид со множественно-тетраполярным гетероталлизмом, у которого заражение растения и завершение цикла развития гриба вызывают только споридии, различающиеся одновременно по “a” и “b” аллелям (Rowell, De Vay, 1954; Holiday, 1961). Показан низкий уровень дифференциации среди популяций *U. maydis* в отношении локуса b- типа спаривания, что не исключает модели нейтральной эволюции (Zambino et. al., 1997).

Многолетними исследованиями биологии и генетической структуры популяций *U. maydis* была доказана нестабильность физиологических рас гриба, обусловленная сильной его изменчивостью по морфологическим, культуральным признакам и патогенности (Stakman, Tyler, Hafstad et. al.,

1935; Кузнецов, 1963; Каратыгин, 1968). Новые биотипы (и их совместимые пары – миксобиотипы) гриба могут возникать в результате мутаций в гаплоидной, диплоидной и дикариотической фазах (Каратыгин, 1969).

Наличие генетической системы половой несовместимости мицелия из споридий одного типа спаривания препятствует инбридингу в популяции патогена, обеспечивая тем самым аутбридинг (Кузнецов, 1963; Салунская, 1969; Barnes e.a., 2004).

Способность мутировать по самым различным признакам, в том числе и по вирулентности, характеризует уникальность *U. maydis* среди головневых грибов, чрезвычайную пластичность его генетической системы. Эти признаки, наряду с огромной плодовитостью гриба и нестабильностью его физиологических рас, изначально обусловили методические трудности в селекции на устойчивость к патогену, а также при осуществлении защитных мероприятий.

Установлено, что распространенность головни, учитываемую однократно по её видимым проявлениям, необходимо дополнять повторными учетами к периоду созревания (Davis, 1936), поскольку многие поражения нижних початков не видны вследствие их укрытия обертками. Приведенные оригинальные данные об увеличении в 2-3 раза числа пораженных растений с возрастом могут служить показателем наличия инфекции в латентном состоянии и возможности её проявления в форме галлов на узлах стебля. Обширная информация о причинах периодического роста распространения болезни может быть сведена к трем основным положениям: заделка галлов головни в почву снижает частоту встречаемости болезни и степень поражения растений; в засушливые и дождливые сезоны распространенность болезни ниже, её увеличение связано с частыми сменами засушливых условий кратковременными осадками; поранения, наносимые почвообрабатывающими орудиями, насекомыми (шведские мухи, кукурузный мотылек, хлопковая совка), птицами и градом способствуют увеличению распространенности головни.

Таблица 5. Основные факторы, изучаемые в связи с возникновением пузырчатой головни кукурузы

Факторы	Объект и характер влияния	Причина	Результат	Источник информации
1	2	3	4	5
Агротехника, технология				
Резкая смена обеспеченности растений влагой	Нарушает нормальный ход физиологических процессов	Ослабляет сопротивляемость растений к болезни, облегчает продвижение инфекции к меристемам	Увеличение поражаемости	Немлиенко, 1957

1	2	3	4	5
Органические удобрения, остающиеся незапаханными в почву; обильно удобренная почва	Сохранение инфекционного начала в осенне-зимний период	Усиление инфекционного фона; удлинение периода рассеивания и заспорения растений	Способствуют распространению болезни	(kls13@cornell.edu, HTML-версия документа от 22.09.2011; Югенхеймер, 1979
Экологические факторы				
Количество осадков в период вы-движение метелок- молочная спелость зерна; сухая ветреная погода в конце весны – начале лета	Лучшее прорастание телиоспор, почкование споридий	Улучшение условий для инфицирования	Увеличение распространения и степени поражения	Кобелева, Бляндур, 1977; Югенхеймер, 1979
Антропогенные (с.-х. орудия, технологии гибридизации)				
Гербициды	Нарушение метаболизма растений	Возникновение патологий роста и развития при нарушении регламента приме-	Увеличение распространения болезни	Югенхеймер, 1979; Иващенко, 1983; Cabanettes, 1986; Дудка и др., 1988
Насекомые, птицы				
<i>Phlaerus politus</i> , Шведская муха, Кукурузный мотылек, Хлопковая совка	Питание телио - спорами, их перенос и контаминация растений при питании	Питание телио спорами <i>U. maydis</i> ; поранения, перенос инфекции, контаминация	Увеличение распространения и степени поражения	Boving, Graighead, 1931; Борггардт, 1932; Ульянищев, 1952; Иващенко, 1992; Иващенко, Сотченко, 2002

Известно, что в период наступления засухи (и при частой смене периодов увлажнения засушливыми) снижается тургорность тканей листовой воронки (как проявление структурного иммунитета, что способствуют затеканию инфекционного начала, сформировавшегося ранее в период достаточного увлажнения). Установлено также, что вариация погодных условий ста-

тистически достоверно связана с поздней эмбриональной смертностью яиц кукурузного мотылька. Она существенно снижается в период развития первой генерации в условиях повышенной влажности воздуха ($r = -0.77$), а второй – при повышении влажности воздуха ($r = -0.71$) и увеличении количества осадков ($r = -0.85$). С влажностью воздуха ($r = -0.90$) и суммой выпавших осадков оказалась связанной и ранняя эмбриональная смертность яиц второго поколения (Фролов, Малыш, 2004).

Влияние влаги многогранно, но анализ простых взаимосвязей ведет лишь к констатации, реже – выявлению тенденции, тогда как при анализе взаимодействий патогенов и фитофагов – к получению конечных, четко проявляемых результатов, оцениваемых в показателях вредоносности. В перечне рассмотренных факторов обязательны агротехнологические приемы возделывания растений, но в значительной мере контролируются лишь раневые инфекции, что требует сравнительного рассмотрения отношений как в системе растение-хозяин – патоген, так и в системе растение-хозяин – фитофаг – патоген с целью выявления ключевых звеньев, определяющих наибольшую эффективность сдерживания распространения болезни, её развития и вредоносности.

Отношения в системе растение-хозяин – патоген. (Проникновение *U. maydis*). Согласно данным O.Walter (1934) заражение происходит путем внедрения инфекционной гифы, образовавшейся из споридий или непосредственно из телиоспоры, причем второй вариант проникновения имеет большее распространение.

Проникающая в клетку гифа образует тонкий нитевидный мицелий. Слияние тонких гиф от двух разнополюсных особей (+ и –) дает начало образованию двухъядерных толстых узловатых внутриклеточных гиф, пронизывающих клетки в разных направлениях (Mundkur, 1949). Споридии, как отмечает И.В. Каратыгин (1981), прорастают незначительным первичным мицелием, распространяющимся обычно лишь в клетках эпидермиса инфицируемого растения. Гифы от прорастающих телиоспор толще (3-4 мкм), чем споридий (2-3 мкм), они распространяются по поверхности кутикулы на расстояние 90-110 мкм и более, прежде чем происходит формирование аппрессориев и последующее внедрение мицелия гриба в ткани кукурузы, причем происходит оно без четко выраженной специализации по типам клеток, и мицелий может распространяться на незначительное расстояние по направлению к меристематическим тканям. Это меристемы боковых вегетативных почек и адвентивных корней, рудиментарных початков, интеркалярная меристема осевых органов, клетки апекса стебля, меристемы листьев, флоральные меристемы, в частности меристемы формирующихся зерновок, а также зона интеркалярного роста листа. Заражение в природных условиях обычно осуществляется сразу несколькими прорастающими телиоспорами, расположенными на поверхности слабо дифференцированных тканей. При этом одна часть телиоспор прорастает с образованием дикариотического мицелия,

другая – с образованием споридий. Между дикариотическими мицелиями нередко анастомозы (Каратыгин, 1968; Mills, Kotze, 1981).

Колонизация. Особенности колонизации кукурузы *U. maydis* достаточно подробно описаны (Davis, 1936). Показано, что кукуруза восприимчива к инфекции от периода формирования первого листа до формирования пыльцы в пыльниках, то есть при наличии доступных для инфицирования меристем. При искусственном заражении восприимчивых сортов возбудитель способен проникать в клетки коры корня, но локально, и обнаруживается лишь посредством микроскопии (Sabbagh et. al., 2006). Возбудитель внедряется в основном через формирующиеся генеративные органы, почки, молодые листья, но не способен инфицировать проросток через неповрежденный coleoptиль, поэтому в естественных условиях поражение возбудителем всходов отмечается крайне редко. Инфицирование часто происходит в стадии «листовой розетки», когда растение достигает высоты 30-100 см. Г. Дэвис (1936) считает, что при заражении початков споры проникают между неплотно прижатыми листовыми обертками в начале процесса опыления, но внедрение мицелия через рыльца не происходит. Наиболее восприимчива кукуруза за 10-14 дней до выдвижения метелок, когда меристемы конусов нарастания наиболее открыты и доступны для инфекции. Эти особенности места и способа заражения кукурузы отличают *U. maydis* от других головневых грибов. Обычно на растении, имеющем галл головки, удается выявить мицелий в различных участках, что является следствием неоднократной инфекции растения в его онтогенезе. Характер распределения мицелия гриба по растению можно оценить как множественно-локальный, причем мицелий способен сохраняться латентно в пазушных почках (Davis, 1936).

В опытах с искусственным заражением трехдневных проростков установлено (Михалевская, 1967), что в зараженных растениях мицелий гриба был распространен довольно широко, пронизывая участки тканей различных надземных органов, но лишь на незначительной их части наблюдался рост галлов. Причем распространение мицелия по тканям больного растения не было сплошным. Участки тканей, инфицированные паразитом, но не давшие галлового роста, практически ничем не отличались от здоровых. Это подтверждено и более поздними исследованиями (Martinez-Espinoza et.al., 2003). У 95% инфицированных растений мицелий содержался в листовой пластинке первого листа, но галлы на ней формировались очень редко, лишь в 14% случаев. Почти половина (45%) инфицированных проростков содержали мицелий в мезокотиле, но образования галлов на мезокотиле не отмечено. Отсутствие галлов на мезокотиле подтверждает и Н.И. Салунская (1964). Высокую устойчивость против галлообразования тканей мезокотилия и первого листа авторы связывают с их возрастным состоянием (более старыми в период инокуляции). Далее автор приходит к заключению, что поражение проростков *U. maydis* не может быть квалифицировано ни как диффузное, ни как локальное (Михалевская, 1967).

Исследования других авторов (Walter, 1935; Davis, 1936; Scurti, 1950; Борисенко, 1954; Мещерякова, 1959) также позволяют судить о наличии мицелия гриба в тканях взрослых растений далеко за пределами галлов.

Данные о распространении мицелия *U. maydis* в тканях кукурузы приводятся в ряде монографий (Немлиенко, 1957; Christensen, 1963; Каратыгин, 1981) и многочисленных публикациях. Подавляющее большинство исследователей считает пузырчатую головню типично локальным заболеванием, а описания "тотального" заражения проростков, "шнуры" на жилках листьев и другие симптомы – следствием первичной множественной инфекции.

Галлогенез. Строение патологически измененных тканей кукурузы, пораженной *U. maydis* изучалось в связи с существовавшей ранее точкой зрения, что мицелий гриба не вызывает изменений в первой стадии жизни растений, только с возрастом появляются и быстро прогрессируют желваки головки вследствие гиперпластического и гипертрофического действия мицелия гриба. Патогистологическими исследованиями (Davis, 1936) установлено, что во вновь образующихся группах молодых клеток, появляющихся в периферической зоне основной паренхимы стеблей и листьев, отсутствует мицелий. Галл разрастается вследствие образования новых групп очень молодых клеток, имеющих тонкую клеточную стенку и обилие протоплазмы. Спустя некоторое время образуется мицелий, который пронизывает всю галловую ткань. Характер роста мицелия в галлах отличается от такового в морфологически нормальных тканях тем, что формируются крупные гроздевидные его скопления. В дальнейшем гифы сегментируются, и из отдельных сегментов формируются телиоспоры.

Работами И.В. Каратыгина (1971, 1981) показано, что спорогенный мицелий скапливается, как правило, в межклетниках инфицированных тканей, где и начинается формирование сорусов. Установлено (Davis, 1936), что внешне здоровые растения часто могут быть инфицированными в одном или многих местах и продуцировать галлы только при определенных условиях, во многих случаях совсем не обнаруживая признаков заболевания. Это подтверждено и другими исследователями (Михалевская, 1967; Каратыгин, 1981).

Изучение проблемы галлогенеза привело к заключению, что скорость роста вздутий зависит от места, условий погоды и, возможно, степени устойчивости растения-хозяина (Scurti, 1950; Christensen, 1963). Наиболее быстро вздутия растут на початках, где прирост их, особенно перед созреванием, может достигать в сутки 4 см в диаметре. Вздутия на листьях и метелках увеличиваются очень медленно (Немлиенко, 1957).

Характерной особенностью патогенеза болезни является увеличение транспирации и снижение содержания сахаров в стебле при поражении различных органов (Hard- Karrer, 1926; Сиденко, Сотула, 1975). При этом, вследствие возрастания вдвое темпов накопления сухого вещества в патологически растущих тканях, на конусе нарастания стебля закладывается

меньшее количество зачатков листьев, а рост последних подавляется (Михалевская, 1975).

Особенности проявления болезни. О том, что кукуруза наиболее восприимчива к *U. maydis*, когда её высота достигнет фута (30.5 см), известно из работ О.Брефельда (Brefeld, 1895) и других авторов (Клинтон, Хичкок, Нортон, 1896; Платц, 1929). О.А.Платц (1929) было показано, что галлы на узлах стебля редко появляются на кукурузе в первые 70-80 дней от посева или 40 дней после стадии дифференциации. В большом количестве растения начинают поражаться примерно через 40-45 дней после всходов, то есть за 20-25 дней до выдвижения метелок. Установлено, что распространенность головни, учитываемую однократно по её видимым проявлениям необходимо дополнять повторными учетами к созреванию (Davis, 1936), поскольку многие поражения нижних початков не видны вследствие их укрытия обертками. Приведенные оригинальные данные об увеличении в 2-3 раза числа пораженных растений с возрастом могут служить показателем наличия инфекции в латентном состоянии и возможности ее проявления в форме галлов на узлах стебля.

В опытах с искусственным заражением кукурузы *U. maydis* Ф.Е. Немлиенко (1957) отмечал, что заметное невооруженным глазом головневое пятнышко образуется через 8-12 дней, а зрелое вздутие с вполне жизнеспособными спорами – через 20-24 дня. Сходные результаты получены другими авторами, отмечавшими первые симптомы заболевания через 2-3 недели, а продолжительность периода от начала образования галлов до созревания в них спор – от 7-15 дней до 2-3 недель (Каратыгин, 1971; Слепян, Каратыгин, 1973, 1976). Показано, что при инокуляции трехдневных проростков (вакуум-метод) галлы появлялись на листьях и стеблях на 5-7 день после заражения (Михалевская, 1967).

И.В.Каратыгин (1981) отмечал, что созревшие телиоспоры способны прорасти и вызывать новое заражение, но считал, что в условиях большей части территории СССР значение этой вторичной инфекции невелико.

Таким образом, в зависимости от времени и способа проникновения гриба (внедрения инфекционной гифы, введения телиоспор, споридий при инокуляции, контаминации при повреждениях тканей кукурузы) латентный период может длиться от 7 до 70 дней. В этой связи следует процитировать предположение Ф.Е. Немлиенко (1957) о том, что при искусственном заражении «гриб на растении способен пройти за вегетацию до 3-4 пассажей», которое нередко воспринималось как аксиома, особенно представителями торгующих пестицидами фирм, пришедших к необходимости обработок от головни в период цветения кукурузы (см. табл. 4).

Надуманность подобных рекомендаций иллюстрируют данные многолетних испытаний гибридов экологических сортоиспытаний (ЭСИ) и их родительских форм в различных селекционных учреждениях. Так, на юге Украины (Одесса, ВСГИ) поражаемость гибридов основных сортоиспытаний

в севообороте за 7-летний период (1976-1982 гг.) составила: пыльной головней 1.04% (размах значений по годам 0.1 – 4.5%), пузырчатой головней – 3.8% (0.1 – 7.7%).

Аналогичное 7-летнее изучение гибридов селекционных учреждений ТОС «Север» в Краснодарском крае (КОС ВИР) и Черкасской области (НПО «Элита») дало сходные результаты: пораженность гибридов пыльной головней в севообороте составила в Краснодарском крае и Черкасской области 3.6% (0.8-5.5) и 0.6% (0.02-1.6) соответственно (табл. 6.).

Таблица 6. Поражаемость скороспелых гибридов экологических сортоиспытаний и их родительских форм головневыми грибами

Годы	Головня			
	Пыльная,%		Пузырчатая,%	
	Краснодарский край			
	Гибриды ЭСИ*	Родит. формы гибридов **	Гибриды ЭСИ*	Родит. формы гибридов*
1984 [—]	3.6 (0.0-13.5)	3.2 (0.0-93.0)	2.4 (0.0-12.1)	2.4 (0.0-44.0)
1985 ^x	0.8 (0.0-1.8)	4.6 (0.0-13.9)	2.9 (0.0-22.5)	0.8 (0.0-3.5)
1986 ^x	4.1 (0.0-14.1)	3.8 (0.0-18.2)	2.0 (0.0-5.4)	2.1 (0.0-8.6)
1987 ^{xx}	5.5 (2.4-14.7)	6.6 (2.2-23.6)	3.3 (2.1-7.5)	3.3 (2.6-5.5)
1988 ^{xx}	2.8 (0.0-12.4)	2.7 (0.0-10.4)	0.5 (0.0-4.4)	0.6 (0.0-4.4)
1989 ^{xx}	4.6 (0.0-21.5)	5.6 (0.0-50.0)	3.1 (0.0-20.6)	1.3 (0.0-13.3)
1990 ^x	3.5 (0.0-13.8)	3.2 (0.0-29.3)	1.4 (0.0-20.4)	1.2 (0.0-15.2)
В среднем	3.6	4.2	2.2	1.7
	Черкасская область			
1984 ^x	0.02 (0.0-0.9)	6.2 (0.0-46.7)	0.1 (0.0-1.0)	0.3 (0.0-6.2)
1985 ^x	0.7 (0.0-1.4)	7.9 (0.0-32.6)	2.7 (0.0-11.7)	1.2 (0.0-1.2)
1986 ^x	0.4 (0.0-3.9)	8.5 (0.0-34.4)	2.4 (0.0-4.8)	1.1 (0.0-9.10)
1987 ^{xx}	0.6 (0.5-0.8)	10.3 (1.6-64.4)	1.2 (0.4-5.4)	3.8 (1.6-17.0)
1988 ^{xx}	0.4 (0.0-2.1)	9.6 (0.0-58.8)	9.3 (1.9-27.5)	7.3 (0.0-26.7)
1989 ^x	0.2 (0.0-1.8)	12.6 (0.0-66.7)	2.4 (0.0-10.4)	1.4 (0.0-8.6)
1990 [—]	1.6 (0.0-22.3)	12.1 (0.0-76.9)	1.9 (0.0-5.2)	0.9 (0.0-10.2)
В среднем	0.6	9.6	2.9	2.3

Прим.: (–) – пониженный фон летних температур, (x) – засушливая вторая половина лета, (xx) – дождливая вторая половина лета; (**) – инфекционный питомник, (*) – севооборот.

Фитопатологический мониторинг родительских форм гибридов, оцениваемых на инфекционном фоне возбудителя пыльной головни выявил различный уровень поражаемости и возможность браковки восприимчивых образцов.

Рассматривая среднюю многолетнюю пораженность гибридов как популяционную характеристику и проецируя её на вредоносность можно судить о достаточно высоком уровне устойчивости гибридов ЭСИ к головневым грибам, достигаемом благодаря систематическому мониторингу и над-

лежащей браковке. Менее благоприятна ситуация с родительскими формами (преимущественно линии и простые гибриды), поражаемость которых может достигать: пыльной головней 77-93%, пузырчатой – 27-44%, что для экономически эффективного семеноводства неприемлемо. Однако, учитывая ОКС и СКС линий, а также узость генетического разнообразия (ограниченное количество используемых в отечественной и мировой селекции элитных линий), часть из них используется в комбинациях с устойчивыми линиями. Кроме того, при условии предпосевного протравливания и использования таких линий в скороспелых гибридах силосного назначения возможности их использования расширяются, особенно для зон с ограниченными тепловыми ресурсами.

Болезни листьев

В числе первых болезней зарегистрированных во флоре Черноморского побережья России были ржавчина и северный гельминтоспориоз кукурузы (Неводовский, 1912; Жаворонков, 1915). Последующее изучение показало, что гельминтоспориозы листьев вызывают несколько возбудителей: *Drechslera turcica* (Pass) Sabram et Jain - северный гельминтоспориоз, наиболее широко распространенный и вредоносный в Закавказье, на Дальнем Востоке, в Закарпатье, а в особенно благоприятные годы и на Украине, в Молдавии, на Северном Кавказе; *D. maydis* (Nisikado) subram – южный гельминтоспориоз, раса Т которого отмечена очажно в конце 70-х годов в Северной Осетии и Западной Грузии; *B. zeicola* (син.: *H. carbonum*) – южная пятнистость листьев, встречающаяся почти во всех зонах кукурузосеяния страны.

Новые для СССР антракнозная гниль стеблей и пятнистость листьев, отмеченные в 1982 году в Закарпатской области (Навроцкая и др., 1985) поразили преимущественно растения американского гибрида Пионер 3978 и гибридные комбинации с его участием. Выявлен также новый для Молдовы возбудитель гельминтоспориозной пятнистости – *B. setariae* Sawada (син.: *H. setariae* Sawada), поразивший растения французского гибрида Р х 9415 (Боровская, Матичук, 1988) и паразитировавший ранее на щетиннике сизом (Гулецкая, 1958). Интродукция, осуществляемая ВНИИ растениеводства разнообразного исходного материала для селекции требует проверки его устойчивости к наиболее распространенным патогенам в ходе изучения и широкой селекционной проработки в различных эколого-географических зонах страны.

Встречаемость возбудителей болезней листьев на различных генотипах зерновой и силосной кукурузы, как результат 2 – 8 летнего фитомониторинга представлена в табл. 7.

Таблица 7. Возбудители болезней листьев в разных зонах СССР

Видовой состав	Встречаемость по годам
Одесская область (1974 – 1982)	
<i>Epicoccum nigrum</i> Link.	1978, 1979
<i>Bipolaris zeicola</i> (G.L.Stout) Shoemaker	1977, 1979, 1980, 1981, 1982
<i>Exserohilum turcicum</i> (Pass.) K.J. Leonard et Suggs	1975, 1978, 1979
<i>Puccinia sorghi</i> Schwein.	1975, 1978+, 1979, 1980
Краснодарский край (1984 – 1990)	
<i>Epicoccum nigrum</i> Link.	1987, 1988, 1989
<i>Bipolaris zeicola</i> (G.L.Stout) Shoemaker	1984, 1985, 1988, 1989
<i>Bipolaris maydis</i> (Nisik. et Miyake) Shoemaker (paca T)	1988, 1989+
<i>Exserohilum rostratum</i> (Drechsler) K.J. Leonard et Suggs	1984
<i>Exserohilum turcicum</i> (Pass.) K.J. Leonard & E.G. Suggs	1984+, 1988, 1989
<i>Puccinia sorghi</i> Schwein.	1985, 1986, 1987, 1988
Черкасская область (1984 –1990)	
<i>Epicoccum nigrum</i> Link.	1984
<i>Bipolaris zeicola</i> (G.L.Stout)) Shoemaker	1984, 1985, 1986, 1987, 1988, 1989
<i>Exserohilum turcicum</i> (Pass.) K.J. Leonard & E.G. Suggs	1984, 1985, 1986, 1988, 1989, 1990
<i>Puccinia sorghi</i> Schwein.	1984, 1985, 1986, 1987, 1988, 1990
Киевская область (1987 –1988)	
<i>Bipolaris zeicola</i> (G.L.Stout)) Shoemaker	1987, 1988
<i>Exserohilum turcicum</i> (Pass.) K.J. Leonard & E.G. Suggs	1987, 1988
<i>Bipolaris maydis</i> (Nisik. et Miyake) Shoemaker (paca T)	1988
Московская область (1984 –1986)	
<i>Exserohilum rostratum</i> (Drechsler) K.J. Leonard et Suggs	1984
<i>Exserohilum turcicum</i> (Pass.) K.J. Leonard & E.G. Suggs	1984, 1985, 1989
<i>Puccinia sorghi</i> Schwein.	1984
Ленинградская область (1984 -1989)	
<i>Epicoccum nigrum</i> Link.	1986, 1987, 1989

+) годы наибольшего распространения и развития болезней

Как видно из приведенных в таблице 7 данных, видовой состав возбудителей сходен, несмотря на некоторые зональные и временные различия. За исключением значительного развития северного гельминтоспориоза на поздних посевах 1984 года в Краснодарском крае, его распространение было,

в основном, слабым или очень слабым и приурочено к периоду созревания зерна во всех изучаемых нами зонах.

Аналогичный характер имело распространение ржавчины, кроме 1978 г. в Одесской области, когда в северных районах развитие болезни началось в период цветения и вызвало раннее усыхание листьев у линий Б 253, ДВе 16 ТР, Т 23, Ер 1, 155 и других. Южная листовая пятнистость (*E. rostratum*), несмотря на почти ежегодную встречаемость, имела слабое распространение от Краснодарского края до Московской области. Еще реже отмечалась гельминтоспориозная пятнистость листьев (*D. rostrata*), возбудитель которой вызвал в Черкасской области (1985 г.) развитие стеблевой гнили на линиях родственных Ер 1, а поражение листьев – у линий F 2, F 7, ВИР 27.

Если на Северном Кавказе, на юге и в лесостепной зоне Украины *E. neglectum* обнаружен на отмирающих листьях, то в Ленинградской области – в начале налива зерна, что привело в 1986 г. к отмиранию верхних листьев у 10-и самоопыленных линий – Со 125, Б 275, Чк 4282 и др.

Резко увеличилось распространение южного гельминтоспориоза, раса Т которого отличается высокой скоростью размножения и вредоносностью на гибридах с цитоплазмой техасского типа. Если в 1988 г. имело место очаговое и позднее развитие болезни в восточной части Краснодарского края, то в 1989 г. поражение листьев началось в начале июня, а к созреванию зерна болезнь была зарегистрирована во многих районах Краснодарского, Ставропольского краев и Кабардино-Балкарии. На отдельных массивах зерновой и силосной кукурузы отмечалось эпифитотийное развитие болезни на гибридах с техасским типом ЦМС.

Как показали результаты инокуляции линий и гибридов кукурузы в Ленинградской области (Ивашенко и др., 1994), условия для развития расы Т *B. maydis* весьма благоприятны и болезнь может быть достаточно вредоносной при наличии источников инфекции.

Развитие болезней кукурузы фузариозной этиологии: основные причины и следствия

К широко распространенным заболеваниям кукурузы второй половины 20 – начала 21 века, относятся фузариоз всходов, стеблевые гнили, фузариоз и гиббереллез початков, вызываемые различными видами рода *Fusarium*. Первоначально в СССР на фузариоз початков было обращено внимание в 1929 г. (Чернецкая, 1932), а позже и на фузариозную корневую и стеблевую гниль (Гулецкая, 1958). В 60-е годы во многих селекционных учреждениях страны изучались их этиология, патогенез и вредоносность, разрабатывались меры профилактики и защиты растений. Было показано (Чернецкая, 1932), что заражение початков обусловлено аэрогенной инфекцией, а их повреждение кукурузным мотыльком (*O. nubilalis*) и хлопковой совкой (*H. armigera*) способствует проникновению и развитию гриба.

В результате дальнейших исследований этиологии фузариоза початков, и стеблевых гнилей в СССР, современной России и СНГ, а также в дальнем зарубежье выявлен различный видовой состав грибов р. *Fusarium*, но наиболее распространенными признаны *F. verticillioides* и *F. graminearum* (Иващенко и др., 2000). Следует отметить (Немлиенко, 1957), что если в СССР в 50-70-е годы XX века наибольшей была распространенность фузариоза початков (7-10% в сухих и 50-60% в условиях повышенной влажности), то в 70-90-е годы – стеблевых гнилей (Иващенко, 1992), эпифитотийное проявление которых ранее отмечалось в различных странах мира (Christensen, Wilcoxson, 1966). С открытием в конце 80-х годов у грибов *F. verticillioides* (син.: *F. moniliforme*), *F. proliferatum*, *F. subglutinans* группы новых токсических соединений — фумонизинов произошла переоценка их токсикологической опасности, так как фумонизины были признаны канцерогенными соединениями (Nelson et al., 1991). Эти виды грибов, считавшиеся ранее слаботоксичными, стали объектом широкого изучения во многих странах, о чем свидетельствует резко возросшее количество публикаций, представленных на международных семинарах в Италии (1995), Венгрии (1997) и России (2011), посвященных таксономии, биологии и токсикологии грибов рода *Fusarium*, причем это относится к ранее описанным и вновь открытым видам. Из обзоров последнего десятилетия следует отметить работу Г. Мункволда (Munkwold, 2003), посвященную анализу эпифитотий красной (*F. graminearum*) и розовой (*F. verticillioides*) гнили початков. В ней констатируется меньшая (чем на пшенице) разработанность проблемы и необходимость сосредоточения усилий на инфекционном процессе в связи с накоплением возбудителями микотоксинов. В понимании Г. Мункволда ключ к разгадке проблемы эпифитотий лежит в распознавании до и после инфекционных событий, а также в установлении количественной роли насекомых в этиологии этих болезней. В обзоре А. Мештерхази (Mesterhasy, 2012), посвященном проблеме селекции на устойчивость к фузариозу и гиббереллезу початков, также отмечается связь повреждений кукурузного мотылька и др. вредителей с развитием указанных болезней, причем значимость этого фактора существенно меняется в зависимости от условий.

Формирование новых направлений исследований (в частности, в области молекулярной генетики) привело с одной стороны к получению новых знаний, поиску путей решения в рамках отдельных направлений комплексной проблемы, с другой – к нередким примерам сосредоточения усилий в решении проблем на профилактике не первопричин, а следствий. Кроме того, несмотря на признание полигенной природы устойчивости кукурузы к болезням фузариозной этиологии и её неспецифичности к основным возбудителям болезней, в большинстве работ по скринингу устойчивых образцов используется методический подход, принятый в селекции на расоспецифический тип устойчивости. Значительный интерес представляют результаты широкого использования трансгенных Вt-растений и проведенная оценка их

эффективности в защите от фитофагов. Вместе с тем, в результате ранее проведенных исследований не сформировано достаточно четких представлений о двух основных концепциях развития фузариозов кукурузы: 1) как автономных заболеваний со свойственным им генезисом и вредоносностью; 2) как взаимосвязанных явлений, возникающих в трехвидовых ассоциациях (кукуруза – фитофаг – патоген).

Фузариоз початков. По данным многолетних исследований (Иващенко, 1992; Иващенко и др., 2000; Иващенко и др., 2004; Шипилова, Иващенко, 2008) на початках кукурузы в РФ паразитирует 15 видов р. *Fusarium*. Розовая гниль (преобладающий вид *F. verticillioides* (Sacc). Nirenberg [син. *F. verticillioides* J. Sheld., телеоморфа: *Gibberella fujikuroi* (Sawada) Ito & K. Kimura]) распространена шире, чем красная — *F. graminearum* Schwabe, телеоморфа *Gibberella zeae* (Schwein.) Petch., приуроченная к достаточно влажным районам Дальневосточного края, Северного Кавказа. *F. verticillioides* наиболее часто встречается в европейской и азиатской частях России; в группу доминирующих на юге России входят также *F. proliferatum* и *F. oxysporum* (Иващенко, Сотченко, 2002), в Приморье - *F. graminearum* и *F. culmorum* (Мартынюк, 2002).

Из 7 видов р. *Fusarium*, выявленных в составе возбудителей стеблевых гнилей на территории РФ, необходимо отметить *F. verticillioides*, доминирующий ежегодно на юге и лесостепи Украины (8-летний цикл изучения), в Краснодарском крае (5-летний цикл), Ставропольском крае (8 - летний цикл) (Иващенко, 1992, 2007).

Общность большей части видового состава возбудителей болезней фузариозной этиологии позволяет провести анализ взаимосвязи фузариоза и гиббереллёза початков – фузариоза всходов – фузариозной и гиббереллезной стеблевых гнилей.

Согласно сложившимся представлениям, этиологию фузариоза початков рассматривают в системах растение-хозяин – патоген и растение-хозяин – фитофаг – патоген. Из перечня причин ослабления растений и предрасположения к болезни наиболее значимо повреждение различных органов кукурузным мотыльком и хлопковой совкой.

Показано, что многие конституциональные и индуцированные иммунгенетические барьеры, эффективные по отношению к патогенам в отсутствие повреждений фитофагами, не ограничивают возможность проникновения фузариозной и иной инфекции по каналам повреждений кукурузного мотылька и хлопковой совки. При этом патогенный комплекс возбудителей фузариоза початков всегда представлен несколькими видами (Иващенко и др., 2000; Иващенко, Сотченко, 2002). Например, в предгорной зоне Ставропольского края он включает 3-5 видов (табл. 8).

Как видно из данных таблицы 8, в годы преимущественного развития кукурузного мотылька (1995-1998) соотношение *F. verticillioides* в патогенном комплексе не превышает 40-48%, но в период развития многолетней

засухи (1988-2001 гг.) и подъёма численности хлопковой совки *F. verticillioides* становится доминирующим. Спад численности хлопковой совки в 2002 г. характерен и уменьшением доли этого вида до 45.4%, то есть до уровня, отмечаемого в 1996-1998 гг. Надо полагать, что рост соотношения *F. verticillioides* в группе возбудителей фузариоза початков обусловлен его выносливостью к повышенному фону температуры и многочисленными повреждениями (преимущественно хлопковой совки) початков, приведшими к возникновению обширных очагов раневых инфекций.

Таблица 8. Видовой состав возбудителей и распространенность фузариоза початков в предгорной зоне Ставропольского края (1995 -2002 гг.)*

Видовой состав	Годы исследований и распространенность возбудителей болезни,%								В среднем,%
	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	
<i>F. verticillioides</i>	3.9	48.8	40.4	40.4	68.3	72.7	88.0	45.4	51.0
<i>F. oxysporum</i>	18.5	44.1	2.4	16.0	18.5	18.0	7.0	1.0	15.8
<i>F. proliferatum</i>	12.5	4.5	27.2	17.2	12.5	-	2.5	34.0	13.11
<i>F. subglutinans</i>	-	-	25.7	25.7	-	9.1	2.5	18.6	10.2
<i>F. sporotrichioides</i>	-	-	-	-	-	-	-	1.0	0.11

* 1999-2001 – годы высокой численности хлопковой совки; 1995-1998, 2002 – годы высокой численности кукурузного мотылька.

Упоминалось многократно, что развитию болезней початков способствует повреждение оберток и зерновок гусеницами кукурузного мотылька, хлопковой совки, птицами (Чернецкая, 1932; Черемисинов, 1962). А. Аллструп (Ullstrup, 1956) считает этот путь проникновения основным, а Ф.Е. Немлиенко (1957) отмечает, что годы массового повреждения вредителями сопряжены с развитием фузариоза. Высказывается мнение о двойственной роли насекомых в этиологии болезни: создании ворот инфекции и непосредственном ее переносе (Немлиенко, 1957; Focke, Kuhnelt, 1964). Результаты изучения этих взаимосвязей в этиологии фузариоза початков представлены в табл. 9.

Высокие и достоверные корреляционные зависимости развития фузариоза початков от их поврежденности (табл. 9), полученные при изучении болезни в Краснодарском и Ставропольском краях (Ивашенко, 1992; Ивашенко и др., 2000, 2002) и штате Айова (Munkvold, 2003), позволяют судить об общности процессов проникновения инфекционного начала, их экологической стабильности и необходимости прогнозирования накопления фузонизинов (и других микотоксинов) по степени повреждаемости початков фитофагами.

В зависимости от способа, места внедрения, этапа органогенеза початка и инфекционной нагрузки формируется значительное разнообразие симптомов поражения. При проникновении гриба по рыльцам наблюдается поверхностная колонизация верхушки початка (у хорошо озерненных образцов) и точечная колонизация плодовой оболочки отдельных зерновок в области микропиле. В результате повреждения початка КМ очаг инфекции формируется вначале на стержне (в зоне повышенной влажности), затем происходит колонизация зародыша зерновки, но признаки поражения становятся заметны лишь после обмолота початка.

Таблица 9. Развитие фузариоза початков и накопления фумонизинов в зависимости от поврежденности кукурузным мотыльком и хлопковой совкой

(по В.Г. Иващенко, 1992; 2002)		(по G.P. Munkvold, 2003)		
Повреждаемость фитофагами / развитие фузариоза, %		Годы исследований	Корреляционные зависимости (r)	
Годы исследований	Корреляционные зависимости (r)		Фузариоз початков	Фумонизины
1986	0.992**	1996	0.66	0.50
1987	0.997**	1997	0.89	0.69
1988	0.999**	1998	0.81	0.77
1989	0.997**	1999	0.92	0.77
1990	0.985***	2000	0.80	0.58
1998	0.820***	2001	0.73	0.72
1999	0.950***	*Коэффициенты корреляции для поврежденности кукурузным мотыльком, хлопковой совкой и др. (зерен/поч) и концентрация фумонизинов (мг/кг FB1, FB2, FB3) в шт. Айова. Все корреляции достоверны (0.01 < P < 0.05)		
2000	0.970***			
2001	0.890***			

Примечание: (+) - засушливые годы; (++) – кукурузным мотыльком в Краснодарском крае; (***), (**) – хлопковой совкой и кукурузным мотыльком в Ставропольском крае.

Согласно данным мониторинга болезней кукурузы в 70-80 гг., на Украине и в Краснодарском крае распространенность фузариоза початков редко превышала 30-35% при возделывании гибридов в севообороте, но в условиях бессменной культуры кукурузы в Краснодарском крае она достигала у

ряда гибридов 85-100% (Ивашенко, 1992). При значительной поврежденности початков хлопковой совкой распространенность фузариоза початков Чечено-Ингушской АССР достигала 76.6% (Дьяченко и др., 1989), а в Ставропольском крае при совместной поврежденности початков кукурузы хлопковой совкой и кукурузным мотыльком – 80 и 82%, распространенность фузариоза початков в среднем за 5-летний период составила 57 и 60% соответственно (Ивашенко и др., 2006).

Значительный объем скрытой семенной инфекции (26-37%) формируется при инокуляции *F. verticillioides* и *A. strictum* в ножку початка (Ивашенко, Никоноренков, 1991). Это моделирует весьма распространенный в природе тип повреждений КМ и служит убедительным доказательством замкнутости инфекционной цепи, характерной для трехвидовой ассоциации (кукуруза – фитофаг – патоген). В природных условиях *F. verticillioides* принакает по стеблю лишь до 3 - го узла (8.7%) к периоду цветения. Попытки проследить характер колонизации стеблей в период цветение-созревание в двухвидовой системе (патоген – кукуруза) малоэффективны вследствие массового проникновения аэрогенной инфекции в узлы стеблей (Ивашенко, 1989).

В зависимости от способа, места внедрения, этапа органогенеза початка и инфекционной нагрузки формируется значительное разнообразие симптомов поражения. При проникновении гриба по рыльцам наблюдается поверхностная колонизация верхушки початка (у хорошо озерненных образцов) и точечная колонизация плодовой оболочки отдельных зерновок в области микропиля. В результате повреждения початка кукурузным мотыльком очаг инфекции формируется вначале на стержне (в зоне повышенной влажности), затем происходит колонизация зародыша зерновки, но признаки поражения становятся заметны лишь после обмолота початка.

По данным Dean Malvick (2010), в годы с засушливой погодой от цветения до созревания зерна *F. verticillioides* и *F. proliferatum*, могут вызывать ФП при котором на зерновках образуются белые полосы – "starburst" симптом, без явного налета мицелия, который в отношении *F. moniliforme*, *S. acremonium* и *N. oryzae* описан В. Koehler (1959), установившим развитие белых полос до снижения влажности зерна 19%. Сходный симптом поражения отмечен нами у ряда линий кукурузы в засушливые годы (1998-2002) в предгорной зоне Ставропольского края.

Важно отметить, что результаты полевой и амбарной апробации не выявляют всех явных проявлений патологии семян. Даже при слабом развитии фузариоза (1-2 зерновки, пораженные *F. verticillioides*, и, как правило, удаляемые при сортировке) скрытое заражение может достигать 5-7 рядов зерен вокруг очага визуального различимого поражения. Это инфекционное начало локализовано главным образом в основании зерновки и обнаруживается лишь посредством биологического анализа. Общее количество невсхожих (пораженных) зерен после обмолота початков в 2-3 раза выше, чем при визуальном осмотре (Ивашенко и др., 2006).

Фузариоз всходов. Биотические факторы неразрывно связаны с растительным организмом на протяжении всего онтогенеза как процессами прямого воздействия (в период формирования и созревания семян), так и опосредованно – через жизнедеятельность материнского растения. Одним из самых важных итогов влияния окружающей материнское растение среды является изменение жизнеспособности семян в результате заражения их грибами, бактериями и вирусами, вызывающими различные заболевания в процессе прорастания семян и развития растений.

Установлено, что на семенах кукурузы паразитирует порядка 120 грибов, 72 из которых идентифицированы (Pencic, Levic, 1994). Одним из проявлений вредоносности является изменение жизнеспособности семян зараженных грибами рода *Fusarium*. Известно, что семена III класса не обеспечивают получения равномерных всходов в беспорывочных пунктирных посевах даже при увеличении нормы высева (Володарский, 1986). Известно также (Enerson et. al., 1991), что неодновременное появление всходов кукурузы в ряду, а также наличие поздно взошедших семян приводит к уменьшению урожая. Однако, неодновременная всхожесть, приводящая к снижению урожая, не всегда является достаточным основанием для пересева в связи со стоимостью семян и дополнительными затратами, кроме случаев, когда 50% всходов или более появляются в более поздние сроки, спустя как минимум 3 недели.

В практике семеноводства наиболее значимы передача инфекции от семени к растению и от растения к растению (Саломе, 1968). При этом более опасны скрытые формы заражения семян, которые по внешним признакам мало отличаются от здоровых, но содержат инфекцию в области зародыша, эндосперме, семенной или в плодовой оболочке. При фитоэкспертизе таких семян часто возникают трудности учета инфицированности проростков, связанные с тем, что заболевания проявляются по времени позже учета энергии прорастания, принятого в семеноводстве (Хорошайлов, 1972).

Скрытая фузариозная инфекция (Чернецкая, 1931) и её способность сохраняться в семенах 2–3 года (Кирымелашвили, 1978) приводит к возникновению различных патологий роста и развития, снижению всхожести на 14,2% при слабой степени поражения и на 40,1% – при сильной (Павук, 1974). Так, наличие скрытой зараженности семян обусловило сильное развитие фузариоза всходов в Ленинградской области (Коршунова, 1968).

Показано, что распространенность скрытой инфекции семян на Украине (Кобелева, 1977), в Краснодарском и Ставропольском краях (Иващенко, 1992; Иващенко и др., 2006) в 2-2,5 раза превышает явные проявления болезни. Такой тип семенной инфекции (с локализацией *F. verticillioides* преимущественно в плодовой оболочке и алейроновом слое) приводит к уменьшению сохранившихся к уборке растений на 24,2% в среднем. Однако, в зависимости от локализации гриба и степени колонизации тканей зерновки (в области зародыша, боковая часть или верхушки зерновки) всхожесть сни-

жается от 2,5 до 81% (Сотченко, 2004). Роль семенной инфекции в распространении болезней типа увядания кукурузы и сорго ранее рассматривалась в отечественной и зарубежной литературе (Бургвиц, 1936; Горленко, 1936; Stewart, 1887 и др.). В практике семеноводства наиболее важными являются передача патогенов от семени к растению и от растения к растению (Саломе, 1968). При этом наиболее опасны скрытые формы заражения, когда семена по своим внешним признакам мало отличаются от здоровых, но содержат инфекцию в области зародыша и в перикарпии. Так, известно (Raddy, Holbert 1924; Foley, 1962), что семена кукурузы часто содержат незначительное количество инфекции грибов *A. strictum* и *F. verticillioides*, которую очень трудно обнаружить методом проращивания.

На примере кукурузы, початки которой подвержены поражению многими факультативными патогенами показано (Ивашенко, Никоноренков, 1989), что даже при слабом развитии болезней 1-2 зерновки, как правило, удаляемые при сортировке скрытое заражение составляет 5-7 рядов зерен вокруг очага визуально различимого поражения с преимущественной локализацией инфекции в основании зерновки, обнаруживаемой лишь посредством биологического анализа.

Часто трудности учета инфицированности проростков связаны с тем, что заболевания проявляются позже времени учета энергии прорастания, принятого в семеноводстве (Хорошайлов, 1972). Убедительным подтверждением этому явились многочисленные очаги увядания интродуцированных из Румынии гибридов ГС 330, ГС 400, РПХ 1478 и их родительских линий в Одесской области в 1973 году. Анализ причин увядания растений показал, что *F. verticillioides* проникает из протравленных семян в мезокотиль и далее в корневую шейку, достигая 4-5 узла к 9 этапу органогенеза стебля. При этом семенная инфекция родительских линий Л 185, Л 184, Л 148, Л 47 составляла 44, 18, 7, 8% соответственно (Ивашенко, 1977). Способность этого гриба проникать из протравленных семян в корни, основания стеблей, проростков отмечалась и другими авторами (Зиноватный, 1964; Koehler, 1960; Salama, Mishricky, 1973; Buddenhagen, 1980).

Изучение влияния скрытой инфекции грибов на силу роста, всхожесть и последующее развитие самоопыленных линий ДВе 42 ТВ и F 2, интродуцированных, соответственно, из ГДР и Франции позволило выявить дифференциацию по степени задержки всходов и изреживанию: по отношению к линии F 2 патогенность проявили все виды (*F. verticillioides*, *F. graminearum*, *F. culmorum*), а к Две 42 ТВ – лишь к *F. verticillioides*. Практическая идентичность и умеренная зависимость полевой всхожести от лабораторной ($г = 0.635$ и $г = 0.629$, соответственно, для F 2 и Две 42 ТВ) объясняется снижением энергии прорастания и силы роста в полевых условиях под влиянием метаболитов патогенов. Большая устойчивость линии ДВе 42 ТВ к *F. graminearum* и *F. culmorum*, вероятно, генотипически обусловлена и определяется как лучшей холодостойкостью, так и предшествующей селекцией в

условиях ГДР, где указанные патогены преобладают, о чем ранее сообщали X. Smilyasovic , M . Draganic (1978). *A. strictum* не оказал существенного влияния на всхожесть и густоту стояния растений.

Принимая во внимание отрицательные или противоречивые результаты исследований (Reddy, Hobbart, 1924; Зиноватный, 1964) по установлению возможности системного пути проникновения грибов *F. verticillioides*, *A. kiliense* (от семени материнского до семени дочернего организма), а также ежегодное массовое повреждение стеблей, ножки початка, оберток и непосредственно зерновок початка кукурузным мотыльком, были проведены опыты, максимально копирующие природные ситуации. Для инокуляции были отобраны 2 контрастные линии: Кин 062 – имеющая обертки длиннее початков и хорошее их укрытие до полного созревания зерна; и 3057 –2 с короткими, рано разрыхляющимися обертками и не укрытой верхушкой початка (табл. 10).

Таблица 10. Влияние степени укрытия початков и способов заражения на проникновение возбудителей болезней в семена кукурузы

Анализируемые органы	<i>F. verticillioides</i>	<i>F. graminearum</i>		<i>F. culmorum</i>	
Название и характеристика линий	Способ заражения	<i>A. strictum</i>		<i>F. verticillioides</i>	
		Пораженность початков, %	Зараженность семян, %	Пораженность початков, %	Зараженность семян, %
Кин 062 (обертки длиннее початка)	В рыльце початка	54.5	66.0	100	63.6+
	В ножку початка	100	74.2	100	36.7
3057-2, (обертки короче початка)	В рыльце початка	0	0	0	0
	В ножку початка	50.0	45.0+	66.7	26.2+

(+) различия по способам заражения достоверны на 10% -ном уровне значимости

Инокуляция споровой суспензией грибов в ножку початка и рыльца позволила проследить проникновение инфекционного начала в формирующиеся зерновки. Ризоляция *F. verticillioides* из семян составила 26.2 – 63.6%, а *A. strictum* - 45 – 74% от общего числа зерен в пробе, что подтверждает возможность массового проникновения патогенов через многочисленные повреждения органов растений используемых нами для инокуляции. Отсутствие инфекции в зерновках верхней части початков линии 3057-2 и, напротив, сильное заражение семян линии Кин 062 свидетельствует о том, что под обертками последней создается естественная влажная камера с продолжи-

тельностью, достаточной для первичной колонизации грибами отмирающих рылец и дальнейшего проникновения в зерновки. Инокуляция ножки початка определяет более успешное проникновение инфекционного начала в зерновки нижней части початка. При этом семена, содержащие грибную инфекцию визуально неотличимы от здоровых.

Как показал опыт изучения влияния фузариозной и цефалоспориозной инфекции на жизнеспособность семян (Иващенко, 1977; Иващенко, Никоноренков, 1991), зараженные семена имели полевую всхожесть на 34-35% ниже здоровых, растения заметно отставали в темпах роста и развития, имели пониженную продуктивность.

Установленная данным исследованием важная роль аэрогенной инфекции почвенных патогенов (*F. verticillioides*, *A. strictum*) и возможность ее массового проникновения в семена кратчайшим путем в связи с повреждением растений кукурузным мотыльком, предполагает реальную возможность массового переноса возбудителей как в рамках обмена семенным селекционным материалом и при завозе гибридных семян в процессе районирования гибридов.

Использование маркированного штамма *F. moniliforme* для инокуляции семян (Munkvold et al., 1997) позволило выявить 10% початков, заразившихся системно, с семенной инфекцией от 0 до 8% в среднем. В опытах с инокуляцией листьев маркированным штаммом EA-2 гриба *F. moniliforme* и заселением гусеницами КМ подтверждена способность передачи вредителем инфекции и существенном увеличении (до 28-39%) явного ФП и скрытой зараженности семян.

Недостаточная эффективности многих конституциональных и индуцированных иммуногенетических барьеров, не ограничивающих проникновение кукурузного мотылька и хлопковой совки, а по каналам повреждений – фузариозной и иной инфекции, а также общность большей части видового состава возбудителей болезней фузариозной этиологии, позволили сформулировать представления о двух концепциях развития фузариозов кукурузы (Иващенко, 2012): 1) как автономных заболеваний (растение-хозяин – патоген, растение-хозяин – фитофаг); 2) как трехвидовых ассоциаций (растение-хозяин – фитофаг – патоген).

Полученные результаты расширяют наши представления о способах успешного проникновения в семена аэрогенной инфекции, кроме широко изучаемой почвенной.

Патогенный комплекс возбудителей ФП всегда представлен несколькими видами (Иващенко и др., 2000; Иващенко, Сотченко, 2002). Например, в предгорной зоне Ставропольского края он включает *F. verticillioides*, *F. oxysporum*, *F. subglutinans*, *F. proliferatum* (первичные колонизаторы), дополняемый в дальнейшем вторичными колонизаторами тканей (табл.11).

Хотя микобиота, паразитирующая на кукурузе относится к одному трофическому уровню, грибы рода *Fusarium* являются первичными колони-

заторами тканей зерновок, стержня и ножки початка, проникающими по ходам повреждений КМ и ХС вследствие открытия ворот инфекции или непосредственной контаминации тканей в процессе питания (Ивашенко, 1992; Ивашенко, Сотченко, 2002; Сотченко, Ивашенко, 2008). Первично их проникновение и при развитии СГ (Ивашенко, 1989).

Таблица 11. Распространенность возбудителей болезней початков кукурузы в предгорной зоне Ставропольского края (Пятигорск, ВНИИ кукурузы)

Годы	<i>Fusarium</i> <i>spp.</i>	<i>Fusarium</i> совместно с грибами других родов			Суммарная распространённость, %
		<i>Penicillium</i> <i>spp.</i>	<i>Aspergillus</i> <i>spp.</i>	<i>Rhizopus</i> <i>spp.</i>	
1998	62.1	12.6	0.1	3.1	77.9
1999	56.9	28.6	0	14.5	100
2000	53.5	31.4	0.1	6.8	91.8
2001	48.4	1.5	0.1	6.8	70.3
2002	55.2	15.6	0	12.6	83.4
2003	76.8	3.6	0	8.7	89.1
2004	44.5	0.5	0.1	0.4	45.5
2005	48.4	7.8	0.1	2.5	58.8
В среднем	55.7	12.7	0.06	7.7	77.8

Согласно данным таблицы, при высокой общей распространенности болезней (45.5-100%) ФП выявлен у 44.5-76.8% початков.

Теплая влажная осень 1999, 2000 и 2002 гг. способствовала также распространению грибов родов *Penicillium* (15.6-31.4%) и *Rhizopus* (12.6-14.5%), аспергиллез початков практически не встречался, как и нигроспороз. Проникновение грибов этих родов происходит позже, причем очаги поражения образуются поверх очагов *Fusarium*, что свидетельствует о сходном с фузариевыми грибами пути проникновения инфекции.

Данные литературы о развития болезней початков в связи с повреждением оберток и зерновок кукурузным мотыльком и хлопковой совкой, птицами (Чернецкая, 1932; Focke, Kuhnel, 1964 и др.), а также мнение об этом пути проникновения как единственно возможным (Ullstrup, 1956) или основном (Немлиенко, 1957) дополнены серией дальнейших исследований. Так, показана связь морфологии початков и численности цветочного трипса с развитием фузариоза початков, также установлено сходство путей проникновения грибов р. *Fusarium* и *A. flavus*, обнаруженных в зерновках, не имеющих визуальных симптомов поражения (Farrar, Davis, 1991). При заселении початков личинками трипса (*Frankliniella occidentalis* и *Frankliniella williamsi*) выявлена сильная положительная зависимость между распространением фузариоза початков и накоплением фумонизина B1 (Parsons, 2008).

В отличие от повторной инфекции необходимо отметить совместную колонизацию тканей стебля двумя возбудителями: в период всходы – цветение наиболее часто сожительство *F. moniliforme* с *F. graminearum* или *A. kiliense*; в период созревания – *F. moniliforme* с *F. graminearum* или с *M. phaseolina*; в процессе 3-недельного перестоя – наряду с вышеуказанными увеличивается встречаемость *F. moniliforme* с *A. alternata* или с *B. sorokiniana*. Важно отметить, что прогрессирующее к созреванию массовое заражение отмирающих тканей вторично и неспецифично (Иващенко, 1989).

По материалам многолетних испытаний семян кукурузы в СИММУТ (Warham et al., 1996), определена большая группа грибов, рассматриваемых в качестве вторичных колонизаторов (secondary invader) початков или стеблей кукурузы:

Acremoniella Sacco - на поверхности зараженных семян появляются белые полосы; гриб растет более активно в ассоциации с *A. tenuis*, *F. moniliforme* и *A. strictum*.

A. flavus; *A. niger* - вторичные колонизаторы, обуславливают потерю качества семян и всхожести при хранении от 15°C и выше.

Botrytis Pers. – рассматривается в качестве вторичного колонизатора стеблей кукурузы, но экономического значения не имеет.

Nigrospora Zimm. – совершенная стадия гриба *N. oryzae*. Гниль початков экономически более значима, чем стеблевая гниль. На поверхности зараженных семян появляются белые полосы, всхожесть семян снижается.

Penicillium Link - колонии *Penicillium* обычно сине-зеленого цвета, *Aspergillus* - преимущественно желто-коричневого; зараженные семена могут иметь белые полосы. Отмечается снижение всхожести и отмирание всходов, особенно у сахарной кукурузы.

Trichoderma Pers. – у пораженных початков на зерновках и между ними образуется шерстистый мицелий. *Trichoderma* часто формирует мицелий поверх мицелия других видов, например, *Bipolaris maydis*.

Verticillium Nees – имеет чаще вторичное проникновение, колонии схожи с *F. moniliforme* и *Acremonium* spp.

Phoma Westend. – часто отмечается как вторичный колонизатор; при продолжительном перестое растений в поле может проникать в стебель, вызывая развитие гнили.

Rhizopus Ehrenb. – вызывает гниль щитка и гибель зародыша, нередко с *F. verticillioides*, широко распространен на семенах, быстро растущий и требует мер предосторожности при анализе видового разнообразия. Может быть вредоносен при хранении семян, экономически весьма значим.

Epicoccum nigrum Link; *E. purpurascens* – как сапрофит и вторичный колонизатор. Семена при заражении приобретают красный цвет.

Отдельного рассмотрения требует цефалоспориоз – заболевание, приводящее к бесплодию початков и впервые описанное в литературе в начале XX века.

Программа работ и первые результаты изучения феномена бесплодия початков кукурузы не дали однозначного ответа на запросы фермеров Америки (Demaree, Howard, 1911). Вскоре (Reddy, Holbert, 1924) был установлен возбудитель заболевания – гриб *Cephalosporium acremonium* Corda и его связь с развитием бесплодия, получившего название цефалоспориоз (почернение сосудистых пучков – Black bundle; Blackening of vascular bundles). Сейчас возбудитель цефалоспориоза именуется *Sarocladium strictum* (W. Gams) Summerb., in Summerbell, Gueidan, Schroers, Hoog, Starink, Arocha Rosete, Guarro & Scott, Stud. Mycol. 68(1): 158 (2011). Синонимы: *Acremonium strictum* W. Gams, *Cephalosporium-artige* Schimmelpilze (Stuttgart): 42 (1971); *Cephalosporium acremonium* Corda, Icon. fung. (Prague) 3: 11 (1839).

Информация о цефалоспориозе кукурузы приведена в монографии Ф.Е. Немлиенко (1957), указавшего на невысокую встречаемость болезни на Кубани и юге УССР. Позже установлено, что *A. strictum* способен системно (от семени до семени) проникать из инфицированных семян сорго в семена нового урожая при посеве в автоклавированную почву. На пораженных растениях образуются мелкие, морщинистые, легковесные, с пониженной силой роста и всхожестью семена (Bandyopadhyay et al., 1987).

Естественное проникновение аэрогенной инфекции *A. strictum* и *F. verticillioides* через рыльца происходит успешнее у образцов с длинными обертками початка (66.0, 63.6%) соответственно, а при инокуляции в ножку початка линий Кин 062 и 3057-2 – успешнее проникал *A. strictum* (74.2 и 45.0%), чем *F. verticillioides* (37.6 и 26.2%) соответственно (Иващенко, 1992). Как показал опыт изучения влияния фузариозной и цефалоспориозной инфекции на жизнеспособность семян (Иващенко, Никоноренков, 1991), искусственно зараженные семена имели полевую всхожесть на 34-35% ниже здоровых, растения заметно отставали в росте и развитии.

Весьма показательны результаты изучения латентной семенной инфекции в Буркина Фасо; при использовании естественно зараженных семян *F. moniliforme* от 38 до 99% и *A. strictum* (2 - 96%) их возбудители проникали в проростки всех 22 образцов кукурузы с частотой 23- 64% и 10 - 72% соответственно (Somda et al., 2008). Столь высокая естественная распространенность латентной семенной инфекции обусловлена, по-видимому, повреждаемостью початков кукурузы в Буркина Фасо *O. nubilalis* и *Diabrotica virgifera virgifera*.

Таким образом, наибольшие возможности для массового проникновения в семена кукурузы грибов *F. verticillioides*, *A. strictum* реализуются в зонах высокой вредоносности кукурузного мотылька и отсутствии надлежащих методов подавления его численности. Семена, инфицированные *F. verticillioides* имеют пониженную лабораторную и полевую всхожесть и приводят к значительному изреживанию посевов, особенно при понижении температуры почвы в послепосевной период.

Травмирование семян. Биотические факторы как динамичная составляющая структуры агробиоценозов тесно связаны с экологией прорастания семян, развития растений и нового семени. Воздействие микобиоты отражается не только на всхожести; на отрицательное её влияние растения реагируют снижением темпов роста и образования очередных органов, нарушением соотношения надземных органов и корней, уменьшением их массы и ослаблением корневой системы (Сечняк и др., 1981). Видимые и скрытые (семенная инфекция, интоксикация) патологии семян и выросших из них растений с отклонениями от нормы увеличивают резерв матрикальной и экологической разнокачественности семян. Очень ёмко охарактеризовал великое предназначение семени Н.Н.Кулешов (1963): «Его зародышу предстоит пронести зачаток нового растения через случайности времени и пространства до того момента и места, где волей человека новое растение будет расти, цвести и плодоносить». В какой степени будут сохранены сформировавшиеся на материнском растении природные свойства семян в период уборки и последующих операций, будут зависеть их посевные и урожайные качества.

Известно (Строна, 1966), что травмированность семян кукурузы достигает 90–95%, а среднее снижение урожая кукурузы из таких семян составляет 20–23% (Шевченко Строна, 1966). Если при ручном обмолоте початков и воздушной сушке трещиноватость эндосперма зерна составляет 8...10%, то при тепловой сушке и механическом обмолоте – 65...83% (Виндижева, 1999). О необходимости совершенствования конструкции кукурузомолотилок в целях снижения повреждения зерна при обмолоте говорил Л.А. Трисвятский (1985), рассматривая проникновение эпифитной и почвенной микрофлоры к внутренним тканям семени через места механических повреждений как основную причину снижения их полевой всхожести.

Агрии с этим вынужденно мирятся как с неизбежностью, обусловленной конструктивным несовершенством техники для уборки, сушки, обмолота, калибровки и протравливания.

Характеризуя современное состояние проблемы травмирования семян Л.В. Фадеев (2012) отмечает: «общепринятая технология оценки кондиционности посевного материала по лабораторным показателям не выявляет в полной мере вреда, который наносит травмированность. Семена кукурузы в результате травмирования полевую всхожесть, в сравнении с лабораторной, снижали до 38%. Из всего травмированного материала примерно 92–96% составляют скрытые, трудно различимые микротравмы, и только 5–6% макротравмы. Но даже если пойти на затраты и выявить микротравмированные семена (рентгенография и т.п.), то не допустить их до посева не получится по двум причинам: первая – нет оборудования для отделения микротравмированных семян, и вторая – сеять-то будет нечего. В рамках сегодняшнего понимания проблемы Л.В. Фадеев (2012) видит только два пути: первый – сократить цепочку операций воздействия на зерно, и второй – оставшиеся операции должны быть щадящими (минимально травмирующими), для чего

производится и эксплуатируется комплекс машин, позволяющих «сложившееся процентное соотношение травмированных и целых семян 80/20 обратить в пользу целых 20/80».

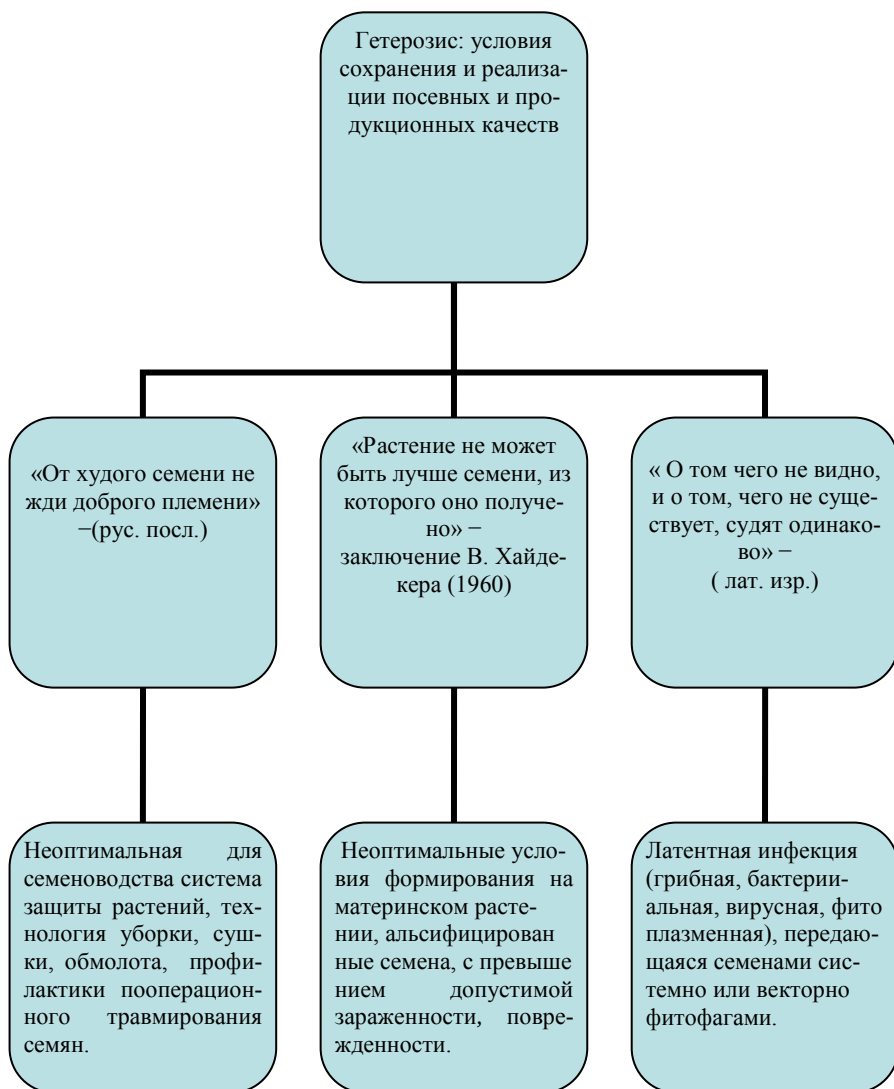


Рисунок 1. Нормативно-оценочные категории, отражающие причинность недостижимого уровня гетерозиса по продуктивности у гибридов кукурузы

Разделяя в целом точку зрения Л.В. Фадеева на проблему оценки кондиционности посевного материала и пути её решения, следует отметить два обстоятельства: некондиционность, обусловленная микобиотой, формируется ещё в период формирования семян на материнском растении и её негативное влияние доказано фитоэкспертизой не травмированных семян (после «ласковой» ручной уборки); пневмовибростол уменьшает разнокачественность растений, отделяет лёгкие фракции (пораженные, поврежденные), но не семена со скрытой зараженностью (не отличимые по внешним признакам и массе от здоровых). Разделяя сожаления автора по поводу отсутствия на семенных заводах специальных лабораторий для выявления внутренних трещин, и микротравм зародыша, как и лабораторий фитоэкспертизы семян, выявляющих как субэпидермальные, так и эндокарпические (скрытые=латентные) инфекции, надо полагать, что кадровое и технологическое оснащение таких лабораторий позволит дифференцировать гибриды, их семенные партии, и примененные технологии по критериям соответствия норме, требуемой для наибольшей реализации гетерозиса.

Бесспорно одно – получение здорового семени это процесс сведения к нулю зараженности и травмированности, совместное негативное влияние которых суммируется ещё до посева, а протравливание лишь консервирует оставшийся продукционный потенциал генотипа.

Жизненные циклы многих распространенных возбудителей достаточно полно описаны и служат основой для разработки профилактических и защитных мероприятий. Так, жизненный цикл *F. graminearum* (в описании J.C.Sutton, 1982) схож с таковым у *F. verticillioides*; оба гриба имеют телеоморфную стадию, а *F. graminearum* – и хламидоспоры. Длительность жизненных циклов указанных патогенов приводится в литературе с учетом периода покоя – перезимовки возбудителя в почве на (в) растительных остатках.

Векторная роль кукурузного мотылька, хлопковой совки и других фитофагов и общность видового состава возбудителей ФП и фузариозной стеблевой гнили предполагают дальнейший анализ взаимосвязей, рассмотрение жизненного цикла возбудителей и формирования потоков инфекции в трехвидовых ассоциациях в соответствии с изложенной нами концепцией развития фузариозов кукурузы (Иващенко, 2012). Рассмотрим жизненный цикл *F. verticillioides* и *F. graminearum* в системе кукуруза – фитофаг – патоген (рис.2).

Как видно из представленной схемы, пул аэрогенной фузариозной инфекции формируется первоначально за счет ранневесенних выбросов первичного инокулюма (аскоспоры *G. zeae*, *G. moniliformis*, *G. avenacea*, *M. nivalis* и др.) с поверхностных прошлогодних растительных остатков, дополняемого в дальнейшем конидиальным спороношением фузариевых грибов (Иващенко и др., 2004).

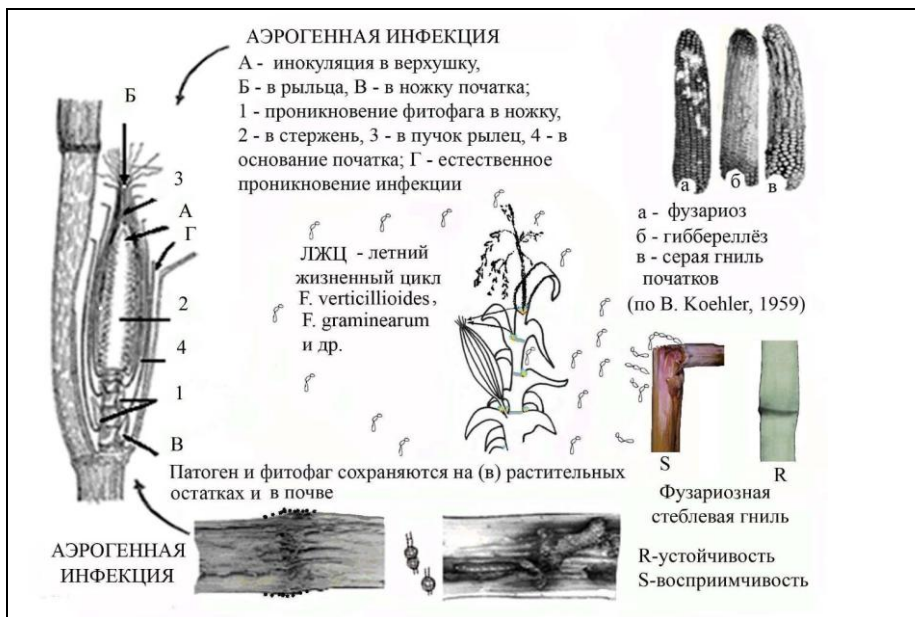


Рисунок 2. Формирование и перенос инфекции летнего жизненного цикла у *F. verticillioides* и *F. graminearum* в системе кукуруза –фитофаг – патоген

Исследованиями процесса колонизации кукурузы возбудителями стеблевых гнилей (Иващенко, 1992) установлено, что в период репродуктивного развития (этап IX-XII органогенеза) на фон системной инфекции (первичной) накладывается вторичная – массовое проникновение в узлы стеблей аэрогенной инфекции *Fusarium* и представителей других родов, выросших на скоплении отмерших пыльцевых зерен в зоне лигулы листа. Это конидиальное спороношение, распространяемое фитофагами и воздушно-капельным путем (так называемый летне-осенний жизненный цикл грибов – ЛЖЦ). Меньшая продолжительность функционирования этой трофической ниши, но обширная субстратная ёмкость для развития фузариевых грибов в ЛЖЦ, сопряженная с ростом численности и вредоносности кукурузного мотылька, хлопковой совки и других фитофагов, создают реальные предпосылки для реализации векторного переноса инфекции, что подтверждено экспериментально (Иващенко, Никоноренков, 1991; Farrar et al., 1991; Munkvold et al., 1997; Sobek, Munkvold, 1999 и др.). В условиях развития весенне-летних засух ранне-весенний запас первичной инфекции *G. zeae* и *G. fujikuroi* остается нереализованным, а пополнение пула аэрогенной инфекции осуществляется за счет выживания грибов на пыльцевом субстрате при одновременном их проникновении в узлы стеблей (локально-протяженный тип колонизации) и развитии стеблевых гнилей. В этот период отмечается весь

ма значительный перенос инфекции с полей убираемых озимых культур, особенно соседствующих с кукурузой (Иващенко и др., 2004). Согласно данным J.J. Ooka, T. Kommedahl (1977) дождевая капля собирает в поле от 4 до 40 конидий *F. moniliforme*, а на поверхности 20 см² листа кукурузы их от 50 до 3200 шт.

Важно отметить, что на устойчивых к стеблевым гнилям гибридах формирование на пыльце инфекционного начала начинается, как правило, после наступления уборочной спелости зерна, а у группы среднепоздних и позднеспелых (созревающих при зеленом стебле и листьях «ремонтантных» «green-style») гибридов – практически не наблюдается. То есть летний жизненный цикл возбудителей формируется преимущественно на раннеспелых неустойчивых к СГ линиях и гибридах и обусловлен возможностью контактного и трофического путей переноса фитофагами осевших на листьях пропагул фузариевых грибов.

Стеблевые гнили. Протравливание семян, защищая проросток от почвенной инфекции (и преимущественно субэпидермальной), недостаточно эффективно в отношении эндокарпической и эмбриональной скрытой семенной инфекции. Ранее отмечалось наличие семенной инфекции *F. verticillioides* в пределах 7-48% у протравленных семян, из которых гриб проникает в мезокотиль и далее — в корневую шейку, достигая 4-5-го узла к IX этапу органогенеза стебля. Даже при удалении явно пораженных зерен, в семенной партии остается “резерв” инфицированных семян, в 2.5 раза превышающий количество выбракованных. Из таких всхожих семян формируются растения с наиболее ранним и сильным проявлением стеблевых гнилей (Иващенко, 1976). Способность *F. verticillioides* – основного возбудителя фузариоза семян, проникать из протравленных семян в корни и основания проростков и стеблей отмечалась и другими авторами (Salama, Mishricky, 1973; Thomas, Buddenhagen, 1980). Это связано, надо полагать, с преимущественной локализацией мицелия гриба во внутренних слоях перикарпия и неспособностью ряда фунгицидов проникать через плодовую оболочку (Russel, Berjak, 1978). Динамика проникновения возбудителей в растения и колонизация тканей и органов приведены в табл.12.

Согласно результатам изучения (Иващенко, 1989), при колонизации растений кукурузы можно выделить 3 этапа: первый этап (II – IV этап органогенеза стеблей, начало паразитических взаимоотношений) начинается с появлением всходов, когда почвенная инфекция проникает в первичные корни, а семенная в мезокотиль и далее в корневую шейку. Процесс образования вторичных корней сопряжен с дополнительным проникновением грибов через разрывы перидермы и непосредственно из пораженных вторичных корней. На втором этапе (V- IX этап органогенеза) в период наиболее интенсивных ростообразовательных процессов раздвижения зачаточных узлов стебля происходит быстрая системная колонизация, сходная для устойчивых и восприимчивых линий. От выдвигания метелок и до полной спелости зер-

на (3-й этап) объем продолжающейся системной колонизации дополняется проникновением в узлы стеблей аэрогенной инфекции. То есть, наряду с системным (семя – мезокотиль – корневая шейка) широко распространен локально-протяженный тип проникновения гриба – через надземные узлы стебля и опорные корни; он связан с отмиранием воздушных корней и листьев нижнего яруса. При этом *F. verticillioides* выделяется преимущественно из узлов (Foley, 1962; Иващенко, 1970).

Таблица 12. Динамика колонизации кукурузы возбудителями стеблевых гнилей, %

Анализируемые органы	<i>F. verticillioides</i>	<i>F.graminearum</i>	<i>F. culmorum</i>
II – IV этап органогенеза			
Первичные корни	53.5	30.1	0
Вторичные корни	53.7	14.7	0
Мезокотиль	56.0	18.0	0
Корневая шейка	59.0	11.0	0
1-й узел	15.1	0	0
IX этап органогенеза			
Корневая шейка	55.0	2.2	0
1-й узел	31.4	1.8	0
2-й узел	16.3	1.6	0
3-й узел	8.7	3.3	0
XII этап органогенеза			
Корневая шейка	59.0	9.3	0
1-й узел	46	8.9	0.5
2-й узел	42.7	6.1	0.2
3-й узел	41.0	10	0.8

Таким образом, колонизация стеблей кукурузы возбудителями стеблевых гнилей осуществляется двумя вполне различными и поддающимися количественному учету путями: системно – по сосудисто-проводящей системе и локально – через узлы. Первым путем проникает семенная и почвенная инфекция в период до завершения роста стебля. Вторым – аэрогенная, преимущественно после завершения роста стебля. К такому же заключению о системной колонизации кукурузы грибом *F. verticillioides* во все стадии роста пришли и другие авторы (Murillo-Williams, 2008; Wu Lei et al., 2011). Сообщается также (Munkvold et al., 1997a) о проникновении инфекции от семени до семени, но частота была невысокой (0.8%) и статистически не подтвержденной. Описана и бессимптомная эндофитная колонизация кукурузы *F. verticillioides* (Bacon, Hinton, 1996), при которой гифы гриба распространяются по межклетникам, не проникая в клетки. Отсутствие симптомов у зараженных растений может представлять серьезную опасность, поскольку гриб способен накапливать токсины в зерновках початка, не имеющего визуальных признаков болезни.

Районами распространения стеблевых гнилей в бывшем СССР являются Краснодарский и Ставропольский края, ЦЧО, Приморский край. Они

стали вызывать наиболее значительные потери урожая во многих зонах возделывания кукурузы на зерно. Особенно острой проблема устойчивости к ним стала в селекции раннеспелых и среднеранних гибридов кукурузы. Обширные эпифитотии фузариозной и угольной гнилей отмечены в 1969 и 1971 гг. на юге Украины (Ивашенко, 1992). Распространенность стеблевых гнилей в среднем на порядок выше, чем головневых грибов, и варьирует, в зависимости от года, в пределах 3.8- 43.3% в Одесской области, 2.9 - 31.9 – в Черкасской и 9.6-64.5% – в Краснодарском крае (рис. 7).

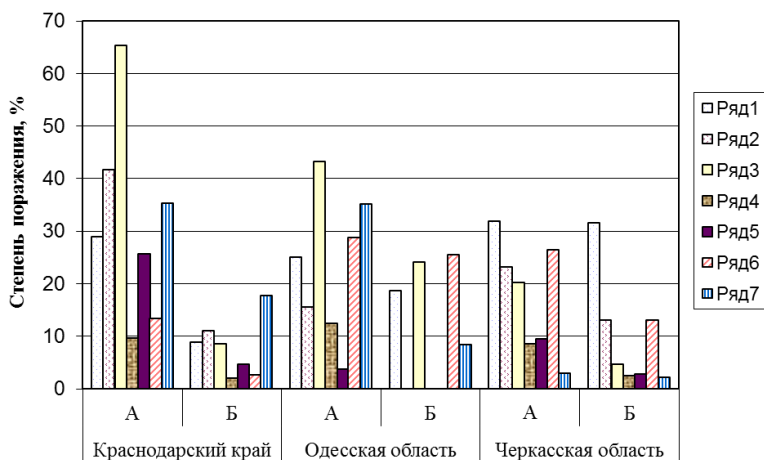


Рисунок 7. Распространенность стеблевых гнилей в основных сортоиспытаниях кукурузы учреждений ТОС "Север" и Юго-Западного селекцентра (1976-1982 гг.); А – пораженность, Б – ломкость стеблей (1984-1990 гг., ряды - годы соответственно).

Изучение ареалов показало, что значимость болезней значительно возросла в южных зонах кукурузосаения, тогда как пораженность пузырчатой головней осталась на прежнем уровне и составила в 1967–1968 гг. 0.3–2.5% против 2.0–11.6% в 1963–1964 гг.

Пораженность стеблевыми гнилями в этот период, наоборот, возросла с 1-3 до 5.3–9.6%. Распространенность болезни в годы благоприятные для ее развития достигала 30% и более (Грисенко, 1969). В эпифитотию стеблевых гнилей на юге Украины (1971 г.) пораженность районированных гибридов Од 27 МВ, ВИР 42 МВ, Од 50 М составила 95.6; 86.4 и 76.5%, а ломкость стеблей – 17.5, 7.2 и 4.7% соответственно (Ивашенко, 1972). Стеблевые гнили стали проявляться в лесостепной, степной и Закарпатской части Украины, в Молдавии, Белоруссии, ЦЧО, Краснодарском крае, Грузии.

Спустя четверть века после опубликования монографической сводки по стеблевым гнилям (Christensen, Wilcoxson, 1966) ареал болезней значительно расширился. Увеличилось разнообразие возбудителей гнилей: гельминтоспориозной – *B. zeicola*, *B. setariae*, (Боровская, Матичук, 1988); гельминтоспориозной и ризоктониозной – *B. maydis*, *R. solani* (Иващенко, 1991), антракнозной (Навроцкая и др., 1995).

При значительном разнообразии возбудителей, *F. graminearum* продолжает оставаться основным патогеном второй половины XX века в США, совместно с *F. verticillioides* – в государствах южной Африки, а с *F. culmorum* – центральной и северной Европы (Hooker, White, 1976). В сравнении с *F. graminearum*, *F. verticillioides* имеет значительно больший ареал и распространен во всех странах, возделывающих кукурузу. Обширен его ареал и в странах СНГ – от Ташкентской области до Киевской (Иващенко, 1991), и от Закарпатской до Днепропетровской (Грисенко, 1966; Инглик, 1979); в ЦЧО России доминирующее положение занимает более холодостойкий вид *F. culmorum*, а на северо-западе РФ в основания стеблей проникают *F. culmorum* и *F. avenaceum* (Иващенко 1991).

Как показал анализ встречаемости возбудителей стеблевых гнилей в СССР, несмотря на сезонные различия *F. verticillioides* доминировал в эпифитотии 1969 и 1971 гг., в период слабого развития болезней (1977 – 1980 гг.), а также в годы умеренных эпифитотий (1981, 1982 гг.). В сравнительно холодных условиях возрастала численность *F. graminearum* и *F. culmorum*, а в жарких, с засушливым августом и сентябрем – *M. phaseolina* (Иващенко 1992).

Одной из важных проблем экологической селекции является повышение адаптационных возможностей гибридов, способных формировать максимальный урожай при минимальных его потерях от вредных организмов. При этом продвижение кукурузы в новые регионы предполагает знание зональных комплексов патогенов, их вредоносности в настоящем и возможных потерь при прогнозируемом повышении температуры в обозримом будущем. Рекогносцировочное изучение, проведенные в 1984 г. на трех районированных гибридах (Премьер 170 ТВ, Коллективный 210 ТВ, Днепровский 247 МВ) показали значительные различия в видовом составе почвенных микромицетов в восьми эколого-географических зонах (табл. 13).

Как видно из представленных данных, в 1984 году выявлено 5 типов гнилей: фузариозная, встречается в каждой зоне, угольная – только в Краснодарском крае и Черкасской области, гиббереллезная – в Краснодарском крае, Украине, Белгородской и Куйбышевской областях, цефалоспориозная – в Омской, Московской и Ленинградской, гельминтоспориозная – в Куйбышевской и Омской областях.

Наиболее широко представлена фузариозная стеблевая гниль (4 вида), однако, в зависимости от зоны, доминируют разные виды: в Краснодарском крае и лесостепной зоне Украины – *F. verticillioides*; в Киевской, Московской

и Куйбышевской – *F. culmorum*; В Ленинградской, Белгородской и Омской – соответственно – *F. avenaceum*, *F. graminearum*, *F. solani*. При этом в Московской, Ленинградской и Омской областях имели место лишь скрытые формы инфекции, а в остальных зонах – типичное развитие гнилей с четкими, визу- ально отличимыми проявлениями симптомов болезней.

Таблица 13. Основные типы стеблевых гнилей у скороспелых гибридов кукурузы в зонах деятельности учреждений-соисполнителей ТОС «Север» (1984 г.)

Область, край	Основные типы гнилей	Видовой состав грибов
Краснодарский край	Фузариозная Гиббереллезная	<i>F. verticillioides</i> ++ <i>F. graminearum</i>
Черкасская область	Фузариозная Угольная	<i>F. verticillioides</i> ++ <i>M. phaseolina</i> .
Киевская область	Фузариозная Гиббереллезная	<i>F. culmorum</i> ++ <i>F. verticillioides</i> <i>F. graminearum</i>
Белгородская область	Гиббереллезная Фузариозная	<i>F. graminearum</i> ++ <i>F. verticillioides</i> <i>F. culmorum</i>
Московская область	Фузариозная Цефалоспориозная	<i>F. culmorum</i> + <i>A. strictum</i>
Ленинградская область	Фузариозная Цефалоспориозная	<i>F. avenaceum</i> + <i>A. strictum</i>
Куйбышевская область	Фузариозная Гиббереллезная Гельминтоспориозная	<i>F. culmorum</i> ++ <i>F. graminearum</i> <i>D. sorokiniana</i>
Омская область	Фузариозная Цефалоспориозная Гельминтоспориозная	<i>F. solani</i> ++ <i>A. strictum</i> ++ <i>D. sorokiniana</i>

+) скрытые формы инфекции, ++) доминирующие виды.

Изучение в 1983 году причин краснухи листьев созревающей кукурузы в Ташкентской области позволило выявить 3 типа гнилей: фузариозную (*F. verticillioides*), угольную (*M. phaseolina*) и гельминтоспориозно-цефалоспориозную (*D. rostrata* совместно с *A. strictum*).

В Закарпатской области в условиях засушливого лета 1987 г. зарегистрировано 4 типа гнилей: фузариозная *F. verticillioides*, гиббереллезная (*F. graminarum*) и в небольшом количестве угольная и антракнозная, (*C. graminicola*) , поражающая стебли и листья кукурузы. Особо следует отметить гельминтоспориозную гниль стеблей в Краснодарском крае (*B. maydis*, раса Т), которая в 1989 г. имела существенно меньшую вредоносность, чем

другие типы гнилей. Однако, это дополнительный источник длительно сохраняющейся первичной инфекции, обусловившей наряду с пораженными листьями и початками начало развития обширной эпифитотии в Краснодарском и Ставропольском краях, Ростовской области, Кабардино-Балкарии и Северной Осетии.

Возбудители стеблевых гнилей в представлении наибольшим разнообразием (20 видов, 11 типов), но преобладающими являются фузариозная, гиббереллезная и угольная, как, например, в северо-восточной зоне Краснодарского края (табл.14).

Таблица 14. Основные типы стеблевых гнилей кукурузы и их распространенность в северо-восточной зоне Краснодарского края, %

1984г.	1985 г.	1986 г.	1987 г.	1988 г.	19989 г.	1990 г.	1991 г.
Фузариозная*							
56.9	72.6	70.8	66.0	40.9	74.6	65.0	91.6
Гиббереллезная**							
35.1	7.0	6.6	26.7	38.0	8.2	24.0	8.2
Угольная***							
5.8	9.8	10.0	0	3.7	1.4	3.8	0.2

Возбудители гнилей: (*) – *F. verticilloides*, (**) – *F. graminearum*, (***) – *M. phaseolina*

Установлено, что доминирующим в патогенном комплексе является *F. verticilloides*, причем ежегодное превалирование этого вида в составе возбудителей стеблевых гнилей отмечается на юге и лесостепи Украины (8-летний цикл изучения), а также в Краснодарском крае и Ставропольском краях (5-летний цикл) (Иващенко, 1992, 2007 соответственно).

Связь развития ФП и СГ с повреждением початков вредителями отмечали многие исследователи (Чернецкая, 1932; Christensen, Schneider, 1950; Koehler, 1959; Рюмина, 1970; Гешеле, Иващенко, 1973). Позже (Иващенко, 1992) связь поврежденности КМ с развитием указанных болезней была подтверждена в разных экологических зонах возделывания кукурузы. Показано также, что при значительной поврежденности початков хлопковой совкой распространенность фузариоза початков в Чечено - Ингушской АССР достигала 76.6% (Дьяченко и др., 1989). Актуальность проблемы в Ставропольском крае резко возросла в засушливые годы (1998-2000) в связи со значительным увеличением численности хлопковой совки и массовым повреждением ею початков гибридов независимо от их географического происхождения: раннеспелых – на 92%, среднеспелых – 81, позднеспелых – на 61. 4%. В 2001 году поврежденность початков в среднем составила 81.8%, при размахе значений от 60.2 до 91.1%. При этом распространенность фузариоза початков в эти годы составила в среднем 50.1- 69.4, достигая у ряда гибридов 60.5 – 93.3% (Иващенко, Сотчен-ко, 2002).

Согласно данным литературы (Young, Miller, 1985) при искусственном заражении початков *F. graminearum* токсины накапливаются в обертках и стебле (над и под початком); их содержание зависит от вида токсина. По мере удаления от початка концентрация DON и ZEN снижалась. Анализ распределения токсинов в растении вследствие развития стеблевых гнилей показал, что их накопление в стеблях увеличивается с увеличением продолжительности перестоя на корню, но токсины не проникают в зерна початков, которые загрязняются фузариотоксинами при развитии болезней початков, то есть независимо от пораженности стеблей (Lew et al., 1997). Установлено, что образование фумонизинов в коммерческих гибридах зависит от зоны выращивания (различия существенны как по уровню накопления, так и перечню микотоксинов) и не зависит от фона удобрений (Ramirez et al., 1997). В случае совместной колонизации початков *F. verticillioides* и *A. flavus*, уровень содержания фумонизинов возрастал к поздним срокам уборки, причем при поздних сроках отмечается встречаемость и афлатоксинов (Torres et al., 1997). В этой связи важно отметить, что первичное заражение зерновки кукурузы грибом *F. verticillioides* служит сдерживающим фактором для последующей колонизации другими видами (Wicklow, 1990). Согласно другим данным (Domijan et al., 2005) оценка содержания фумонизинов В1 и В2, зеараленона и охратоксина А в зерне кукурузы на территории Хорватии выявила 100% встречаемость в образцах одного токсина, 55% – двух, 37% – трех. В последнем случае речь идет о совместной колонизации разными видами грибов, что отмечалось нами в Ставропольском крае (Ивашенко, Сотченко, 2002); после образования фузариозных очагов, в качестве вторичных паразитов отмечалась, как правило, поверхностная колонизация грибами родов *Aspergillus*, *Penicillium*, *Rhizopus* с частотой 0.7-20.4%.

Особенности развития *G.zae* в сапротрофной стадии жизненного цикла

Возбудители фузариозов сохраняются в почве, растительных остатках и семенах, но распространенность корневых и стеблевых гнилей обусловлена тремя источниками инфекции, фузариоза всходов – преимущественно семенной инфекцией, а фузариоза початков – аэрогенной (с растительных остатков и вегетирующих культур севооборота).

Сообщения о нарастании корневых и стеблевых гнилей, фузариоза колоса пшеницы и початков кукурузы при выращивании их в бессменной культуре или в севообороте с короткой ротацией периодически появляются в отечественной литературе уже более 70 лет (Тупеневич, 1936; Горленко, 1951; Ивашенко, 1960; Попухой и др., 1973; Бочкарева, 1978; Ивашенко и др., 2004). Роль пшенично-кукурузных севооборотов, где проблема фузариоза имела особую остроту, рассматривали и зарубежные исследователи (Стекмен, Харпар, 1959; Hulea, 1959; Zadoks, Schein, 1979; Windels, 1984).

Из более чем полутора десятков типов стеблевых гнилей поражающих кукурузу, наибольшую значимость имеет гиббереллезная, возбудитель которой (*F. graminearum*) продолжает оставаться основным, наиболее стабильным патогеном второй половины XX века в США (Hooker, White, 1976). Наряду с конидиальной, поддержанию необходимого резерва генетической изменчивости экологических популяций этого вида способствует и сумчатая стадия (*G. zeae*), образование которой отмечали многие отечественные исследователи: в Уссурийском крае (Ворнин, 1890), на Украине (Немлиенко, 1957), в Северной Осетии (Иванченко, 1960), а также зарубежные ученые (Dickson, James, 1927; Radulecu, 1946; Simmons, 1964; Purss, 1969).

Возможность значительного накопления инфекционного начала на пораженных стеблях кукурузы и других культур показана нами на примере эпифитотийно опасной по фузариозу зоне Северного Кавказа (Ивашенко, Назаровская, 1990).

Показано, что все 5 культур способны накапливать на растительных остатках плодоношения *G. zeae*: озимые (пшеница, ячмень, рожь) – с лета, яровые (кукуруза и сорго) – с осени.

Способность возбудителей фузариоза початков и колоса развиваться на послеуборочных остатках, формировать некоторыми из них сумчатую стадию, и сохранять жизнеспособность до следующего года, позволяет им в весенний период быстро переходить к активному росту и развитию, благодаря предшествующей колонизации тканей органического субстрата. Этот период в жизненном цикле возбудителей фузариоза изучено крайне недостаточно, но чрезвычайно важен для анализа предэпифитотийной ситуации. Так, в следующем после эпифитотии фузариоза колоса (1989 г.) году, было проведено сравнительное изучение влияния микроклимата, образуемого культурой сплошного сева (пшеницей) и широкорядной (кукуруза), на процесс образования *G. zeae* по общему для культур предшественнику – кукурузе на зерно (табл. 15).

Согласно данным табл. 15, различия по количеству сформировавшихся плодоношений в посевах озимой пшеницы и кукурузы достоверны, что объясняется структурой растительного покрова озимой пшеницы, обуславливающей более высокую влажность (в среднем – на 12%) под пологом и более раннее формирование *G. zeae*. С учетом лучшего соответствия условий для формирования сумчатого спороношения в загущенном посеве пшеницы становится понятным и большее число очагов инфекции на га или м²; в 5.7 раза в период формирования зерновки, в 3.7 и 2.2 раза – в начале и середине молочной спелости соответственно.

Время образования *G. zeae* связано как с устойчивостью, так и скороспелостью кукурузы. На раннеспелых и восприимчивых гибридах образование перитециев начинается в сентябре—начале октября, а при очень раннем эпифитотийном развитии стеблевых гнилей — в конце августа. Но чаще все-

го образование в перитециях зрелых аскоспор отмечается на стеблях кукурузы и сорго в октябре.

Таблица 15. Встречаемость плодоношений *G. zeae* в посевах* озимой пшеницы и кукурузы при поверхностной обработке почвы (Краснодарский край, 1989 г.)

Фаза развития растений		Стеблей кукурузы с плодоношением <i>G. zeae</i> :			
		%		(тыс/га)	
Озимой пшеницы	Кукурузы	пшеница по кукурузе	кукуруза по кукурузе	пшеница по кукурузе	кукуруза по кукурузе
Сформирована 1/3 – 1/2 зерновки	5-7 листьев	42.4	16.3	17.8	3.1
Начало молочной спелости	8-10 листьев	54.4	24.2	25.5	6.6
Молочная спелость	10-12 листьев	42.0	26.6	17.4	7.9
Молочно-восковая спелость	12-14 листьев	47.6	26.6	31.5	2.7
НСР. 05		5.9	5.9		

* обе культуры размещены в пределах одного поля на равных площадях

В отечественной и зарубежной литературе стебли кукурузы описаны только как субстрат для колонизации грибом, т.е. без связи с проблемой устойчивости к стеблевым гнилям. Так, у устойчивого к гиббереллезной гнили гибрида Пионер 3978 частота встречаемости стеблей с плодоношениями *G. zeae* в 12 раз ниже, чем у восприимчивого - Буковинского 3 (Ивашенко, 1992). Прямая зависимость образования сумчатой стадии гриба от уровня поражаемости болезнью ($r = 0.977$) выражается уравнением регрессии: $Y = 0.516X - 1.42$, т. е. на каждые 10% прироста болезни частота встречаемости перитециев *G. zeae* увеличивается на 5.2%. При этом, если у устойчивых гибридов стебли представляют собой лишь субстрат для летне-осенней колонизации, то у восприимчивых они нередко имеют к периоду уборки урожая хорошо сформированное сумчатое спороношение.

Таким образом, проведенный нами в Краснодарском крае и других регионах России цикл исследований показал, что процесс образования в природе сумчатой стадии гриба динамичен: в зависимости от условий среды и растения – хозяина, формирование *G. zeae* начинается в осенний (реже – летний) период, возобновляется в весенний период и, при наступлении продолжительных увлажнений, может продолжаться в начале лета следующего года.

В последние годы круг растений– накопителей *G. zeae* увеличился: в 1989 г. перитеции *G. zeae* впервые для России были обнаружены на перези-

мовавших стеблях сорго, в 1993 г. – на курином просе — сорняке, распространенном в посевах широкорядных культур во многих регионах страны (Иващенко, Назаровская, 1990; 1998).

Структура микоценозов кукурузы

Согласно собственным экспериментальным данным и литературы, трофически связаны с кукурузой в России и СНГ 83 вида грибов (табл.16). Они относятся к различным таксономическим группам, причем больше всего их паразитирует на початках (34 вида) и листьях (33 вида); лишь 20 – на стеблях. Наиболее широкую органотропную специализацию имеют *U. maydis*, *B. maydis*, *B. sorokiniana* и *B. zeicola*, поражающие листья, стебли и початки растений.

Таблица 16. Структура микоценозов листьев, стеблей и початков кукурузы.

Таксон	Листья	Стебли	Початки
Oomycetes			
<i>Perenosclerospora maydis</i> (Racib.) C.G.Shaw.	E*		
<i>Sclerospora graminicola</i> (Sacc.) J. Schroet.	E*		
<i>S. macrospora</i> (Sacc.) Thirumalachar et.al.	A*		
Chitridiomycota			
<i>Physoderma maydis</i> (Miyabe) Miyabe		E*	
Zygomycota			
<i>Mucor mucedo</i> P.Mich. ex Saint-Amans			E*, A
<i>Rhizopus stolonifer</i> (Ehrenb.: Fr.) Vuill.			E*, A
Ascomycota			
<i>Botryosphaeria zeae</i> (G.L.Stout)Arx & E. Muller	E		
<i>Mycosphaerella zeae</i> (Sacc.) Woronich.	E, A		
<i>Mycosphaerella maydis</i> Pass.	E*		E*
<i>Pleospora herbarum</i> Robenh.	E*	E*	
<i>Pleospora infectoria</i> Fuskel.		E*	
<i>Sclerotinia sclerotiorum</i> (Lib.) De Bary		E*	E*
Basidiomycota: Teliomycetes			
<i>Puccinia sorghi</i> Schwein.	E*, A		
Ustomycetes			
<i>Ustilago maydis</i> (D.C.) Corda	E,* A	E*, A	E*, A
<i>Ustilaginoidea virens</i> (Cooke) Takah.			
<i>Sporisorium reilianum</i> (Kuehn) Langdon et Full.			E,* A
Mytosporic fungi: Hyphomycetes			
<i>Acremoniella atra</i> (Cda) Sacc.		E	
<i>Acremonium strictum</i> W. Gams.		E*	E*
<i>Alternaria alternata</i> (Fr.:Fr.) Keissl	E, A		E,*A
<i>Aposphaeria zeae</i> Lobik.			E
<i>Aspergillus flavus</i> Link:Fr.			E, A

Таксон	Листья	Стебли	Початки
<i>A. fumigatus</i> Frezen.			E, A
<i>A. niger</i> Tiegh			E, A
<i>Bipolaris maydis</i> (Nisik. et Miyake) Shoemaker (paca T)	E,* A	E, A	E, A
<i>B. sacchari</i> (E.J. Butler)) Shoemaker	A		
<i>B. sorokiniana</i> (Sacc.)) Shoemaker	E, A	E	E, A
<i>B. zeicola</i> (G.L. Stout)) Shoemaker	E, A	E	E, A
<i>B. setariae</i> Sawada	E		
<i>Kabatiella zeae</i> Narita et Hiratsuka	E		
<i>Botritis cinerea</i> Pers.:Fr.			E
<i>Acremonium strictum</i> W. Gams		E	E
<i>Cercospora zeae-maydis</i> Tenon & E.Y. Daniels	E		
<i>Cladosporium grisco-olivaceum</i> Pidopl et Deniak			E
<i>Curvularia clavata</i> P.C. Jain	A		
<i>C. lunata</i> (Wakk.) Boedijn	A		A
<i>C. ovoides</i> (Hiroe et Watan.) Muntanola	A		
<i>Epicoccum nigrum</i> Link	E,* A		E,* A
<i>Exserohilum rostratum</i> (Drechs.) K.J. Leonard et Suggs	E, A		A
<i>E. turcicum</i> (Pass.) K.J. Leonard & E.G. Suggs	E,* A		
<i>Fusarium avenaceum</i> (Fr.:Fr.) Sacc.		E	E, A
<i>F. culmorum</i> (Wm.G. Sm.) Sacc.		E, A	E, A
<i>F. equiseti</i> (Corda) Sacc.			E
<i>F. acuminatum</i> Ellis & Everhart.		E	
<i>F. graminearum</i> Schwabe		E, A	E,*A
<i>F. oxysporum</i> Schlechtend...:Fr.			E
<i>F. proliferatum</i> (Matsushima) Nirenberg			E
<i>F. sambucinum</i> Fuckel		E	E
<i>F. semitectum</i> Berk. & Ravenel.			E
<i>F. solani</i> (Mart.) Sacc.		E, A	E, A
<i>F. sporotrichioides</i> Sherb.			E
<i>F. subglutinans</i> (Wollenw. & Reinking) P.E. Nelson, Toussoun & Marasas		E	E
<i>F. verticillioides</i> (Sacc.) Nirenberg		E, A	E,* A
<i>Heterosporium maydis</i> Lobik	E*, A		
<i>Nigrospora oryzae</i> (Berk.&Broome) Petch			E*
<i>Penicillium citrinum</i> Thom.			E
<i>P. chrysogenum</i> Thom			A
<i>P. cyclopium</i> Westl.			E
<i>P. expansum</i> Link.			A

Таксон	Листья	Стебли	Початки
<i>P. martensii</i> Biourge.			Е
<i>P. oxalicum</i> Currie et Thom			А
<i>P. purpureogenum</i> Stoll. f. <i>rubrisclerotium</i> Thom.			Е
<i>P. rugulosum</i> Thom.			Е
<i>P. stoloniferum</i> Thom..			Е
<i>P. tardum</i> Thom.			Е
<i>P. urticae</i> Bain.			Е
<i>Phaeocystostroma ambiguum</i> (Mont.) Petr.& Syd.		Е	Е
<i>Pythium arrhenomanes</i> Drechsl.		Е*	
<i>P. de barianum</i> Hesse		Е*	
<i>Rhizopus maydis</i> Bruderlein.			Е*
<i>Stenocarpella maydis</i> (Berk.) Sutton		Е*	Е*
<i>Trichoderma viride</i> Pers.: Fr.			А
<i>Trichothecium roseum</i> (Pers.) Link.	А		Е, А
<i>Verticillium albo-atrum</i>		Е	
<i>V. Lateritium</i> Berk.	Е*		
Coelomycetes			
<i>Ascochyta ischaemi</i> Sacc.	Е, А		
<i>A. maydis</i> G.L. Stout.	Е*		
<i>A. zeina</i> Sacc.	Е*		
<i>Colletotrichum graminicola</i> (Cess.) G. W.)	Е, А	Е	
<i>C. zae</i> Lobik.	Е*		
<i>Phoma zae-maydis</i> Punith.	Е, А		
<i>Septoria maydis</i> Schultz et Sacc. f. <i>maydis</i>	А		
<i>S. maydis</i> Schultz et Sacc. f. <i>major</i> Panas.	Е*, А		
<i>S. zae</i> G.L. Stout	А		
<i>S. zeina</i> G.L. Stout	А		
Agonomycetes			
<i>Macrophomina phaseolina</i> (Tassi) Goidanich		Е*	
<i>Rhizoctonia aderholdii</i> (Ruhl.) Kolosh.		Е	
<i>Rhizoctonia solani</i>		Е	

Примечание. Е – европейская часть, А – азиатская часть России; * - грибы, идентифицированные до 1957 г.

Оценивая во временном плане результаты исследований можно отметить, что за 50-летний период после опубликования монографии “Болезни кукурузы” (Немлиенко, 1957) состав возбудителей грибных болезней более чем удвоился. Вместе с тем весьма редки микофлористические исследования микобиоты зерновой и силосной кукурузы в различных почвенно-климатических зонах современной России, позволяющие определить группы доминирующих и вредоносных видов, с целью прогнозирования вероятных фитосанитарных ситуаций, оптимизации направлений исследований в селек-

ционно-иммунологических программах учреждений и выбора зон районирования гибридов.

Согласно данным американских исследователей (Farr et. al., 1989) на растениях кукурузы и продуктах её переработки в США паразитирует 284 гриба, 230 из которых идентифицированы до вида. Порядка 150 видов возбудителей болезней грибной этиологии приводит С.Н. Лекомцева (2005). Только на семенах кукурузы в Югославии паразитирует порядка 120 грибов, 72 из которых идентифицированы (Pencic, Levic, 1994). Приведенные данные иллюстрируют интенсивность изучения видового состава грибов, трофически связанных с кукурузой в странах, где ей уделяется должное внимание в программах обеспечения национальной продовольственной безопасности, где реализуется высокий потенциал её урожайности. Даже в тех условиях, которые сложились в РФ в конце XX века, она дает более высокий урожай и лучшего качества, чем любая яровая зерновая культура (Сотченко, 2002).

Таким образом, с учетом классификации Честера (Chester, 1950, цит. по Тарр, 1975) включающей 5 категорий болезней на основе потерь урожая, применительно к скороспелой кукурузе выращиваемой на Кубани и в Ставрополье, в южной и лесостепной зонах Украины, их можно сгруппировать следующим образом: 1) слабо распространенные, уменьшающие в среднем потенциальный урожай на 1% (бактериоз и нигроспороз початков, бактериальная, белая, цефалоспориозная, гельминтоспориозная, антракнозная и нигроспорозная стеблевые гнили); 2) часто встречающиеся, но редко снижающие урожай более чем на 1-2% (южная, эпикоккозная пятнистость и северный гельминтоспориоз, бель початков); 3) широко распространенные болезни, вызывающие недобор 1-6% урожая, но в бессменной культуре или в отдельные годы становящиеся весьма вредоносными (пыльная и пузырчатая головня, фузариоз початков и ржавчина); 4) ежегодно широко распространенные, обуславливающие недобор 14-15%, а в эпифитотийные годы до 20-30% (угольная, фузариозная и гиббереллезная стеблевые гнили); 5) редко встречающиеся, но эпифитотийно опасные для гибридов с цитоплазмой те-хасского типа (южный гельминтоспориоз).

Безусловно, это примерное деление, так как в зависимости от генотипа растений, условий года и технологии выращивания вредоносность отдельных болезней существенно меняется. При этом для рассмотренных выше зон промышленно развитого семеноводства экономическую значимость будет иметь большее число болезней и вредителей, чем для зон производственного выращивания кукурузы на зерно и силос в северо-восточных и северо-западных регионах страны, где стеблевые гнили и пыльная головня практически отсутствуют, что позволяет конкретизировать зональные направления исследований сортоустойчивости и выбор путей защиты растений. С учетом возможного потепления климата, заноса аэрогенной и завоза семенной инфекции, в условиях Нечерноземной зоны, Северо-Западного региона и Прибалтики наиболее вероятно развитие северного гельминтоспориоза на

гибридах силосной кукурузы, исходный материал для создания которых в большинстве своем неустойчив к болезни. Это установлено многолетним изучением устойчивости родительских форм и перспективных гибридов в инфекционном питомнике ВНИИ защиты растений (Ивашенко, 1992). До перевода гибридов кукурузы на устойчивые к расе Т типы ЦМС риск возникновения эпифитотии южного гельминтоспориоза в Приморском крае продолжает оставаться высоким.

За исключением значительного развития северного гельминтоспориоза на поздних посевах 1984 года в Краснодарском крае, его распространенность была, в основном, слабой, а проявление приурочено к периоду созревания зерна во всех изучаемых нами зонах. Аналогичную распространенность имела ржавчина, кроме её вредоносного проявления в 1978 г., в Одесской области. Южная листовая пятнистость (*B. zeicola*), несмотря на почти ежегодную встречаемость, имела слабую распространенность от Краснодарского края до Московской области. Еще реже отмечался гельминтоспориоз листьев (*E. rostratum*), возбудитель которого вызвал в Черкасской области (1985 г.) развитие стеблевой гнили на линиях родственных Ер 1, а поражение листьев у широко используемых в селекции линий – F 2, F 7, ВИР 27.

Если на Северном Кавказе, на юге и в лесостепной зоне Украины гриб *Epicoccum nigrum* обнаружен на отмирающих листьях, то в Ленинградской области – в начале налива зерна, что привело в 1986 г. к отмиранию верхних листьев у 10-ти самоопыленных линий - Со 125, Б 275, Чк 4282 и др. Раса Т В. *maydis* обладающая высокой скоростью размножения и вредоносностью на гибридах с цитоплазмой техасского типа в 1988 г. имела очаговое и позднее развитие, в 1989 г. поражение листьев началось в начале июня, а к созреванию болезнь зарегистрирована во многих районах Краснодарского, Ставропольского краев и Кабардино-Балкарии, а единично – в Киевской области.

Анализ видового состава возбудителей болезней листьев показал, что наряду с ранее паразитировавшими ржавчиной и северным гельминтоспориозом, в последние годы возросло распространение грибов, способных поражать листья, початки и стебли. Как показали результаты инокуляции в Ленинградской области линий и гибридов возбудителями южного гельминтоспориоза (раса Т) и антракнозной пятнистости, условия для развития болезней листьев кукурузы здесь благоприятны и они могут быть достаточно вредоносны при наличии источников инфекции.

Итак, фузариоз початков, всходов и стеблей кукурузы вызывают 15 видов р. *Fusarium*, из которых доминирующим на Украине, в Краснодарском и Ставропольском краях является *F. verticillioides*. Среднемноголетняя частота его встречаемости в составе возбудителей стеблевых гнилей и фузариоза початков – 54,2, 55,6 и 51% соответственно. В эпифитотийные по фузариозу колоса пшеницы годы (1977-1980 на юге УССР, 1987-1988 на Кубани) регистрируется увеличение частоты встречаемости *F. graminearum* (до 26-38%) в составе возбудителей стеблевых гнилей; в засушливые годы (1999-

2001 на Ставрополье) частота встречаемости *F. verticillioides* – основного возбудителя фузариоза початков, увеличивается до 66-88%, а *F. oxysporum*, *F. proliferatum*, *F. subglutinans* уменьшается с 10-16% до 3.9-14.7%.

Становление паразитических отношений в онтогенезе кукурузы начинается после образования зиготы. Приводятся данные о восприимчивости початков к фузариозу от начала формирования зерна, до молочно-восковой спелости (Немлиенко, 1949; Павук, 1969). Установлено, что характер и степень колонизации початка грибами происходят по-разному. Естественное заспорение приводит к слабому поверхностному заражению зерновок в области микропиля, поражению верхушки стержня початка (у генотипов с незерненной верхушкой) и неполному по длине поражению рылец (у гибридов с длинными рыльцами и обертками). Внесение инфекционного начала или проникновение его по раневым каналам вследствие повреждения фитофагами (преимущественно кукурузным мотыльком и хлопковой совкой) происходит как до фазы цветения, так и после наступления полной спелости. Формируются различные типы поражения: очаговое или мозаичное по форме, сильное поражение зерен или их поверхностная колонизация – по интенсивности развития. Кроме визуально различимых очагов инфекции накапливается и скрытая зараженность семян – источник последующего развития фузариоза всходов и стеблевых гнилей.

В период роста проростка за счет запасных веществ эндосперма «резерв» скрытой семенной инфекции пополняется почвенной – через разрывы перидермы в процессе образования вторичной корневой системы, а в генеративный период онтогенеза – от выживания метелок и до полной спелости зерна – фон продолжающейся системной колонизации дополняется проникновением в узлы стеблей аэрогенной инфекции (локально-протяженный тип колонизации и раневой инфекции от кукурузного мотылька. Оба типа инфекции в большей мере усиливают предрасположенность среднеустойчивых и восприимчивых образцов к стеблевой гнили и скорость её развития, тогда как у устойчивых к стеблевым гнилям образцов локально-протяженная инфекция в местах повреждений кукурузным мотыльком приводит к большей паразитарной ломкости стеблей в период налива и созревания зерна кукурузы. Возбудители фузариоза и гиббереллеза початков имеют в целом сходный тип проникновения в початки, но разный характер колонизации тканей; наибольшее разнообразие симптомов вызывает *F. verticillioides*, наибольшую скорость колонизации – *F. graminearum*.

При наличии источников напочвенной и обилии аэрогенной фузариозной инфекции два из трех путей её проникновения (от растения к растению и от растения к семени) осуществляются с помощью кукурузного мотылька, хлопковой совки, а третий путь (от семени к растению) осуществляется системно из инфицированной зерновки.

Паразитоценоз кукурузы формируется в тесной связи с комплексом вредящих фаз фитофагов (кукурузного мотылька, хлопковой совки) перво-

начально создающих условия для внедрения грибной инфекции и колонизации тканей, что обусловлено эволюционно сложившейся общностью пищевых предпочтений фитофагов. Показатели обилия микобиоты (преимущественно грибов р. *Fusarium*) рассматриваются нами как следствие очень тесной (практически функциональной) зависимости их паразитизма от возникновения раневых инфекций. Аналогичный характер зависимости развития *U. maydis* показан нами при повреждении кукурузы шведскими мухами, кукурузным мотыльком и хлопковой совкой (Иващенко, 2011). Оценивая устойчивость кукурузы к возбудителям фузариоза и гиббереллеза початков как нерасоспецифическую и возрастную, целесообразно учитывать, что зональное развитие болезни зависит от повреждаемости кукурузным мотыльком, хлопковой совкой и предполагает учет избирательности как типа устойчивости к фитофагам. В этой связи наиболее информативен для отбора анализ 2-3 видовых ассоциаций, поскольку возбудитель первично и наиболее точно дифференцирует генотипическое разнообразие кукурузы.

Следует отметить, что эффективность большинства иммуногенетических барьеров к возбудителям болезней фузариозной этиологии проявляется у кукурузы в отсутствие кукурузного мотылька, хлопковой совки (к примеру, в Северо-Западном и Центральном регионах). Напротив, в зонах высокой численности вредителей и возникновения раневых инфекций наиболее полно проявляется лишь горизонтальная устойчивость: к ежегодно доминирующим комплексам возбудителей болезней початков и стеблей, проникающих в течение длительного периода питания насекомых; на фоне различной степени сопряженности периодов восприимчивости растений и вредящих фаз фитофагов (Иващенко, 2003).

В прошедшем 10-летию в работах по селекции на устойчивость к фузариозу початков у ряда зарубежных исследователей просматривается отход от анализа отношений в патосистемах по расоспецифическому типу и предлагается отбор по фенотипу в связи с высокой корреляционной зависимостью показателей пораженности - накопление токсинов. В наших исследованиях отбор по фенотипу также показал высокую эффективность в селекции на устойчивость у *U. maydis*, *S. reilianum* (с 1977г.); к *Fusarium* ssp., *S. bataticola* (с 1981 г.), на групповую и комплексную устойчивость к вредителям и болезням с 1983 г. (Иващенко, 1977; Вилкова и др., 1989).

Учитывая раннее установление паразитических взаимоотношений в системе хозяин-паразит (с начала формирования зерновки) и еще более раннее – в системе кукуруза-фитофаг-патоген, эффективность функционирования материнского растения и формирующихся на нем семян определяется степенью последовательно проводимой защиты от повреждений: початков, семян, проростков, растений.

Предпосевное протравливание семян как обязательный прием их обеззараживания от поверхностной и защиты от почвенной инфекции недостаточно эффективно в отношении семенной и аэрогенной инфекции, опреде-

ляющих основной объем патологий роста и развития растений, возникающих при естественной и раневой колонизации стеблей и початков.

Как и в этиологии фузариоза колоса пшеницы (и др. колосовых), формирование инфекционной цепи начинается с семени – носителя инфекционного начала, далее грибок проникает в проростки, в стебли, с отмиранием которых формируются многочисленные источники инфекции (конидиальное и сумчатое плоношение). Пораженные возбудителями стеблевых гнилей (*F. verticillioides*, *F. graminearum* и др.) наземные растительные остатки формируют пул аэрогенной инфекции, а заделанные в почву – пополняют и поддерживают пул почвенной инфекции. Аэрогенная инфекция проникает в узлы стеблей по мере отмирания нижних листьев (локально-протяженный тип колонизации) и вследствие раневых инфекций при питании кукурузного мотылька, хлопковой совки (локально раневой тип), что дополняет системный тип проникновения грибов из семян.

Важно отметить, что формирование локально-раневого типа колонизации стебля и ножки початка, повреждаемых кукурузным мотыльком, хлопковой совкой, дополняет инфекционную цепь, то есть проникновение возбудителей из посеянного семени завершается в формирующемся (скрытая семенная инфекция). С повреждением початка кукурузным мотыльком, хлопковой совкой формируется основной «запас» семенной инфекции.

Таким образом, фузариоз початков, фузариоз всходов и стеблевые гнили кукурузы необходимо рассматривать как комплекс взаимосвязанных заболеваний, последовательно развивающихся в онтогенезе кукурузы в единой инфекционной цепи: инфицированное семя – зараженный проросток – зараженный стебель – (поврежденный) зараженный початок.

Возделывание устойчивых к стеблевым гнилям гибридов приводит к сокращению доли системно инфицированных стеблей, их ломкости, но благодаря раневому типу колонизации осуществляется перенос кукурузным мотыльком возбудителей из стеблей в початки, а ломкость развивается вследствие повреждений стебля. Для початка кукурузы характерна хорошо развитая система конституциональных и индуцированных иммуногенетических барьеров, особенно от аэрогенной инфекции, но практически неэффективная против вредящих фаз кукурузный мотылек, хлопковой совки, что позволяет рассматривать их в качестве первопричины нарушения структурной целостности растений, как пусковой механизм возникновения раневых (пропорционально численности ран) инфекций, патологий роста и развития, в том числе накопления микотоксинов. Так как возбудителей фузариоза и гиббереллёза початков характеризует стабильность консортивных межпулационных связей, их положительная количественная зависимость, при которой увеличение численности фитофага вызывает увеличение численности патогена, биологизация системы защиты кукурузы должна быть направлена, прежде всего, на снижение численности первичных консументов (кукурузный мотылек, хлопковая совка).

Глава 3. УСТОЙЧИВОСТЬ КУКУРУЗЫ К ВРЕДНЫМ ОРГАНИЗМАМ: ПРИРОДА УСТОЙЧИВОСТИ И ЗАКОНОМЕРНОСТИ ЕЁ НАСЛЕДОВАНИЯ

Исходный материал и методические подходы в селекции кукурузы на устойчивость к вредным организмам

Известно, что система селекционной работы должна включать выведение линий, улучшение линий, популяций и гибридов (Lonnquist, 1974). Выведение лучших инбредных линий не было очень эффективным приемом, что привело во всем мире к внедрению в производство гибридов, созданных с участием небольшого числа линий. Эти немногие элитные инбредные линии дали буквально миллионы гибридных комбинаций. Вывести новые линии, определенно превышающие по всем признакам лучшие из ныне существующих, становится все труднее, так как не в полной мере учитывались методы улучшения селекционируемых популяций (Югенхеймер, 1979). Трудности выведения оригинальных линий кукурузы отмечал еще Е. Линдстром (Lindstrom, 1929) изучивший 100000 линий, каждая из которых, помимо низкой урожайности, была серьезно дефектной по одному или нескольким признакам, вследствие пренебрежения методами улучшения селекционируемых популяций в предшествующий период. Сходное понимание проблемы присуще многим исследователям (Аллстрап, 1957; Спрэг, 1957; Галеев, 1960; Соколов, Романенко, 1962; Грушка, 1965; Duvick, 1977; Югенхеймер, 1979; Рассел, 1982 и др.).

Использование мировой коллекции кукурузы ВИР и многолетние исследования, проведенные в крупных селекционных учреждениях СССР привели к созданию значительного генетического разнообразия линий. Уже в конце 60-х годов в СССР работы по селекции кукурузы проводили свыше 50 учреждений. Коллекция константных самоопыленных линий ВНИИ кукурузы насчитывала около 500 номеров (Романенко, 1968), коллекция Краснодарского НИИСХ – 1128 линий (Хаджинов, Казанков, 1979). Примером успешного продолжения и развития этого стратегического направления селекции в КНИИСХ является создание нового раннеспелого исходного материала; впервые в селекционной практике России после 20 циклов рекуррентного отбора на ранее цветение в 8 позднеспелых зубовидных популяциях кукурузы создан материал не родственной широко распространенному, с продолжительностью межфазного периода «всходы - цветения початков» 35-40 дней. Объединение в одном генотипе различных по происхождению и вегетационному периоду форм кукурузы обеспечило создание 309 новых линий кукурузы с хорошей комбинационной способностью. (Супрунов, 2009).

Одним из путей расширения генетического разнообразия является пополнение рабочих коллекций линий кукурузы в селекцентрах донорами устойчивости, интродуцированными ВНИИ растениеводства им.

Н.И.Вавилова. Вместе с тем основным источником для создания новых самоопыленных линий кукурузы были простые гибриды (20%), а остальные 80% поступали из трех источников зародышевой плазмы: Beid (44%), Lodent (24%), Lancaster (12%). Существует мнение, что селекция, ведущаяся на основе инцухта и гибридизации, достигла предела своих возможностей, главным образом вследствие сравнительно редко встречающихся благоприятных генов в исходном материале кукурузы (Севов и др., 1971). Считается, что это обусловлено использованием небольшого числа выдающихся исходных форм (Batty, 1975; Sprague, 1977; Гурьев, Гурьева, 1976; Мику, 1981; Шмарев, 1974; Тараканов, 1984). Сужение генетического разнообразия (рост ядерной и цитоплазматической однородности) привело к накоплению более агрессивных физиологических рас, вызвавших ряд эпифитотий: вирусной карликовости, северного и южного гельминтоспориозов (Tatum, 1971; Ullstrup, 1952; Batty, 1975). В связи с опасностью использования в селекции цитоплазмы техасского типа, предпочтение сейчас отдается нормальной цитоплазме – 87%, С типу – 8% и S типу – 3% (Darrah, Zuber, 1986).

Недооценка возможностей возникновения аналогичных ситуаций в нашей стране способствовала развитию эпифитотии южного гельминтоспориоза в Краснодарском и Ставропольском краях (Ерохина, 1990).

Известно, что устойчивость линий кукурузы к болезням и вредителям – лишь одна из многих важных целей селекции, а в сочетании с продуктивностью, адаптивностью и высокой комбинационной способностью по этим признакам – задача, реализация которой требует усилий не одного поколения селекционеров.

Встречаемость среди диких сородичей культурных растений форм с устойчивостью к двум или нескольким вредным организмам (Вавилов, 1919; Гешеле, 1971; Шапиро, 1985 и др.) свидетельствует о возможности и необходимости придания вновь создаваемым гибридам групповой и комплексной устойчивости к зональным, наиболее вредоносным патогенам и фитофагам как одному из факторов реализации продуктивности уже созданных гибридов, и как основы для их дальнейшего улучшения по многим ценным признакам. Рассматривая в этой связи учение об оценках и отборах – неотъемлемой составной части теории селекции Э. Гешеле (1964, 1971, 1978) отмечал, что главная цель иммунологического сортоизучения – выявление различных типов устойчивости и выносливости, на основе которых строится система фитопатологических и энтомологических оценок.

Анализ методических подходов в системе фитопатологических оценок показал, что методы искусственного заражения приносят ряд элементов искусственности, о чем сообщалось ранее (Гешеле 1964). Это относится к методам, используемым при оценке устойчивости к пузырчатой головне, стеблевым гнилям, фузариозу початков (Rowel, De Vay, 1953; Чекалин, 1961; Vozdova, 1965; Jugenheimer, Bryan, 1938; Andrew, 1954; De Vay et al., 1957; Smith, Madsen, 1949; Немлиенко, 1962; Югенхеймер, 1979; Грисенко, Дудка,

1980 и др.). Многолетнее изучение этиологии болезней кукурузы привело нас к выводу о существенных ограничениях к использованию методов при которых:

1) устраняются морфо-анатомические особенности, препятствующие проникновению инфекционного начала;

2) контакт инокулюма с восприимчивыми тканями обеспечивается на строго заданном этапе органогенеза початка – этапе наилучшей дифференциации генотипов по продолжительности восприимчивой фазы, а не физиологической устойчивости, как отмечается в многочисленной литературе;

3) состав вводимого инокулюма недостаточно полно отображает природное разнообразие патогенов;

4) введение или нанесение больших количеств инокулюма или инвазионного материала на этапе наибольшей восприимчивости или лучшей сопряженности нередко равноценно стрессу, резко снижающему возможности адаптации растений.

В стремлении авторов к анализу простых взаимодействий (один патоген – одно растение) они наталкиваются на значительные трудности из-за невозможности избавиться от фенотипических «шумов»; например, при оценке на устойчивость к болезням початков приходится учитывать естественное развитие стеблевых гнилей, повреждение насекомыми (Kang et al., 1986). Другие исследователи, изучая сопряженность развития стеблевых гнилей и кукурузного мотылька (Jarvis et al., 1982; Kann et al., 1983) приходят к необходимости отбора к общим вредным организмам, основываясь на существенности корреляций. Третьи – анализируют возможности отбора на основе сходства реакций на поражение гиббереллезной и диплоидиозной гнилями стеблей (White, 1978) или различий реакций к диплоидиозной и антракнозной гнилям (White, 1977; Holley, Goodman, 1988). Однако данные о независимом наследовании устойчивости к диплоидиозной гнили стеблей и початков (Thompson et al., 1971) и проявлении сходной зависимости к гиббереллезной гнили (Drimal, 1979) не всегда подтверждаются (Mesterhazy, 1983).

Выявлена возможность отбора на устойчивость к кукурузному мотыльку по реакции на повреждаемость листовой тлей (Huber, Stringfield, 1942), отмечена близость реакций к совке и юго-западному кукурузному мотыльку (Williams et al., 1989). При невысокой связи устойчивости к кукурузному мотыльку, выявленной при естественного и искусственного заселения (Hadzistevic, Vaca, 1973) показана возможность одновременного отбора на устойчивость к стеблевым гнилям и кукурузному мотыльку, основанного на изучении морфологического барьера конституционального иммунитета (Иващенко, 1972; 1976).

При достаточно продолжительном изучении устойчивости кукурузы к болезням, подавляющая часть публикаций содержит информацию об источниках устойчивости к отдельным патогенам. Испытание 50-и самоопылен-

ных линий кукурузы из США, Канады, Аргентины, отобранных, согласно данным литературы, в качестве источников устойчивости к возбудителям различных болезней (Ивашенко, 1977) позволило выявить 3 группы линий (рис.8):

- 1) устойчивых к пузырчатой головне, но восприимчивых к пыльной головне и стеблевым гнилям;
- 2) устойчивых к головневым грибам, но восприимчивых к стеблевым гнилям;
- 3) комплексно устойчивых, в основном среднепоздних и позднеспелых (В 14, С 103, Оh 43).

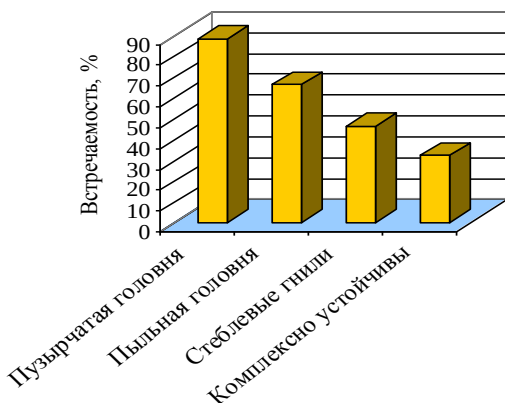


Рисунок 8. Комплексная иммунологическая оценка линий, описанных в литературе в качестве источников устойчивости к пузырчатой головне.

Из них В14, С103, Оh 43 и W32, комплексно устойчивые к стеблевым гнилям и головневым грибам, обладают ценными хозяйственно-биологическими признаками и широко используются в селекционных учреждениях СССР, США и Западной Европы. С их участием селекционерами Юго - Западного селекцентра были получены комплексно устойчивые к стеблевым гнилям, пузырчатой головне и кукурузному мотыльку гибриды Ребус и Новинка, последний из которых был районирован (Ивашенко, 1976, 1977). В настоящее время эти линии представляют интерес преимущественно для создания линий очередного цикла селекции.

Обобщение результатов двух периодов скрининга линий зарубежной и отечественной селекции, проведенных в 1973-1982 и 1984-1991 гг. в условиях юга Украины и в Краснодарском крае, позволили прийти к заключению о наибольшей встречаемости образцов, устойчивых к *U. maydis* (до 56%),

меньше к головневым грибам (до 30%), к фузариозным гнилям стеблей и початков – в среднем у 1.5%, а с комплексной устойчивостью к головневым грибам и болезням фузариозной этиологии – у 1.2% линий (Ивашенко, 1992). Из приведенных данных видна необходимость изучения больших объемов исходного материала для выявления линий, устойчивых к возбудителям основных болезней, а тем более – вредителей.

Принимая во внимание, что отдельный анализ устойчивости к вредным организмам, сложившийся в практике селекции на иммунитет, более прост, но последствия такого подхода сопряжены с завышенной суммарной вредоносностью и необходимостью большего пестицидного прикрытия (Madden, 1983), проводилась интеграция иммунологических подходов для выявления форм с комплексной или групповой устойчивостью к вредным организмам.

На основе собственных данных и результатов комплексных исследований об этиологии и патогенезе болезней, полученных в 70-х - начале 80-х годов в условиях лесостепи и юга Украины, в Краснодарском крае, а также анализа литературы (Ивашенко, 1977; Шапиро и др., 1986; Вилкова и др., 1989) предложена система совмещения инфекционных фонов (табл. 16).

Таблица 16. Совмещение инфекционных и инвазионных фонов в селекции на иммунитет

Энтомопатогены		Фитопатогены				
		Головня		Гельминтоспориозы и ржавчина листьев	Стеблевые гнили	Фузариоз и другие болезни початков
		Пыльная	Пузырчатая			
Шведские мухи		+	++	+	±	+
Кукурузный мотылек	1-е поколение	—	++	±	+	++
	2-е поколение	—	++	±	++	++
	одно поколение	—	++	±	++	++
Хлопковая совка	1-е поколение	—	+	+	+	++
	2-е поколение	—	+	+	+	++
Злаковые тли		—	—	±	±	+

Примечание: совмещение необходимо (++) , целесообразно (+), возможно (±), нецелесообразно (—).

Наряду с использованием провокационных фонов, она предполагает и дополнительное использование методов искусственного заселения при оцен-

ке антибиотической устойчивости к кукурузному мотыльку и тле; инокуляцию при оценке устойчивости к пыльной головне, болезням листьев и пузырчатой головне, но без нарушения морфо-анатомического барьера. Согласно другим вариантам интеграции, устойчивость к бурой и оливковой пятнистости огурцов (Налобова, 1981); к мучнистой росе и бурой ржавчине пшеницы (Абакуменко, 1981); к нескольким расам стеблевой ржавчины проростков и взрослых растений пшеницы (Двуражна, Гайда, 1981) – рассматривается как комплексная. В то же время устойчивость к грибным (переноспороз, церкоспороз) и вирусным (желтуха и мозаика) болезням свеклы считается групповой (Хельман, 1981; Фрадкина и др., 1981).

Такой спектр мнений свидетельствовал о необходимости дальнейшего накопления и углубления знаний, необходимых как для совершенствования принципов классификации, так и путей и методов отбора источников групповой и комплексной устойчивости – основы для целенаправленной селекции. Несмотря на возрастающее число публикаций по проблемам групповой и комплексной устойчивости, формирование групп фито – и энтомопатогенов определялось совместным их паразитизмом и зональной значимостью вредных объектов. Эти и некоторые другие принципы и требования в наиболее полной форме были изложены И.Д.Шапиро (1985), предложившим: “устойчивость растений к вредителям или возбудителям заболеваний нескольких видов относить к групповой, а к комплексной – устойчивость к вредителям и возбудителям заболеваний одновременно”.

Эти и полученные ранее данные (Иващенко, 1976, 2003) легли в основу предложенной классификации устойчивости кукурузы с групповой устойчивостью к факультативным патогенам (фузариозной, гиббереллезной, угольной стеблевым гнилям, фузариозу початков); облигатным (головневым грибам, ржавчине); с комплексной устойчивостью, интегрирующей факторы устойчивости к факультативным и облигатным патогенам. Возбудители угольной и нигроспоровой гнилей рассмотрены в качестве преимущественно вторичных паразитов. При этом, мы исходим из общности черт пищевой специализации и патогенеза возбудителей фузариозной и гиббереллезной гнилей, и неспецифичности действия морфо-анатомического и физиологического барьеров конституционального иммунитета.

Таблица 17. Комплексная устойчивость к патогенам и фитофагам

Комплексная устойчивость к патогенам и фитофагам		
Комплексная устойчивость к патогенам		Групповая устойчивость к фитофагам
Групповая устойчивость к гемибитрофам	Групповая устойчивость к облигатным патогенам	
Гнили корней, стеблей и початков, гельминтоспориозы листьев	Пыльная головня, пузырчатая головня, ржавчина листьев	Кукурузный мотылек, хлопковая совка, шведские мухи, тли

Предложенная классификация предусматривает деление патогенов на группы в зависимости от способа использования органического вещества растения-хозяина. При таком подходе комплексно устойчивыми считаются сортообразцы устойчивые как минимум к патогенам двух групп и двум – трем вредителям.

Как отмечают болгарские исследователи (Ivanova, Khristov, 1981), из 370 гибридов и 270 линий, оцениваемых на устойчивость к пузырчатой головне, стеблевым гнилям и фузариозу початков, северному гельминтоспориозу и вирусным болезням, к комплексно устойчивым отнесено только 4 образца; в условиях Закарпатья групповую устойчивость к головневым грибам и стеблевым гнилям проявили 223 из 3580 сортообразцов (Навроцкая и др., 1984). Результаты испытания 1000 линий на устойчивость к головневым грибам в Центрально-Черноземной зоне России показали стабильность устойчивости к пузырчатой головне у 16, к пыльной – у 16 линий, к двум видам головни – только у 5 (Душкина и др., 1987).

Согласно приведенным данным, выделение источников групповой устойчивости (Попов, 1970; Рюмина, 1970; Futrell et al., 1971; Диканева и др., 1973; Грисенко и др., 1976; Ивахненко и др., 1983; Pathaky, 1985) и комплексной устойчивости к болезням (Марков и др., 1971; Russell et. al., 1971; Ивашенко, 1976; Навроцкая и др., 1986) - трудная, но достижимая задача. Успешность её решения в значительной мере определяется системой иммунологического сортоизучения и принципами отбора. Так, необходимость внутрипопуляционного улучшения селекционного материала по урожайности предполагает и достижение приемлемого уровня устойчивости кукурузы к болезням и вредителям. Отсутствие устойчивости к ним корректируется программой восстановительных беккроссов. В качестве альтернативного пути предлагается искусственное заражение исходной популяции возбудителем или группой их, а в случае невозможности совместного использования – оценкой полусибсов к отдельным патогенам (Спрэг, 1987). Применяются и другие методы.

Среди известных отечественных разработок, система фитопатологических оценок – отборов в селекции пшеницы предложенная Э.Э. Гешеле (1978), нам представляется наиболее продвинутой; она предусматривает логично обусловленную этапность, использование двух фонов, комбинированные инфекции и комплексность исследований, при которых создание доноров устойчивости с комплексом полезных свойств требует специальной селекционной программы.

Удачное решение задачи отбора источников групповой устойчивости к болезням листьев предложил Д.Р. Смит (Smith, 1977). Им показана возможность отбора линий по результатам фитомониторинга в широком диапазоне условий и разнообразии экологических популяций возбудителей.

Известны подходы в селекции на устойчивость к болезням, которые базируются на следующих основных критериях: наличии факторов устойчи-

ности в исходной популяции; необходимости инокуляции и жесткого отбора в S 4 – S 5, проведении 2-3 циклов рекуррентной селекции на повышение устойчивости (или устойчивость и продуктивность); оценки комбинационной способности линий по реакции гибрида с её участием (Хукер, Смилякович, 1979).

Второй подход, используемый в селекции на комплексную устойчивость к болезням и вредителям (Навроцкая, Инглик, 1981) предусматривает сравнительное изучение на провокационном фоне и при искусственном заражении (дифференцированно). При этом на первом этапе отбираются родоначальники линий, устойчивые к болезням, а выделившиеся номера оценивают на устойчивость к вредителям на втором этапе.

Суть третьего подхода (Грисенко, Дудка, 1987; Юрку, 1990) состоит в использовании смешанного инокулюма, когда инфекционное начало возбудителей стеблевых гнилей и пыльной головни вносится совместно при посеве, а отбор осуществляется как минимум к возбудителям двух болезней.

Существенным ограничением второго подхода была этапность, удлиняющая сроки выведения и, надо полагать, трудности сведения факторов устойчивости к болезням и вредителям на поздних этапах инбридинга. Авторы третьего подхода не учитывали особенности патогенеза пыльной головни; ее модифицирующее влияние, приводящее к проявлению устойчивости образцов к стеблевым гнилям при их поражении пыльной головней. Вследствие этого, в период раннего инбридинга гибридного материала (J 1 – J 2) происходит утрата той части выборки растений, которая поразилась возбудителем пыльной головни. В это время информация об устойчивости к головне не имеет определяющей ценности, так как растения еще очень гетерозиготны по многим признакам.

Предложена также методика, предусматривающая первоначальную оценку гибрида F 1 или F 2 на устойчивость к стеблевым гнилям (провокационный фон), а начиная с J 2- J 3 - на отдельных фонах (Ивашенко, 1992, 2010). На провокационном фоне определяют балл повреждения шведскими мухами, кукурузным мотыльком и поражения стеблевыми гнилями, отбирают растения устойчивые к 2 – 3 вредным организмам; на инфекционном фоне – устойчивые к головневым грибам. Материал, практически достигший гомозиготизации, тестируют на близкородственность и оценивают на двух фонах к комплексу болезней и вредителей. Селекцию линий осуществляют стандартным методом (непрерывный инбридинг). Исходным материалом могут служить гибриды общего происхождения, предварительно изученные по адаптивности и продуктивности.

Наряду с необходимостью расширения генетического разнообразия исходного материала по устойчивости к вредным объектам, не менее важной является проблема выявления источников групповой устойчивости и адаптивности, в том числе и среди ранее созданного исходного материала, отобранного к узкому спектру патогенов, поскольку количество доноров устой-

чивости к одному - двум патогенам не решает даже проблемы групповой устойчивости вследствие промежуточного характера наследования.

Таким образом, результаты изучения ОКС линий по урожайности и устойчивости к вредным организмам позволяют судить о различиях в характере наследования факторов, определяющих продуктивность и устойчивость гибридов к вредным объектам.

Селекционная ценность линий кукурузы определяется их общей и специфической комбинационной способностью (ОКС и СКС) по урожайности и устойчивости к региональным комплексам наиболее вредоносных патогенов и фитофагов. Генетический анализ устойчивости линий кукурузы различного происхождения к фузариозной стеблевой гнили, фузариозу и гиббереллезу початков, кукурузному мотыльку и хлопковой совке позволяет судить о значительных различиях в характере наследования факторов, определяющих продуктивность и устойчивость гибридов к вредным организмам (Иващенко, Сотченко, 2002). Селекция на групповую и комплексную устойчивость к болезням и вредителям в условиях Северного Кавказа требует большего генетического разнообразия селекционируемых популяций и линий по факторам устойчивости, а также выносливости к засухе, определяющих эффективность семеноводства.

Устойчивость кукурузы к возбудителям пузырчатой и пыльной головни

Оценивая перспективы селекции на устойчивость, многие авторы справедливо отмечают необходимость выбора того или иного типа устойчивости на основе знания генетико-популяционных, физиологических и биохимических особенностей паразита и хозяина (Гешеле, 1964; Nelson, 1978; Вандерпланк, 1981 и др.). Раз существуют различные типы устойчивости, то, приступая к генетическому исследованию, необходимо, прежде всего, выяснить уровень вирулентности паразита, какова система защиты у изучаемых сортов и линий, как наследуются защитные особенности и вирулентность и в какой мере они подвержены модифицирующему влиянию среды. Это можно узнать только изучая взаимодействия паразита с растением-хозяином, то есть применяя искусственное заражение. Первые крупные работы, "свещающие природу иммунитета как теорию фитопатологической оценки в селекции", принадлежат в нашей стране Э.Э. Гешеле (1941) и В.Я. Юрьеву (1958), ставившим своей целью направить усилия селекционеров на осуществление научно обоснованных отборов более устойчивых линий, семей и сортов растений. Основы фитопатологической оценки в селекции зерновых культур наиболее полно описаны в монографиях Э.Э. Гешеле (1964, 1971, 1978).

В России большинство посевов кукурузы расположено в менее увлажненных районах, в связи с чем вопросы селекции на устойчивость к

наиболее влаголюбивым патогенам – возбудителям гельминтоспориозов, ржавчине, диплодиозу, гиббереллёзу початков за рубежом разработаны лучше, и нам, естественно, полезно изучить их опыт.

Пузырчатая головня – (*Ustilago maydis* (DC.) Corda) – это гетероталлический вид со множественно аллеломорфным гетероталлизмом. Он имеет два типа спаривания, расположенные в различных хромосомах 2 локуса - А и Б контролируют тип спаривания и вирулентность, причем локус Б, контролирующей вирулентность, представлен более чем 20 аллелями (Puhalla, 1970).

Анализ локализации факторов устойчивости к пузырчатой головне позволил выявить 13 локусов (Burnham, Cartledge, 1939; Saboe, Hayes, 1941), расположенных в 6, 7, 8 хромосомах у одной из линий и дополнительно в 4-й хромосоме – у другой линии кукурузы.

Природу устойчивости кукурузы к пузырчатой головне изучали фитопатологи, физиологи и биохимики, селекционеры и генетики. М. Middendorf (1958), следуя указаниям Э. Гоймана (1954), различает 3 формы устойчивости: 1) устойчивость к нападению (непродолжительный период восприимчивости и проявление защитного действия некоторых морфологических особенностей); 2) устойчивость к внедрению – грибок может преодолеть только мягкий, слабо кутинизированный эпидермис; 3) устойчивость к распространению – ограниченное распространение гриба в тканях, что большинство исследователей называет физиологической устойчивостью.

Наибольшее значение среди изученных имеют два иммуногенетических барьера: морфологический, обеспечивающий структурную целостность восприимчивых меристематических тканей, изолируя их от контакта с патогеном; физиологический, ограничивающий распространение паразита в тканях зараженного растения (Kyle, 1920; Middendorf, 1958; Немлиенко, Сиденко, 1969; Немлиенко, Грисенко, 1969; Wojanowski, 1969 и др.). В перечне структурных ограничителей инфекции следует назвать плотное укрытие конуса нарастания листовой трубкой, плотное прилегание листовых влагалищ к стеблю, полное укрытие початка оберткой. К активным физиологическим реакциям защитного характера необходимо отнести фитонцидность тканей (Вердеревский, 1964 и др.), формирование футляра вокруг гиф при их внедрении в клетки (Каратыгин, 1969), ингибирование ауксиноксидазной активности пероксидазы гриба антоцианами листьев кукурузы (Воронков, 1969). Терапогенетический барьер, по-видимому, следует рассматривать сопряженно с некротическим, поскольку, если некротический процесс и развивается, то ему, как отмечал И.В. Каратыгин (1971), предшествует незначительная пролиферация и гипертрофия клеток. Вероятно, у генотипов с ингибированием ауксиноксидазной активности пероксидазы гриба антоцианами, мы отмечаем антоциановые пятна и мелкие вздутия, характеризующие реакцию типа “сверхчувствительность“, которая проявляется у колосовых против ржавчины.

Отечественные исследователи придерживаются классификации устойчивости, предложенной Ф.Е. Немлиенко и И.Е. Сиденко (1969), согласно которой она условно подразделяется на "структурную" или "морфо-анатомическую" и "физиологическую". Устойчивость первого типа определяет возможность проникновения гриба к меристематическим тканям, второго типа – к распространению в тканях. Вместе с тем, метод инъекции при определении физиологической устойчивости к болезни початков недостаточно адекватно отражает полевую устойчивость. Неприемлемость искусственного заражения кукурузы прослежена И.В. Каратыгиным (1971) на примере изучения патологических новообразований, вызываемых возбудителем пузырчатой головни. Им показано, что при инъекции споры попадают на те части растения, которые в естественных условиях недоступны, при этом характер морфогенеза пузырчатой головни отличен от естественного развития галлов. По данным Л.Н. Чернобай (1986), инъекция в початок приводит к 4-кратному увеличению поражаемости, а по нашим данным – к 4-7-кратному увеличению (Иващенко, 1992). Многие авторы отмечают преимущественное несовпадение данных по общей и физиологической устойчивости.

Селекционную ценность имеют все признаки и свойства, препятствующие заражению и (или) ограничивающие развитие патогена в тканях растения. К ним относят плотное укрытие конуса нарастания листовой трубкой, плотное прилегание листовых влагалищ к стеблю, хорошее укрытие початка оберткой, тургорное состояние тканей, укороченность фазы восприимчивости у отдельных органов, устойчивость к повреждению насекомыми, фитонцидность тканей и проявление активных физиологических реакций защитного характера. При селекции на иммунитет к *U. maydis* следует учитывать возрастную и органотропную устойчивости. Словом, связь всех этих признаков с устойчивостью характеризует сложность природы типично полевой устойчивости к болезни и трудности создания универсальных инфекционных фонов требуют многолетнего изучения селекционного материала в различных условиях среды.

Обстоятельные многолетние исследования внутривидовой дифференциации *U. maydis*, проводившиеся в США в течение 25 лет (Christensen, Stakman, 1926; Стэкмен, Харрар, 1959) и продолженные в СССР (Кузнецов, 1963; Каратыгин, 1977; Юрку, Лазу, 1987 и др.) привели авторов к выводу о существовании в природе большого числа физиологических рас гриба, но их нестабильности, обусловленной большим динамизмом различных по вирулентности миксобиотипов в популяции.

Таблица 18. Реакции самоопыленных линий кукурузы на заражение различными экологическими популяциями *U. maydis* Dc (Cda)

Линии	Оригинаторы линий	Зоны и результаты испытания линий в 1977 г.				
		А	Б	С	Д	Е
Гб 866-2-1	КНИИСХ (А)	MR	VR	VR	R	R
Н 434		VS	VS	S	S	S
Ку 134	КОС ВИР (Б)	R	R	VR	R	R
Од 306	ВСГИ (С)	MR	MR	R	R	R
Од 109		MR	R	VR	R	R
118-И-3-А	Закарпатская опыт-ная станция (Д)	R	R	VR	R	VR
Ус 264	Черкасская опытная станция (Е)	MR	S	S	MR	S
Ус 209-4		VR	R	VR	R	VR
Ус 266-5-2		R	R	R	R	R

Примеч.: VR, R, MR, S, VS – высокая устойчивость, устойчивость, умеренная устойчивость, восприимчивость, высокая восприимчивость соответственно

Изучение коллекции самоопыленных линий ВИР, охарактеризованных ранее в разных странах как устойчивые к пузырчатой головне, выявило их устойчивость и к одесской популяции возбудителя (Ивашенко, 1977). Неспецифический характер устойчивости кукурузы к болезни (табл.18) подтвержден нами и в дальнейших исследованиях (Ивашенко и др., 1982).

Отсутствие дифференциальной реакции гибридов и линий позволяет судить о наличии у кукурузы только горизонтального типа устойчивости, поэтому устойчивость селекционного материала должна оцениваться к смеси экотипов гриба конкретного региона. На основании собственных исследований и анализа литературы можно считать, что устойчивость кукурузы к пузырчатой головне является неспецифической и долговременной, благодаря чему сохраняется таковой на протяжении десятилетий во многих странах. Эта устойчивость органотропна, а в процессе развития взаимоотношений в патосистеме – физиологическая в той мере, в какой ингибируется рост галлов.

Трехлетнее изучение большого коллекционного разнообразия линий из разных стран мира (в общей сложности 1117 образцов) позволило выявить 2 основные группы линий, различающихся по преимущественной локализации вздутый головни: на стеблях - 61.4% (размах значений 52.3 – 70.4); на початках – 16.0% (размах значений 10.8 – 23.3).

Таким образом, у 77.4% линий имеет место четкая органотропность, проявляющаяся в поражении *U. maydis* определенных органов, и лишь у 22.6% линий отмечено совместное поражение нескольких надземных орга-

нов. Целесообразно совмещать в генотипе гибрида линии с различным типом органотропной устойчивости к болезни.

Сравнительное изучение автором нескольких апробированных ранее методов инокуляции (Чекалин, 1961; Немлиенко, Сиденко, 1967; Немлиенко и др., 1969) показало, что органотропные проявления устойчивости у линий коррелятивно не связаны. Причем пораженность початков достигала 100% у материала, прошедшего длительное изучение при негативном отборе. Это позволило нам прийти к заключению, что 100% - е поражение початков, достигаемое у образцов, инокулированных на 2-3 день, и проявление различий на 7-й день после появления рылец (как это предложено для выявления физиологической устойчивости в методике ВНИИ кукурузы, 1980) являются лишь свидетельством различного по продолжительности периода восприимчивости (Иващенко, 1992).

Высокий уровень физиологической устойчивости – это отсутствие вздутия в местах возникновения антоциановых пятен. Опухоль, едва начав формироваться, быстро деградирует (Воронков, 1969), а споры образуются в незначительном количестве и с пониженной жизнеспособностью (Каратыгин, 1971).

Нам представляется, что на первом этапе оценки комбинационной способности новых линий, проводимой на участках гибридизации с обрыванием метелок, возможно выявление физиологической устойчивости, проявляющейся вследствие раневой инфекции в месте отрыва метелок (Иващенко, 1983). К выявленным нами линиям с физиологической устойчивостью может быть отнесена V 312 (к-15853), размер головневых вздутий на растениях которой не превышает 2-3 см, как и у линии С 103 (к- 14651). Линии с таким типом устойчивости целесообразно использовать для оценки комбинационной способности по устойчивости к болезни (табл. 18).

Из данных таблицы 19 видно, что интенсивность поражения растений (как проявление устойчивости физиологического типа) в комбинациях скрещиваний с линией С 103 достоверно ниже, независимо от генотипа материнской формы. Примером использованием такой устойчивости является способ отбора линий кукурузы с физиологической устойчивостью к пузырчатой головне (Иващенко, 1983).

Известно, что изучение комбинационной способности большого числа линий кукурузы связано с необходимостью обрывания метелок у растений на участках гибридизации. Но это, кроме затрат ручного труда, способствует усилению поражения их пузырчатой головней, что приводит к снижению семенной продуктивности и качества семян. Перевод на стерильную основу лишь ограниченного числа линий, хорошо изученных по комбинационной способности, не уменьшает значимости проблемы. Сильная повреждаемость растений кукурузным мотыльком и хлопковой совкой делает уязвимыми гибриды, не обладающие физиологической устойчивостью к болезни. Подробнее материал изложен в главе 4 (Способ отбора линий кукурузы с физио-

логической устойчивостью к пузырчатой головне *Ustilago maydis* (DC.) Corda.).

Таблица 19. Характер поражения пузырчатой головней гибридов от тестерных скрещиваний (естественный инфекционный фон)

Комбинации скрещиваний	Степень поражения, %	Балл поражения (шкала 1-5)
К 1356 х ВИР 133	15.2	4.6
К 1356 х Од 105	17.5	4.8
К 1356 х С 103	14.6	3.4 +
К 1356 х W 182	17.9	3.9
ВИР 133 х N 8	9.4	4.8
ВИР 133 х Од 105	15.3	3.4
ВИР 133 х С 103	5.6 +	2.7 +
ВИР 133 х W 182	15.2	3.1
ВИР 133 х Од 301	14.9	4.6
ВИР 133 х Oh 43	5.9	4.4
Од 301 х N 8	15.3	4.3
Од 301 х Од 105	16.8	3.9
Од 301 х С 103	4.8 +	2.7 +
Од 301 х W 182	21.2	3.6
Од 301 х Oh 43	14.5	3.0
НСР ₀₅	8.1	0.9

+) достоверно более устойчивые гибриды

Пыльная головня - *Sorosporium reilianum* McAlp. (син. *Sphacelotheca reiliana* (Kuhn.) Glint. Возбудитель известен в двух биологических формах, из которых типовая форма – *Sorosporium reilianum* f. *reilianum* паразитирует на видах сорго (в незначительной степени поражает и суданскую траву); другая – *Sorosporium reilianum* f. *zeae* поражает кукурузу. Э.Э. Гешеле (1927), а также М. Reed с соавторами (1927) экспериментально установили наличие 2-х специализированных форм. Анализ литературы по генетике *S. reilianum* привел И.В. Каратыгина (1986) к заключению о гетероталличности вида, характеризующегося сложной генетической системой «по полу». У возбудителя выявлены признаки около 10 различных половых групп (Mankin, 1953) и способность скрещиваться с *Sphacelotheca cruenta* и *Sph. Sorghi*.

Возбудитель проникает в проросток через гипокотиль и coleoptиль и, распространяясь вслед за точкой роста, трансформирует репродуктивные органы в сорусы (Lynch et al., 1980; Zhu et al., 1984). Согласно последним данным (Martinez et al., 2002) возбудитель способен проникать и в корни кукурузы. Учитывая проростковый тип заражения молодых тканей, болезнь легко воспроизводится на инфекционном фоне.

Основной иммуногенетический барьер – физиологический, обуславливающий дегенерацию и гипоплазические изменения патогена в клетках устойчивых образцов (Страхов, 1959, Барахтянская, 1963). Механизм защитной реакции, как полагают исследователи (Барахтянская, 1967; Каратыгин, 1981), объясняется тем, что ядро либо принимает участие в синтезе веществ футляра вокруг внутриклеточной гифы, либо выполняет фагоцитарную функцию. Показано (Cao et al., 1986), что устойчивость к пыльной головне может определяться содержанием ДИМБОА в проростках, – с концентрации его в тканях мезокотила более 40 мг/мл начинается ингибирование роста гиф гриба.

Патогенез пыльной головни характеризуется явной депрессией роста и развития зараженного растения. Значительно снижается высота растений (Dracsea, 1970), урожай сухого вещества надземной массы и корней; наличие мицелия гриба в проводящей системе подавляет транспирацию (Шашин, 1973).

Возбудитель способен одинаково успешно проникать в ткани проростков восприимчивых и устойчивых линий, но в последних дегенерация его мицелия в эпидерме и паренхиме практически завершается в фазе 3 – 5 листьев, а у восприимчивых – продолжается активный рост мицелия в направлении апикальной меристемы (Саване, 1991).

У зараженных растений количество сахаров увеличивается в 2.5 – 2.9 раза, белка – в 1.4 – 3.3 раза; изменяется качественный состав сахаров и белков. При этом, увеличение количества белка у устойчивых линий в период формирования 1 – 2 листа связывают с ответной реакцией на внедрение патогена (Телятников, 1991).

Показателем эффективности механизмов физиолого-биохимической защиты является способность генотипа преодолеть конкретную инфекционную нагрузку (рис. 9), что проявляется в разной поражаемости среднеустойчивых и восприимчивых линий кукурузы.

Оценка влияния инфекционной нагрузки на степень поражения дает возможность выявить линий с полевой устойчивостью, слабо поражающиеся на умеренных (0.035 млн /гнездо спор) инфекционных фонах (рис. 9).

Как видно из рисунка 9, только линия А 218 сохраняет устойчивость при увеличении инфекционной нагрузки в 10 000 раз (различия по инфекционным фонам достоверны на 5%-м уровне). Близка к ней по устойчивости и линия Со191. Устойчивая к кукурузному мотыльку линия Oh 43 имеет в полевых севооборотах достаточно высокую устойчивость и к пыльной головне, но при увеличении инфекционной нагрузки (бессменная культура, инфекционный участок) поражается как умеренно восприимчивые линии. Линии А218 и Со 191 сохраняют устойчивость при увеличении инфекционной нагрузки в 10 000 раз, что определяет возможность выращивания их на почвах разного уровня зараженности.

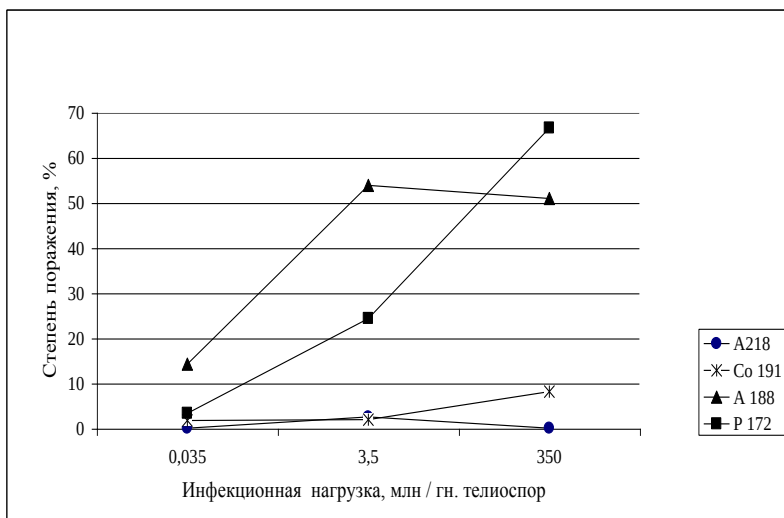


Рисунок 9. Влияние инфекционной нагрузки на пораженность линий кукурузы *S. reilianum* (Одесса, 1977)

Установлено (Immer, Hoover, 1932; Saboe, Hayes, 1941), что устойчивость к болезни контролируется несколькими генами. Расширение исследований по количественной генетике устойчивости к *S. reilianum* самоопыленных линий кукурузы обусловлено дефицитом зародышевой плазмы в селекции на гетерозис.

Изучение различных аспектов устойчивости к пыльной головне показало её неспецифичность, обусловленную действием нескольких или множества генов, контролирующих устойчивость преимущественно как полигенный признак. Вместе с тем, для части генотипов нередко проявления устойчивости вертикального типа (Кузьминская, 1979; Иващенко, 1982; Юрку, 1990). В проявлении признака устойчивость – восприимчивость участвуют гены с аддитивными и доминантными эффектами, однако большую роль в наследовании устойчивости к болезни играют эффекты аддитивного типа действия генов (Иващенко, 1982; Юрку, 1990). Выявлен достоверный материнский эффект, то есть влияние цитоплазмы устойчивого родителя на уменьшение поражаемости простых гибридов первого поколения. При этом установлено, что вероятность отбора менее поражаемых простых гибридов выше, чем двойных, при равной доле восприимчивой зародышевой плазмы в генотипе гибрида (Иващенко, 1982).

Проведенные в 1980-е годы исследования в различных эколого-географических зонах страны (Северный Кавказ, Степь и Лесостепь Украи-

ны) не выявили дифференциального взаимодействия в патосистеме кукуруза – *S. reilianum* (Иващенко, 1992). Несмотря на различия в вирулентности популяций головни из разных мест Молдавии и Украины (Грисенко, Дудка, 1977; Юрку и др., 1981), показано, что селекция на расоспецифический тип устойчивости бесперспективна в силу временного характера расоспецифических отношений и выравнивания вирулентности рас различного эколого-географического происхождения (Юрку, 1990). В основе этих явлений лежат разнонаправленные и независимые от сорта растения рекомбинации патогена по вирулентности, а также мутации.

Широкое использование в начале 1970-х годов интродуцированных из США линий А 619, П 354, П 346 в селекцентрах СССР и последовавший за этим рост поражаемости пыльной головней гибридов с их участием обусловили интенсивные исследования природы устойчивости к болезни.

Результаты оценки комбинационной способности (по: Griffing, 1956) и генетического анализа линий по устойчивости к *S. reilianum* с помощью алгоритма В. Хеймана (Науман, 1960) выявили неплохое соответствие рангов линий. Установлены моно- и дигенный типы наследования устойчивости

Показана высокая ОКС и СКС линий А 619, А 188, П 346 по восприимчивости к болезни и целесообразность предварительного изучения устойчивости к пыльной головне линий, привлекаемых в широкую селекционную проработку (Иващенко, 1982). Сходные данные приводит А.И. Юрку (1990).

Поскольку широкое внедрение гибридов кукурузы в производство вытеснило многие местные формы и сорта, накопившие в процессе длительного возделывания генетически обусловленные вариации по самым различным признакам и свойствам, оригинальная зародышевая плазма большинства из них представлена лишь в генетических коллекциях и используется слабо, а большинство гибридов создается на основе небольшого количества генетически разнообразных линий (Batty, 1975; Мук, 1981). Недостаточное генетическое разнообразие ядерного и органельного геномов привлекаемого в скрещивания исходного материала присуще многим селекционным программам, что отрицательно отражается на эффективности селекционной работы.

В 70-80-е годы наметились успехи в селекции кукурузы, связанные с использованием различных мутантных генотипов в качестве доноров – носителей конкретных признаков и свойств. Для этого широко использовался метод рекуррентной селекции, что значительно ускорило создание аналогов ценных линий, благодаря возможности фенотипического контроля проявления мутаций при отборе в беккросных потомствах. При всей многочисленности мутантов, выявленных и идентифицированных у кукурузы, лишь некоторые нашли применение в селекции после весьма одностороннего их изучения, т.е. без комплексных исследований по оценке степени и характера их влияния на продуктивность, устойчивость к болезням, вредителям и неблагоприятным условиям среды (Мук, 1981). Нередко депрессия массы 1000

зерен, большая поражаемость початков фузариозом, ломкость стеблей и худшая всхожесть семян у линий переведенных на основу мутаций O_2 , bm_3 рассматривается как результат плейотропного действия мутантных генов (Lambert et al., 1969 и др.; Георгиев и др., 1979; Хаджинов, Зима, 1979).

Наряду со специфичностью взаимодействия ряда мутантных генов с конкретной генетической средой, приводящего к изменению устойчивости реципиента к болезням, отмечено их влияние на высоту растений и продолжительность периода всходы – цветение (Иващенко и др., 1981). Проведенные исследования и анализ данных литературы привел нас к мысли о неоправданно широком толковании плейотропного действия мутантного гена O_2 ; от существенного повышения содержания лизина и триптофана в зерне, до изменения устойчивости к болезням стеблей и листьев. Выявление четких различий - устойчивости к *B. turcicum* обычных линий В 14 и М 14 и восприимчивости их высоколизиновых аналогов, - позволило выдвинуть гипотезу о том, что в контроле иммунного ответа указанных линий могут участвовать разные генетические системы, то есть восприимчивость к болезни у реципиента возникает за счет плазмы донора, привносимой при переносе мутантного гена.

Исходя из выдвинутого нами предположения о возможности повышения эффективности селекции на устойчивость к болезням благодаря увеличению гетерогенности, обусловленной высоколизиновым синтетиком Александера (привлекаемого в качестве донора гена - структуры эндосперма O_2 при создании высоколизиновых аналогов линий), в качестве исходной формы использовали линию А 619 АО₂ ВС 5. Была применена процедура её обратного перевода в норму, посредством фенотипического контроля расщепляющихся потомств и отбором продолжателей со стекловидным эндоспермом зерна, обычно выбраковываемых при создании высоколизиновых аналогов. Непрерывный инбридинг включал и ежегодный иммунологический контроль, осуществляемый на совмещенном инфекционно-инвазионном фоне (искусственном в отношении пыльной головки, провокационным – кукурузного мотылька). Определение реакций на поражение и повреждение ко времени цветения позволило самоопылить устойчивые растения в качестве продолжателей (родоначальников линий). Совмещая вышеописанную процедуру с одновременным отбором на скороспелость в J 5 удалось выделить более скороспелую линию ЛВ 4 зМ, устойчивую не только к пузырчатой головне и кукурузному мотыльку, но и пыльной головне. В то же время попытки внутрилинейного отбора в пределах А 619 с использованием традиционного инбридинга, не позволили выделить устойчивую к пыльной головне сестринскую линию (Кузьминская, 1982; Юрку, 1990).

Процедура обратного перевода высоколизиновых линий в норму посредством фенотипического контроля расщепляющихся потомств и отбором продолжателей со стекловидным эндоспермом зерна, значительно расширяет возможности использования мутантных форм в селекции, рассматривая их

не только как геноносителей конкретных признаков, имеющих хозяйственную ценность, но и в качестве источников генетического разнообразия по факторам устойчивости. Изучение линии ЛВ 43М группой учреждений – соисполнителей программы ТОСС (ИФРиГ, НПО “Элита”, КОС ВИР) подтвердило её засухоустойчивость, устойчивость к болезням и вредителям (головневым грибам, кукурузному мотыльку, тлям), высокую ОКС и СКС. С её участием и в соавторстве с ВИЗР был создан тройной гибрид ЧКГ 280 М, районированный в Сумской области в 1990 г.

Устойчивость кукурузы к возбудителям болезней листьев

Бурую (обыкновенную) ржавчину кукурузы, вызываемую *P. sorghi*, относят к эндемичным болезням в западном полушарии США, где гриб потенциально способен развиваться до масштабов эпифитотии, как и в кукурузном поясе.

Было показано (Mains, 1931; Hooker, Russell, 1962), что устойчивость к болезни расоспецифична, обусловлена у линий различными доминантными генами, найденными в 6 локусах (Rp1 – Rp6). Установлено также участие одного, двух или трех рецессивных генов в генетическом контроле устойчивости к *P. sorghi* (Hooker, 1978). В США этот тип устойчивости использовался в программах селекции ограниченно. Были выявлены другие типы устойчивости, которые проявлялись не на стадии всходов, а у взрослых растений. Обобщая материалы по устойчивости кукурузы к бурой ржавчине, А. Хукер (1972) отмечает, что главной причиной второстепенного значения болезни в кукурузном поясе США является возрастная устойчивость, которая характеризуется небольшим числом пустул и проявляется количественно. Эта возрастная устойчивость обеспечивала медленное развитие болезни и была высоко наследуемой (Hooker, 1967).

Южная (тропическая) ржавчина кукурузы, вызываемая *P. polysora* Undew., распространена в Африке, Центральной и Южной Америке. Испытания почти 400 линий из тропической Америки, проведенные в Восточной Африке, показали, что ни одной линии, гомозиготной по сверхчувствительности не было обнаружено. Африканская кукуруза, утратившая в течение нескольких веков устойчивость к *P. polysora* в отсутствие патогена, стала после 10-12 поколений самостоятельно менее восприимчивой и эпифитотия прекратилась раньше, чем удалось выпустить в массовом масштабе новые линии для фермеров. К *P. polysora* также выявлено наличие у кукурузы двух типов устойчивости. Благодаря наличию у тропических сортов кукурузы генетической изменчивости по возрастной устойчивости эта горизонтальная устойчивость стабилизировала развитие гриба на уровне, обеспечивающем минимальные потери от болезни.

Считается, что устойчивость кукурузы, по-видимому, почти полностью горизонтальная, развившаяся к обоим видам ржавчины (*P. sorghi*, *P.*

polysora), причем в большинстве случаев это было достигнуто без обращения к сверхчувствительности (Расселл, 1982).

В современной России бурая ржавчина имеет небольшой ареал вредоносности: Черноморское побережье Кавказа, Приморский край. Отмечена ограниченная распространенность болезни в Приморском, Краснодарском и Ставропольском краях, Кабардино-Балкарии. На Украине болезнь встречается в Одесской, Черкасской и Закарпатской областях (Иващенко, 1991). В большинстве регионов бурая ржавчина проявляется во второй половине вегетации кукурузы, практически не причиняя вреда. Однако, в 1978 г. на севере Одесской области раннее развитие болезни привело к существенному поражению восприимчивых линий ДВЕ 116 ТР, Т 23, Ер 1, Б 253, 155 и др. Серьезная вспышка болезни была отмечена в 1967 году в Закавказье (Шавлашвили, 1967).

Южный гельминтоспориоз кукурузы – *Bipolaris maydis* (Nisikado et Miyake) Shoemaker (син. *H. maydis*) в течение вегетационного периода 1970 года из второстепенной болезни, недобор урожая от которой составлял менее 1%, вызвал эпифитотию, обусловленную быстрым распространением расы Т, потери от которой составили более 12% от средних потерь, ожидаемых от всех болезней кукурузы в США.

Как отмечает Г. Рассел (1982), две расы *B. maydis* различаются во многих отношениях. Во-первых, раса Т крайне специфична и поражает только растения с цитоплазмой техасского типа, тогда как раса О не отличается избирательностью к различным цитоплазмам. Во-вторых, раса О – это главным образом листовой патоген, тогда как раса Т поражает листья, листовые влагалища и початки. В третьих, раса Т образует специфичный патотоксин, подавляющий рост корней у генотипов с техасским типом цитоплазматической мужской стерильности (ЦМС).

Устойчивость к расе О обусловлена ядерными генами, у большинства источников она проявляется количественно и наследуется полигенно. Устойчивость к расе Т определяется цитоплазмой и ядром, причем у форм с ЦМС–Т ядерные гены придают лишь частичную устойчивость и, вероятно, это те же гены, которые придают устойчивость к расе О (Hooker, 1971).

Очаги южного гельминтоспориоза (предположительно, раса О) отмечались на Дальнем Востоке еще в 50-е годы (Азбукина, Онисимова, 1956). Согласно обзорной информации С.А. Ерохиной (1990), болезнь проявлялась в Грузинской ССР (1980) и в Северной Осетии (1977-1986 гг.). В 1988 г. раса Т южного гельминтоспориоза была идентифицирована в Краснодарском крае (Кубанская опытная станция ВИР), а в 1990 г. в Киевской области (Иващенко, 1992).

Сравнительное изучение вирулентности *B. maydis* (раса Т) в Краснодарском крае и Ленинградской области показало существенность взаимодействий генотип – тип ЦМС – условия среды; подтвердило более высокую скорость развития болезни (в 1.7 раза), восприимчивый тип реакции у всех ли-

ний на техасском типе ЦМС и устойчивый - на М и С типах ЦМС независимо от зоны испытания (Иващенко и др., 1991).

Высокая агрессивность и вредоносность расы Т южного гельминтоспориоза привели к необходимости возделывания гибридов кукурузы с 1970 г. преимущественно на фертильной основе в США, затем в Западной Европе, а с 1990 г. в России. В процессе перевода на генетическую основу цитоплазматической мужской стерильности (ЦМС) наибольшее распространение в селекции и семеноводстве получили устойчивые к *B. maydis* (расе Т) М и С типы ЦМС.

Дальнейшее расширение генетического разнообразия цитоплазм потребовало определения их устойчивости к расе Т. В работе с этим карантинным объектом использовался разработанный в ВИЗР (Иващенко В.Г.) и внедренный в практику селекции ВНИИ кукурузы метод оценки восприимчивости к южному гельминтоспориозу, показавший при оценке линий и гибридов хорошую дифференцирующую способность (Сотченко и др., 1998).

Для изучения возможности привлечения в селекционно-семеноводческую работу новых типов ЦМС во ВНИИ кукурузы были созданы стерильные аналоги по линиям F 7 и PH 53 на шести типах ЦМС S группы (Горбачева, 2007). По данным зарубежных исследователей (Kalman et al., 1982), эти типы разделены методом основного компонентного анализа на 3 подгруппы: I – S, R, ML; II – L, CA; III – ЕК.

На рисунке 10 представлены трехлетние данные изучения стерильных аналогов S группы на устойчивость расе Т в сравнении с фертильными аналогами.

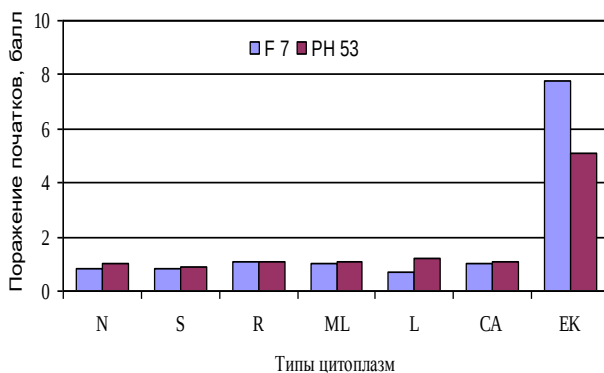


Рис 10. Интенсивность поражения початков расой Т *D. maydis* у стерильных аналогов линий кукурузы S группы ЦМС (1997 – 1999 гг.)

Как видно из представленных данных, типы цитоплазм S, R, MI, L, SA оказались устойчивыми, а цитоплазма ЕК - восприимчивой, аналогично ЦМС Т типа. Иммунологическая неоднородность изученных типов ЦМС S группы предполагает обязательность изучения новых источников ЦМС до привлечения их в селекционную работу.

В процессе изучения этиологии южного гельминтоспориоза в Китае было отмечено поражение кукурузы на С типе ЦМС, что послужило основанием для предупреждения о появлении новой расы гриба – расы С, способной поражать 24 вида растений из семейства *Graminea*. Выявлена восприимчивость к расе С подгруппы с (ЦМС-С), тогда как С II (ЦМС-Р) и С III (ЦМС – ES) поражались слабо и могли быть использованы в производстве семян (Wu, Liang, 1984; Wei et al., 1988; Liu et al., 1991).

В структуре микоценозов стеблей и початков кукурузы в Приморье раса Т *B. maydis* имеет и в настоящее время частоту встречаемости 30-45% (Мартынюк, 2002).

Северный гельминтоспориоз листьев кукурузы вызывает гриб *Exserohilum turcicum* (Pass.) Leonard et Suggs (син.: *H. turcicum*). Устойчивость к болезни контролируется монофакторно (генами Ht1, Ht2, Ht3, HtN) или полигенно (Югенхеймер, 1979). У возбудителя северного гельминтоспориоза выявлено 4 расы (Leonard, Leath, 1990), обозначаемые цифрами 1, 2, 3, 4.

На основе сравнительного изучения наследования устойчивости кукурузы к северному гельминтоспориозу показано (Ullstrup, 1970), что в условиях сильной эпифитотии северного гельминтоспориоза ген Ht обеспечивает худшую защиту, чем полигенная устойчивость. Полифакториальная устойчивость может придать растениям устойчивость от очень слабой до высокой. Устойчивость гибридов обычно пропорциональна числу и степени устойчивости инбредных линий, входящих в их родословную. М. Дженкинс и А Роберт. (Jenkins, Robert, 1952) и другие авторы, изучая наследование устойчивости к северному гельминтоспориозу, установили, что устойчивость проявлялась, главным образом, в меньшем количестве и размерах некрозов, а также в меньшей их споруляции по сравнению с восприимчивыми генотипами. Устойчивость была частично доминантной и контролировалась многими генами, локализованными на 12 плечах хромосом.

Преобладание аддитивных эффектов генов позволило использовать простые методы периодического отбора по фенотипу или массового отбора. Путем периодического отбора в условиях эпифитотийного развития болезни были выведены линии, обладающие полигенным типом устойчивости. Эта работа позволила передать восприимчивым линиям кукурузного пояса устойчивость к болезни от инбредных линий с юга США. Отмечается, что полевая устойчивость кукурузы к северному гельминтоспориозу прямо или косвенно связана с участием теосинте и трипсакум в эволюции кукурузы.

Растения этих предковых форм не иммунны и не обладают реакцией сверхчувствительности. В результате проникновения гриба образуются небольшие пятна, спорующая в зоне некроза скудная и степень поражения не нарастает в течение сезона (Nelson, 1973).

Южная пятнистость листьев – *Bipolaris zeicola* (Stout) Schoemaker (син.: *H. carbonum*) не имеет серьезного экономического значения в России, как и в США. Обследование посевов кукурузы в СССР, проведенное в конце 80-х годов, выявило встречаемость гриба в большинстве зон возделывания кукурузы. Очажно заболевание отмечалось на Украине, на Северном Кавказе, в Грузии.

Известны три физиологические расы гриба (различающихся по симптомам поражения растений), из которых раса 1 поражает листья и початки, она практически уничтожает восприимчивые инбредные линии (Мо, 21 А, К 44), однако большинство самоопыленных линий устойчиво к первой расе, контролируемой доминантными генами Hm1 и Hm2. Растения гомозиготные по гену Hm1 полностью устойчивы. Посредством беккроссирования удастся легко передать устойчивость восприимчивым линиям, поскольку требуемая выборка составляет 10-12 растений (Ullstrup, Brunson, 1947).

Устойчивость к расе 2 контролируется, вероятно, многими генами (Югенхеймер, 1979). В контроле устойчивости к расе 3, проявляются гетерозис по устойчивости, специфическая комбинационная способность и материнский эффект, но наиболее значимы аддитивные эффекты генов (Hamid et al., 1982).

Устойчивость кукурузы к возбудителям стеблевых гнилей

Исследованиями природы устойчивости к стеблевым гнилям уже к середине 60-х годов (Chrstensen, Wilcoxson, 1966) определена ведущая роль анатомического и физиологического барьеров, с учетом которых скрининг селекционного материала по прочности стебля и устойчивости паренхимы к загниванию выделились в качестве двух самостоятельных направлений селекции. Была показана положительная связь содержания сахаров в стебле с устойчивостью их к загниванию (Sayre et al., 1931; Messiaen, 1959; Mortimore, Ward, 1964), а коррелятивно связанное с ними содержание вторичных метаболитов – ДИМБОА, МБОА (Wysong, Hooker, 1966; Fajemisin, Hooker, 1974) – к ряду насекомых, возбудителей грибных и бактериальных болезней (Virtanen et al., 1957; Dunn, Routley, 1972).

Установлено фунгистатическое действие ДИМБОА против возбудителя гиббереллезной стеблевой гнили (Barnes, 1959), определена его роль как общефизиологического токсина и ограничителя питания кукурузного мотылька (Бек, 1964; Klun, Robinson, 1969), а флавонового гликозида манзина - устойчивости к хлопковой совке (Wilstrom et al., 1982). Предполагается существование и других, отличных от ДИМБОА факторов, определяющих ус-

тойчивость к кукурузному мотыльку (Russell et al., 1975). Положительно оценивается также роль фенолов в листьях кукурузы в связи с устойчивостью к кукурузному мотыльку (Притула и др., 1973), сахаров и фенолов в корнях и стеблях сорго в связи с устойчивостью к угольной гнили (Anahosur, Naik, 1985). Однако возбудитель антракнозной гнили - *C. graminicola*, обладает способностью связывания растительных полифенолов, образующихся в ответ на заражение (Nicholson et al., 1986).

Изучение динамики накопления и распределения углеводов выявило их максимум в начале формирования зерна, и по мере снижения содержания в стебле сахаров – прогрессирующий рост восприимчивости к диплодиозной стеблевой гнили (Fairey, Daynard, 1978). При этом у восприимчивых форм снижение идет быстрее и в большей степени (Johann, Dickson, 1945). Сходным образом изменяется содержание в экстрактах из стеблей устойчивых и восприимчивых линий веществ, ингибирующих рост *D. zeaе* в культуре (Barnes, 1959).

Таким образом, физиологический барьер, определяющий устойчивость узлов стеблей к загниванию, оптимизируется фотосинтезом и балансом накопления – расхода углеводов; дефолиация приводит к резкому уменьшению содержания углеводов в стеблях и росту предрасположенности к болезни, удаление початков – напротив, уменьшает скорость отмирания клеток в тканях стеблей (Pappelis, Katsancs, 1969; Barnett, Pearce, 1983). Однако роль моносахаров в устойчивости проростков к диплодиозу всходов неоднозначна (Dickson, Holbert, 1926): высокое содержание пентоз делает их восприимчивыми к болезни, гексоз – устойчивыми. Различны и реакции линий разного уровня устойчивости к гнилям стеблей: у проростков устойчивой линии А 632 меньше изменяется интенсивность дыхания и нитратредуктазная активность в сравнении с восприимчивой W 117, при заражении их *F. graminearum*, *F. verticillioides*, *F. semitectum* (Korosi, Vojtovics, 1979). Кроме того, у устойчивых к *F. verticillioides* линий кукурузы в ответ на заражение происходит образование *de novo* изоферментов пероксидазы (Brad et al., 1974; Rakha et al., 1984).

В ряду физиологических характеристик оправдано и использование показателей плотности паренхимы (оводненности), обнаружившей тесную положительную связь с устойчивостью к диплодиозной и фузариозной гнилям стеблей кукурузы (Pappelis, Smith, 1963; Немлиенко, Грисенко, 1969) и антракнозной стеблевой гнили сорго (Katsanos, Pappelis, 1969). Показано (Иващенко, 1972), что между интенсивностью поражения линий фузариозной стеблевой гнилью и плотностью паренхимы в период учета болезни корреляция отрицательная и очень тесная (табл.20).

При этом выявлены как линии с низкой плотностью ткани в начале налива зерна, так и с высокой – в полную спелость (Гешеле, Иващенко, 1971).

Дальнейшее изучение плотности ткани стеблей и вторичных корней в онтогенезе показало, что ее снижение идет сходно (в направлении от корней к початку), но с разной скоростью у устойчивых и восприимчивых линий, причем скорость отмирания тканей у устойчивых форм наступает позже времени уборки, проводимой до проявления ломкости стеблей.

Было отмечено, что ремонтантность как тип развития, характеризующая высокую физиологическую реактивность растений – эффективный неспецифический физиологический барьер, сдерживающий развитие возбудителей многих типов гнилей (Иващенко, 1981).

Таблица 20. Интенсивность поражения фузариозной гнилью стеблей самоопыленных линий с различной плотностью паренхимных тканей (Одесса, 1970)

Линии	Балл поражения	Плотность паренхимы, г/см ³	
		В день заражения	В день учета
Одесская 301	1.32	0.952	0.948
К 1356	1.35	0.942	0.860
ВИР 133	1.93	0.899	0.811
ВИР 38	2.50	0.616	0.340
К 694	2.67	0.535	0.480
Д-6-2-5...	2.82	0.600	0.478
ВИР 44	3.0	0.681	0.578
Одесская 109	3.12	0.461	0.332
Одесская 105	3.15	0.835	0.530
ВИР 40	3.16	0.852	0.516

$$r = -0,962 \pm 0,012$$

Можно полагать, что некоторые из генов, принимающие участие в определении продолжительности вегетационного периода, обуславливают устойчивость к фузариозной, гиббереллезной и угольной гнилям. Возможность аналогичного типа проявления устойчивости картофеля к фитофторозу отмечалась ранее (Ван дер Планк, 1972).

Ремонтантные линии представляют особый интерес для селекции скороспелых гибридов, поскольку обладают темпами репродуктивного развития ранне- или среднеспелых и продолжительностью вегетативного роста позднеспелых линий. Они, как и созревающие при зеленом стебле позднеспелые линии, защищены от возбудителей стеблевых гнилей физиологической реактивностью и обладают способностью продуцирования веществ фунгистатического действия. Наиболее четким биохимическим показателем, тесно связанным с устойчивостью, является содержание в стебле углеводов, веществ вторичного обмена – DIMBOA, MBOA и др.

Таблица 21. Поражаемость линий кукурузы различных групп спелости стеблевыми гнилями (ВСГИ, Одесса, 1974)

Распределение линий по группам устойчивости	Распределение линий по группам спелости, %			
	Скороспелые	Среднеспелые	Позднеспелые	Очень поздние
Устойчивые	7.1	38.4	69.6	100
Умеренно устойчивые	25.2	32.4	20.0	0.0
Умеренно восприимчивые	33.4	24.2	10.5	0.0
Восприимчивые	34.3	5.0	0.0	0.0

Изучение анатомии стеблей в связи с их ломкостью позволило выявить значительные генотипические различия по толщине коры, степени её склерификации и характеру распределения сосудисто-проводящих пучков в стебле (Hunter, Dalbey, 1937; Thompson, 1971 et al.; Зозуля, 1983).

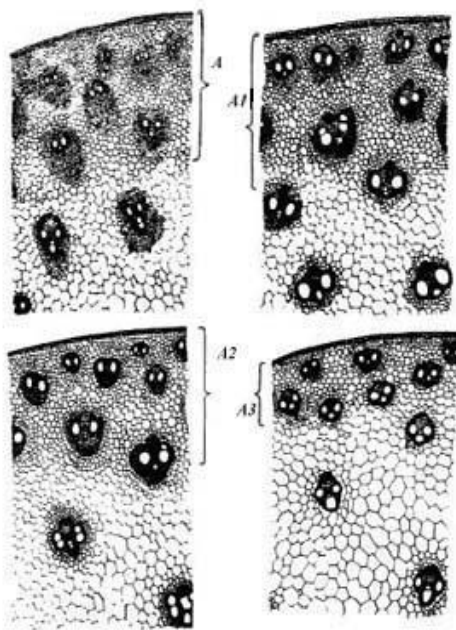


Рисунок 11. Анатомические особенности строения коры стеблей (x 50):
 А – толщина коры и характер её склерификации у теосинте;
 А1 – у гибрида Од301 x В1Р133; А2 – у самоопыленной линии В1Р 44; А3 – у линии Д-6-2-5-5-1-2 (ориг.)

Наличие существенной отрицательной зависимости между толщиной коры, степенью её склерификации и устойчивостью к стеблевым гнилям, полеганию и повреждению кукурузным мотыльком ($r = -0.686$, $r = -0.769$ и $r = -0.723$, $r = -0.567$ соответственно) подтвердило значимость рассматриваемых барьеров структурного иммунитета и необходимость отбора по этим признакам.

Хотя в отечественной литературе поляризация мнений по проблеме инфекционных фонов и типов устойчивости началась в связи с потерей многими сортами зерновых колосовых расоспецифической устойчивости к ржавчинным грибам, параллельный процесс прослеживается и в работах с кукурузой. Достаточно отчетливо это проявилось в селекции на устойчивость к стеблевым гнилям. Так, одни авторы (Foley, 1960; Barriere, 1979; Навроцкая, Инглик, 1979) предпочитали использование провокационного фона, другие – (Young, 1954; Smiljakovic, 1975) применяли только искусственное заражение, третьи – (Флоря, 1979; Грисенко и др., 1979) отдавали предпочтение определению прочности стебля к проколу пенетрометром. Сравнительное изучение и анализ различных методических подходов позволили установить несовпадение большинства результатов оценок комбинационной способности, что позволяет судить о проявлении различных иммунологических барьеров и возможности интеграции их в генотипе гибрида (Никоноренков, Иващенко, 1989). При этом определение прочности коры отображает проявление анатомической барьерности в период цветения; инокуляция, выявляя физиологическую реактивность, характеризует различия в устойчивости, учитываемые в фазе полной спелости. Провокационный фон, наряду с учетом обоих типов вышеуказанных иммунологических барьеров, позволяет также определить генотипические различия в темпах старения и дезинтеграции тканей стебля после созревания растений – в период их перестоя до уборки урожая. По мнению автора (Иващенко, 1992), наряду с общими чертами патогенеза в генезисе фузариозной стеблевой гнили есть и существенные различия (табл. 22). Сходным образом проявляются различия в патогенезе гиббереллезной стеблевой гнили.

Сравнительное изучение эффективности различных методов оценок показало, что, несмотря на значительное разнообразие возбудителей стеблевых гнилей, устойчивость к ним сводится к двум типам – физиологической и морфо-анатомической (структурной). Их наследование изучено и задача практической селекции и сортоиспытания сводится к установлению и совмещению двух типов в генотипе гибрида.

Изучение устойчивости к стеблевым гнилям (преимущественно к фузариозной и угольной) идентичного набора линий, проведенное в 5 кукурузоносящих зонах СССР, выявило стабильность реакций на заражение у устойчивых и восприимчивых линий и значительную модифицируемость признака – у среднестойчивых (табл. 23).

Таблица 22. Отличительные черты патогенеза фузариозной стеблевой гнили

<u>Характеристики патогенеза</u>	<u>Заражение стеблей</u>	
	<u>Искусственное</u>	<u>Естественное</u>
<u>Продолжительность взаимодействия в патосистеме</u>	<u>X – XII этапы органогенеза</u>	<u>II – XII этапы органогенеза</u>
<u>Локализация очага инфекции</u>	<u>II – III надземное междоузлие</u>	<u>I – III узлы стебля (редко до початка)</u>
<u>Проявления патологии</u>	<u>Коричневая или красная окраска паренхимы междоузлий</u>	<u>Частичное или полное разрушение паренхимной ткани в корневой шейке, узлах и междоузлиях</u>
<u>Продолжительность жизни листьев, масса зерна</u>	<u>Практически как и у здоровых растений</u>	<u>Преждевременное (до 15-20 дней) увядание, снижение массы и количества зерен</u>
<u>Ломкость стеблей</u>	<u>Очень редко</u>	<u>Очень часто</u>

Это подтвердило наши данные 1977 г. и показало, что доминирующие в центральной и северо-восточной части Краснодарского края, в южной, лесостепной и закарпатской части Украины возбудители стеблевых гнилей кукурузы представлены близкими по вирулентности популяциями возбудителей. Стабильность признака устойчивости у линий Од 306, Гб 866-2-1, 234-И-2 как в зонах учреждений–оригинаторов, так и остальных пунктах испытания ко всему разнообразию возбудителей, позволяет судить об отсутствии дифференциальных взаимодействий в патосистемах, то есть о неспецифической устойчивости.

Зараженность проростков кукурузы возбудителями стеблевых гнилей является неспецифичной у различных по устойчивости генотипов и не может служить критерием надежной дифференциации линий, поскольку устойчивость к гнилям стеблей является возрастной. Она определяется как скоростью, так и степенью выноса метаболитов из запасующих органов в початок, обуславливая развитие предрасположенности к болезням (рис. 12).

Как видно из рисунка 12, прогрессирующая после созревания потеря жизненности тканей стеблей кукурузы приводит при 15-дневном перестое к увеличению поражаемости даже устойчивых образцов, становящихся умеренно-устойчивыми. Нами показано, что с экономической точки зрения (естественная сушка зерна, меньшая величина потерь от гнилей) оценка гибридов по устойчивости должна осуществляться в период полная спелость – 15-дневный перестой, то есть до полного отмирания растений.

Таблица 23. Реакции самоопыленных линий кукурузы на заражение различными экологическими популяциями возбудителей стеблевых гнилей

Линии	Оригинаторы линий	Зоны и результаты испытания линий в 1977 г.				
		А	Б	С	Д	Е
Гб 866-2-1	КНИИСХ (А), 1,7*	R	R	R	R	R
Н 434		S	S	S	S	S
Ку 134	КОС ВИР (Б), 1,7	R	R	R	R	R
Ку 17		MR	S	S	S	S
Од 306	ВСГИ (С), 1,7	MR	R	R	MR	R
Од 109		S	S	S	S	MR
234-И-2	Закарпатская опытная станция (Д), 1,2	R	R	R	R	R
Ус 264	Черкасская опытная станция (Е), 1,2	S	S	S	S	MR
		Зоны и результаты испытания линий в 1978 г.				
Гб 866-2-1	КНИИСХ (А), 1,7	MR	R	R	R	R
Н 434		S	S	MR	MR	MR
Ку 134	КОС ВИР (Б), 1,7	R	R	R	R	R
Ку 17		S	S	MR	S	R
Од 306	ВСГИ (С), 1,7	R	R	R	R	R
Од 109		S	S	S	S	MR
234-И-2	Закарпатская опытная станция (Д), 1,2	R	R	R	R	R
Ус 264	Черкасская опытная станция (Е), 1,2	S	S	S	S	S

* 1 – фузариозная стеблевая гниль, 2 – гиббереллезная, 7 – угольная

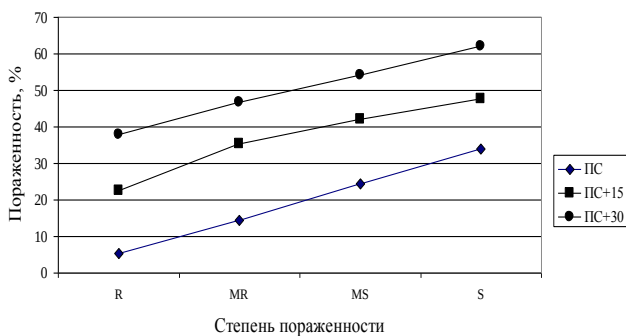


Рисунок 12. Темпы нарастания пораженности стеблевыми гнилями в зависимости от устойчивости кукурузы.

Участие всех 10 хромосом в генетическом контроле устойчивости к диплоидиозной, фузариозной стеблевым гнилям подтверждают сделанные ранее выводы исследователей о полигенно контролируемой устойчивости (Rakha, Deeb, 1978). В контроле устойчивости к болезни нами показана значимость и плазмогенов (Ивашенко, Вареник, 1982).

Эколого-генетическая экспрессия признака устойчивости к стеблевым гнилям и проявления паразитарной ломкости, обусловленной скоростью и степенью деструкции грибами тканей паренхимы и коры стеблей, дополняемой повреждениями кукурузного мотылька, характеризуется значительным варьированием оцениваемых показателей при оценках и отборе источников устойчивости. Анализ данных 10-летних оценок 66 самоопыленных линий кукурузы разного уровня устойчивости позволил выявить оптимальный уровень поражаемости растений, который целесообразно закладывать в параметры отбора генотипа. Это умеренная устойчивость к поражению возбудителями гнилей, при которой суммарный недобор урожая (прямые и косвенные потери от патогенов и стеблевого мотылька) минимальны, а уровень их проявления наиболее стабилен (рис.13).

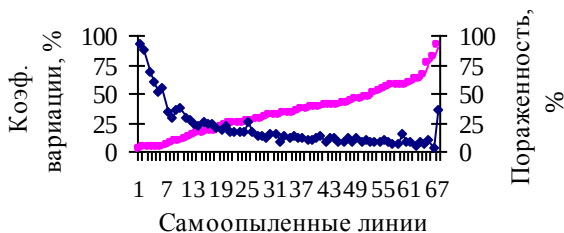


Рисунок 13. Вариативность показателей поражаемости у линий разного уровня устойчивости к стеблевым гнилям (10-летний цикл наблюдений)

Высокий уровень устойчивостью обеспечивает наиболее полную реализацию потенциала продуктивности, но повреждаемость вторым поколением кукурузного мотылька, приводящая к обламыванию стеблей над початком с периода налива зерна и ниже початка — в период созревания и перестоя на корню, сводит на нет преимущества устойчивости к болезни, поскольку источников устойчивости ко второму поколению вредителя очень мало, а селекционно ценных — единицы, представленных группой среднепоздних и позднеспелых образцов.

Как показано на рисунке 14, у среднеустойчивых линий среднемного-летняя пораженность составляет 19.4%, а её вариативность 20.9%, что позволяет с наибольшей вероятностью отобрать среди коллекционного мате-

риала перспективные линии при условии многолетнего их изучения, поскольку проявление устойчивости к стеблевым гнилям (отрицательно связано с уровнем продуктивности) значительно модифицируется условиями вегетации.

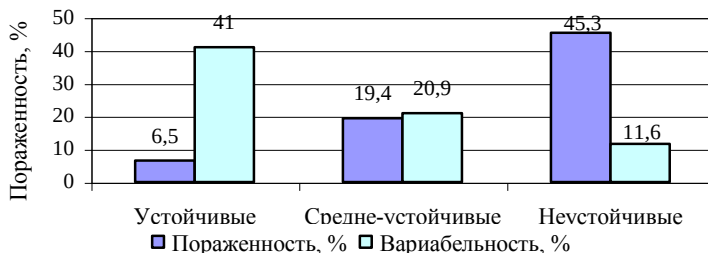


Рисунок 14. Пределы варьирования показателей пораженности и ломкости стеблей в различные по климатическим характеристикам годы

Устойчивость кукурузы к возбудителям фузариоза початков

Устойчивость к болезням початков определяется многими факторами, в числе которых определяющая роль отводится морфологическим и анатомическим особенностям строения початков и оберток (Немлиенко, 1957; Koehler, 1959; Черемисинов, 1962; Кобелева, 1977 и др.). Сложность этиологии болезней початков, сильное влияние условий питания и факторов среды привели многих авторов к мысли о невозможности выделения иммунных к фузариозу початков образцов кукурузы (Kerr, 1965; Mesterhazy, 1974; Шмараев, 1975). Вместе с тем несомненный интерес представляют данные о связи скорости старения и отмирания рылец с проникновением в початок аэрогенной инфекции гриба *F. verticillioides* (Headrick et al., 1990). Следовательно, дальнейшее познание природы устойчивости позволит проводить более осознанный отбор слабопоражаемых генотипов и разрабатывать модели растений для целенаправленной селекции на устойчивость. С учетом такой постановки проблемы уточнялась этиология фузариоза початков в лесостепной зоне Украины. Многолетнее изучение рабочих коллекций вновь создаваемых скороспелых линий позволило выявить устойчивую тенденцию отбора селекционерами образцов с короткими обертками; более 50% новых линий имели обертки превышающие длину початка до 5 см, более 25% – не более 1-3 см. С учетом длины оберток, их функционального состояния оценивалась распространенность болезни (табл. 24).

Таблица 24. Распространенность фузариоза початков в зависимости от функционального состояния оберток у линий кукурузы (данные преобразованы через угол-арксинус)

Годы	Количество линий	Полная спелость зерна		
		I. Разрыхляются, но не раскрываются	II. Разрыхляются и раскрываются	III. Не разрыхляются и не раскрываются
1986	140	$\frac{12.2a}{1.8 - 35.0}$	$\frac{17.6b}{1.8 - 31.3}$	$\frac{21.5c}{1.8 - 35.2}$
1987	116	$\frac{41.5}{22.8 - 60.0}$	$\frac{43.3}{20.7 - 74.1}$	$\frac{37.2}{18.0 - 77.1}$
1988	85	$\frac{24.4a}{12.9 - 33.2}$	$\frac{35.1c}{18.4 - 47.9}$	$\frac{39.9c}{12.9 - 63.4}$
1989	78	$\frac{34.3}{18.40 - 63.4}$	$\frac{31.0}{12.9 - 90}$	$\frac{35.1}{1.8 - 77.1}$
1990	33	$\frac{30.1}{15.0 - 48.7}$	$\frac{27.1}{24.1 - 35.2}$	$\frac{34.8}{15.0 - 50.8}$
Среднее		24.5	28.1	31.3

Примечание: в числителе – среднее по группе линий, в знаменателе – размах пораженности; различия *a – b* и *a – c* достоверны ($P_{.2}$ и $P_{.05}$ соответственно).

Из приведенных в таблице 24 данных видно, что создание линий с ремонтантным типом развития (III), у которых обертки в полную спелость зерна не разрыхляются и не раскрываются, приводит к достоверно большему поражению фузариозом початков. У линий (I), характеризующихся разрыхлением оберток вследствие быстрой отдачи влаги, сокращается продолжительность «влажной камеры» между обертками и зерновками (благоприятной для развития грибной инфекции), что способствует ускорению высыхания зерна, сокращению периода активного роста возбудителей болезней початков. Это подтверждается 5-летними данными ($24.5 < 31.3$, $P_{.02}$) и данными 1986 и 1988 гг. ($P_{.05}$). Необходимо отметить, что помимо морфологического, анатомического и физиологического барьеров существует так называемый функциональный. При прочих равных условиях (наличии инфекционного начала на отмерших рыльцах под обертками, их равной длине, одной группе спелости и консистенции зерна, отсутствии или наличии повреждений насекомыми, разрыва покровов семени) функциональный барьер определяет меньшую продолжительность и степень поверхностного роста мицелия гриба в период от проникновения инфекции, до уборки. Его составляю-

щие – скорость и степень разрыхления или раскрытия оберток, эректоидность или поникание початка – зависят от ремонтантности, достигаемой благодаря селекции генотипов, сочетающих репродуктивное развитие скороспелых и вегетативный рост позднеспелых форм. Чем выше ремонтантность, тем медленнее подсыхают обертки и тем продолжительнее оптимальная для роста гриба влажность. Напротив, рано подсыхающие и разрыхляющиеся обертки сокращают период поддержания влажной камеры, необходимой для развития грибных патогенов. Это характерно для неремонтантных форм с более ранним в онтогенезе и дружным пониканием початков, имеющих, как это видно из табл. 24, достоверно меньшую встречаемость болезни в 1986 и 1988 гг. О большей поражаемости форм кукурузы с плотным прилеганием оберток к початку сообщают и другие авторы (Enerson, Hunter, 1981).

Сравнительное изучение устойчивости кукурузы к стеблевым гнилям в нескольких эколого-географических зонах показало, что в направлении с юга на север ремонтантность возрастает и у восприимчивых форм (Ивахненко и др., 1983), а в условиях Московской и Ленинградской областей, где стеблевые гнили не проявляются, а ремонтантность, напротив, у растений всех генотипов, причем початки при созревании расположены эректоидно. Наибольшая дифференциация проявляется в Краснодарском крае и лесостепи Украины, где эректоидность присуща только устойчивым формам, а поникание – восприимчивым и проявляется как количественный признак – пропорционально числу растений пораженных стеблевой гнилью ($r = 0.748$, $P_{.01}$). Второй причиной поникания початков является гниль его ножки, возникающая вследствие повреждения кукурузным мотыльком. Одновременная оценка пораженности стеблевой фузариозной гнилью и поврежденности кукурузным мотыльком позволила выявить, что раньше поникающие початки достоверно меньше повреждаются гусеницами 2-й генерации вредителя и в 10 раз меньше поражаются фузариозом початков (табл. 25).

Таблица 25. Распространенность фузариоза початков у материнской формы гибрида Бемо (Краснодарский край, 1986)

Характеристика початков в период полной спелости зерна	Поврежденность кукурузным мотыльком, %	Фузариоз початков, %
Эректоидность	14.4	8.2
Поникание	10.8	0.8
НСР _{.05}	1.9	0.9

Неоднозначность результатов изучения связи поникания початков со степенью поражения их фузариозом (Enerson, Hunter, 1981; Ивахненко и др., 1984) определяется, вероятно, и зональными различиями в проявлении стеблевых гнилей и численности вредителей початков, а также временем поникания початков.

Важную роль в период проникновения возбудителей имеет длина рылец – путь, который должен преодолеть возбудитель до контакта с зерновкой. У линий А632, ЛВ 15, имеющих длинные обертки и рыльца, возбудители фузариоза початков значительно реже достигают зерновки при неповрежденных обертках и рыльцах. Это преимущество особенно заметно проявляется в годы невысокой численности *O. nubilalis* и *H. armigera*.

Важной характеристикой устойчивости генотипа является концентрация в рыльцах флавоноидов ДИМБОА, маизина и действие PR-генов, ингибирующих рост *F. verticillioides*. Так, наиболее высокая генетическая экспрессия флавоноидов характерна для устойчивой линии 4Соб3 с геном окраски перикарпия P2 (Sekhon et al., 2006). Оценка содержания ДИМБОА (Бек, 1964), маизина (Widstrom et al., 1982) как общебиологических токсинов успешно используется при выявлении исходного материала в селекции на устойчивость к *O. nubilalis* и *H. armigera* (Шапиро, 1985).

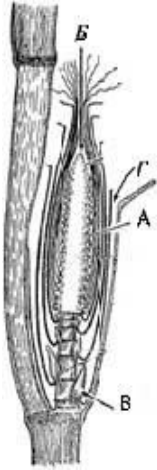
Показано, что внедрение гифов грибов в зерновки сдерживают химический состав воска и толщина перикарпия. У устойчивых к фузариозу початков линий поверхность перикарпия шершавая, он толще и имеет другой химический состав воска, а диаметр очага инфекции на 35% меньше, чем у восприимчивых (Hoenisch, 1994; Russian et al., 1997). Установлено, что гифа *F. graminearum* достигает зерновки на 7-9 день у восприимчивых генотипов и на 12-15 – у устойчивых (Miller et al., 2007).

Основные защитные механизмы у початков кукурузы систематизированы нами в соответствии с классификациями М. Middendorf (1958), Э.Э. Гешеле (1964), И.Д.Шапиро, Н.А. Вилковой (1984) и охарактеризованы по эффективности в связи с различными методическими подходами, используемыми при оценке на устойчивость (табл. 26).

Из таблицы 26 видно, что устойчивость кукурузы к болезням початков обусловлена системой иммуногенетических барьеров, эколого-генетическая экспрессия которых приурочена к различным этапам органогенеза початка. Способы проникновения грибов в початок различны: по отмирающим рыльцам, сквозь повреждения обертки, из поврежденной или пораженной ножки початка. Наиболее значимы многочисленные морфо-анатомические особенности строения початков, в их числе – длина обертки и рылец, уменьшающие возможность проникновения возбудителей в зерновки в период их наибольшей восприимчивости.

Учет уровня эффективности каждого из элементов защиты позволяет охарактеризовать изучаемый материал по устойчивости и использовать эту информацию при интеграции линий с разными типами устойчивости в генотипе гибрида.

Таблица 26. Устойчивость кукурузы к болезням початков фузариозной этиологии и её проявление в условиях искусственного и естественного заражения

	Конституциональные и индуцированные иммуногенетические барьеры			
	Морфо- анато- мический	Ингибиторный	Атрептичес- кий	Физиологичес- кий
	Длинные обертки (Koehler, 1951; Немлиенко, 1957); длинные рыльца (Б) и жесткие обертки (Collins e.a., 1917; Ивашено, 1992) ; длинная ножка початка (Иващенко, 1992 (В); шершавая поверхность и толщина перикарпия (Russian e.a., 1997)	Содержание DIMBOA (Бек, 1964); маизина (Widstrom e.a., 1982); флавоноидов (Sekhon e.a., 2006) в рыльцах и зерновках	Химический состав воска (Hoenisch, 1994)	Скорость старения и отмирания рылец (Headrick e.a., 1990); скорость разрыхления обертки и понижения початков в процессе созевания зерна (Иващенко, 1992)
	Инокуляция выявляет типы устойчивости:		Инокуляция устраняет различия:	
	А - к аспространению от очага инфекции на початке; В - от ножки початка (преимущественно латентная инфекция семян)	Б - к проникновению по рыльцам, образуя очаг на верхушке початка или налет у микропиле	морфо-анатомические, в способах и сроках проникновения грибов и вредителей	в составе и плотности аэрогенной инфекции, динамике и степени повреждения вредителями
	Reid e.a., 1992; Girma Demissie e.a., 2008	Reid e.a., 1992; Иващенко, 2009	(Иващенко, 1992)	Иващенко, 1992; 2009; Silva e.a., 2007
	Раневые инфекции как фактор повреждаемости фитофагами и накопления микотоксинов в початках и стеблях			
	<i>O. nubilalis</i> – фузариоз, гиббереллез початков	Болезни стеблей – микотоксины	<i>H. armigera</i> – фузариоз, гиббереллез початков	Болезни початков – микотоксины
	$r = 0.98-0.99$ (Иващенко, 1992); $r = 0.89-0.95$ (Иващенко, Сотченко, 2002); $r = 0.66-0.92$ (Munkvold, 2003)	Young, Miller, 1995; Bergstrom, 2010; Motshwari e.a., 2011	Clements,e.a., 2003; Takács e.a., 2009; Venturini e.a., 2011	Clements e.a., 2003; Munkvold e.a., 1999; $r = 0.62-0.89$ (Munkvold, 2003)

Примечание: А – инокуляция в зерновку, Б – инокуляция в пучок рылец, В – инокуляция в ножку початка, Г – естественное проникновение аэрогенной инфекции.

В процессе селекции на продуктивность многим особенностям самозащиты в настоящее время уделяется недостаточно внимания (Иващенко, 1992).

Отметим, что при инокуляции и оценке устойчивости к фузариозу початков в системе кукуруза - патоген рассматриваются в основном 2 её типа: 1- устойчивость рылец к проникновению гриба к зерновкам; 2- устойчивость зерновок к проникновению гриба и колонизации. Остальные типы устойчивости рассматриваются в связи с накоплением и деградацией микотоксинов как и при изучении фузариоза колоса пшеницы. Эти проблемы рассмотрены недавно в обзорной информации (Nora et al., 2009; Mesterhazy et al., 2012).

Идентичность методического подхода, используемого этими авторами для скрининга генотипов кукурузы по типам устойчивости, как и исследователей, использовавших этот подход ранее (Reid et al., 1992), восходит к работе Г. Шредера и Д. Кристенсена (Schroeder, Christensen, 1963), описавших устойчивость к проникновению и устойчивость к распространению как 2 основных типа устойчивости пшеницы к фузариозу колоса. Однако наиболее широко применил для изучения этиологии болезней початков кукурузы метод инокуляции Б. Кохлер (Koehler, 1930; 1959). Востребованность этого подхода до настоящего времени объясняется простотой создания выравненного инфекционного фона и представлениями о целесообразности решения проблемы селекции на устойчивость в системе растение-хозяин – патоген.

Несмотря на большую распространенность *F.verticillioides* генетика устойчивости к нему изучена слабее, чем к *F.graminearum*. Установлено (Boling, Grogan, 1965), что устойчивость к *F .verticillioides* контролируется более чем одной парой генов при их аддитивном действии, что отмечалось и нами (Иващенко, 1992). Выявлено, что распространенность фузариоза початков и интенсивность развития болезни наследуются независимо и первый показатель более предпочтителен при отборе на устойчивость (Hunter et al., 1986). Отмечено также преобладание эффектов доминирования и наличие реципрокных различий в контроле устойчивости к этому грибу (Иващенко, 1992).

О наследовании устойчивости к *F. verticillioides* как количественного признака сообщают и другие авторы (Eller et al., 2008). При изучении контроля устойчивости к проникновению *F. graminearum* по рыльцам идентифицировано 11 QTL, а в зерновку – 18 QTL (Ali et al., 2005). Умеренная (до высокой) наследуемость и сильная генетическая корреляция между степенью поражения початков кукурузы фузариозом и концентрацией в зерне фумонизина привели к мысли, что селекция на уменьшение пораженности початков повысит вероятность отбора линий с низкими концентрациями фумонизина. Поэтому отбор на устойчивость к фузариозу початков предложено проводить визуально, это менее затратная и трудоемкая процедура, чем лабораторный анализ определения концентрации фумонизина (Robertson et al., 2006). Успешным признан и начальный визуальный отбор элитных линий

(Bolduan et al., 2009), основанный на высокой коррелятивной связи между поражением и накоплением микотоксинов ($r = 0.94$).

Устойчивость к *F. graminearum* также контролируется аддитивной (Odiemah, Manninger, 1982) или аддативно-доминантной (Gendloff et al., 1984, 1986) генетической системой; проявляется и некоторая степень доминирования по меньшей мере трех групп генов (Chang et al., 1987), однако преобладающее значение имеют аддитивные эффекты генов (Сотченко, 2004). Отмечается целесообразность отбора по горизонтальной устойчивости, проявляющейся в скорости развития болезни (Enerson, Hunter, 1981; Иващенко, 2003; Сотченко, 2004).

Показано (Иващенко, Сотченко, 2002), что коэффициенты наследуемости к болезням фузариозной этиологии в узком смысле имеют наиболее высокие значения – 0.65-0.83, то есть генотипическая изменчивость самоопыленных линий составляет от 65 до 83% в общей фенотипической изменчивости признака. Это позволяет предполагать, что отбор по фенотипу на устойчивость к гнилям початков будет достаточно эффективным, так как генотипическая изменчивость по устойчивости к основным патогенам (*F. verticillioides* и *F. graminearum*) обусловлена главным образом аддитивными и аддативно-доминантными эффектами генов.

Установлено, что генетический контроль устойчивости к фузариозу початков, вызываемому *F. verticillioides* and *F. proliferatum* связан по меньшей мере с 11 локусами. Признак устойчивости и накопление микотоксинов с урожайностью коррелятивно не связаны, и, вероятно, селекция на устойчивость не будет влиять на продуктивность (Leilani et al., 2007).

Поскольку распространенность болезней початков тесно связана с повреждением початков кукурузным мотыльком и хлопковой совкой, нивелирующими защитные барьеры структурного иммунитета, то на фоне различной по годам распространенности болезней початков (связанной с колебаниями численности популяций вредителей), более стабильным и надежным представляется отбор по горизонтальной устойчивости к возбудителям фузариоза и гиббереллеза початков (Иващенко, 2012).

Групповая и комплексная устойчивость к вредным организмам

Разработка эколого-генетических принципов создания устойчивых к вредным организмам линий кукурузы и их рациональное использование в программах селекции представляет одну из базовых компонент современного моделирования идеальных гибридов, способных сдерживать развитие эпифитотий и эпизоотий в широком спектре условий и технологий – от интенсивного растениеводства, до органического земледелия.

Встречаемость среди диких сородичей культурных растений форм с устойчивостью к двум или нескольким вредным организмам (Вавилов, 1919; Гешеле, 1971; Шапиро, 1985 и др.) свидетельствует о возможности и необ-

ходимости придания вновь создаваемым гибридам групповой и комплексной устойчивости к зональным, наиболее вредоносным патогенам и фитофагам как одному из факторов реализации продуктивности уже созданных гибридов, и как основы для их дальнейшего улучшения по многим ценным признакам.

Взаимодействие вредных организмов в ассоциациях. Многолетний опыт изучения паразитирующей на кукурузе биоты свидетельствует о формировании зональных комплексов вредных видов, включающих в большинстве регионов её возделывания на зерно группу головневых грибов, возбудителей болезней фузариозной этиологии, реже – пятнистостей листьев, и фитофагов, преимущественно проволочников, шведских мух и кукурузного стеблевого мотылька.

Первые патогенные ассоциации – между возбудителем графтиза ильмовых и жуком короедом, обнаруженная в Европе (Spierenberg, 1922) и между шерстистой тлей и возбудителем рака яблони в США (Leach, 1940, цит. по: Andersen et al., 1984) – позволили переосмыслить не только этиологию болезней, но и их контроль. Наблюдения о развитии сопряженных болезней отражены в работах 10-20-х годов XX века (Потебня, 1915; Уэстон, 1927; Гойман, 1954).

Разнообразие и сложность взаимосвязей грибов и насекомых изучены слабо, хотя многие группы насекомых обязаны своим обильным размножением источникам грибной пищи. Так, с наростами пузырчатой головни кукурузы и головни сорных просовидных злаков связан жизненный цикл личинок *Phalaelus politus* питающихся спорами гриба *U. maydis* (Boving, Graighead, 1931); плазмодиями миксомицетов питаются и распространяют их некоторые виды жуков (Wheeler, Blackwel, 1980). В свою очередь грибы приобрели определенные выгоды от переноса их спор насекомыми, а также в связи с использованием повреждений насекомыми различных органов и тканей растений.

Результаты исследований последних десятилетий показали, «что энтомологи и микологи стали неожиданно комплементарны; обнаружилось частичное перекрытие интересов в сфере научных поисков, необходимость и перспективность междисциплинарных подходов» (Wheeler, Blackwell, 1984). Особенно важным представляется слияние филогенетической теории и традиционных методов изучения «fungus – insect relations» в приложении к проблеме коэволюции грибов и насекомых, и их ассоциаций с использованием кладистического анализа Хенига (Hennig, 1966). Предпринимаются попытки сравнительного рассмотрения комбинированных кладограмм на примере коэволюции ассоциаций по происхождению.

В многочисленных исследованиях установлена роль энтомофауны не только как вредителей, открывающих ворота инфекции для грибной и бактериальной флоры, но и как переносчиков болезней кукурузы: корневых и стеблевых нематод – в развитии корневых и стеблевых гнилей и карликовой

мозаики (Palmer et al, 1969; Смилякович и др., 1975; Goswami, Raychaudhuri, 1978); шведских мух – пузырчатой головни (Павлов, 1956; Немлиенко, 1957; Шапиро, 1961); тлей и цикадок – вирусных болезней (Rochow, 1972); кукурузного мотылька – пузырчатой головни, стеблевых гнилей, болезней початков (Christensen et al., 1950; Koehler, 1950; Chiang, Wilcoxson, 1961; Dolinka, 1969); листоедов (*D. virgifera*, *D. longicornis*) – корневых гнилей и фузариоза початков (Palmer, Kommedahl, 1969; Gilbertson et al., 1986); аспарагусового минера – стеблевой фузариозной гнили (Gilbertson et al., 1985). В свою очередь вирус карликовой мозаики увеличивает предрасположенность проростков к гиббереллезной и гельминтоспориозной корневым гнилям (Tu, Ford, 1971), а взрослых растений – к пузырчатой головне (Ivanovic, 1978).

Как отмечалось ранее (Ивашенко, 1992), в работах ряда авторов, выполненных в 50-90-х гг. прошлого века, показана роль шведских мух, корневых и стеблевых нематод, кукурузного мотылька, хлопковой совки, листоедов, аспарагусового минера, хлебного клопика не только как вредителей кукурузы, открывающих ворота инфекции для грибной и бактериальной инфекции, но и как переносчиков болезней.

По мнению М.С. Дунина (1946) "болезни растений в большинстве своем представляют результат взаимодействия двух или нескольких последовательно или одновременно влияющих причин, обуславливающий сложный сопряженный патологический процесс. Более того, возможен многочленный сопряженный патогенез. Поэтому выяснение закономерностей, присущих сопряженным болезням, имеют не только научно-познавательное значение, но и дают возможность теоретического предвидения одного из них.

Ассоциированность популяций вредителей и возбудителей болезней початков, трофически и топически связанных с кукурузой, наиболее значима для мониторинга и прогнозирования их вредоносности. Исследования на этом пути показали довольно частую сенсibilизацию или ингибирование одним патогеном другого, однако природа большинства этих явлений еще слабо изучена, особенно в плане их практической значимости в селекции на групповую и комплексную устойчивость к вредным организмам.

Разнообразие онтогенетических консорциев, формирующихся на кукурузе и типы зависимости между патогенами, патогенами и фитофагами проявляются в процессе взаимодействия с кукурузой (консортом – детерминантом), уровень устойчивости которой определяет характер и направленность отношений в зависимости от экологической устойчивости линии или гибрида (табл. 27).

Положительная зависимость между видами, при которой увеличение обилия (распространенности, численности) одного вида приводит к увеличению обилия другого (распространенности, развития) другого перспективно не только в плане прогноза, но и в связи модификационной изменчивостью показателей, используемых в процессе отбора на групповую и комплексную

устойчивость, в зависимости от характера отношений консументов в системах паразит – растение-хозяин, фитофаг – растение-хозяин – патоген.

Таблица 27. Характер консортных зависимостей в трехвидовой системе организмов

Типы зависимостей		По Уранову, 1935
Шведские мухи		Положительная
Кукурузный мотылек, хлопковая совка	Фузариоз, гиббереллез, аспергиллез початков	Положительная
Кукурузный мотылек	Стеблевые гнили	Положительная
Хлопковая совка	Стеблевые гнили	Отрицательная
Пыльная головня	Стеблевые гнили	Отрицательная
Стеблевые гнили	Кукурузный мотылек	Положительная
Антракнозная стеблевая гниль	Антракноз листьев	Положительная
Гиббереллез початков	Фузариозная стеблевая гниль	Отрицательная
Фузариоз початков	Аспергиллез початков	Положительная
Фузариозная стеблевая гниль	Фузариоз початков	Отрицательная
Фузариозная стеблевая гниль	Угольная стеблевая гниль	Положительная

Приведенный в таблице характер связей патогенов с консортом - детерминантом и фитофагами, изменение типа реакции на поражение и повреждение зависят от времени проникновения консументов, источника инфекции (семенной или аэрогенной), характера колонизации тканей стеблей и початков и их повреждения.

Исследования на этом пути показали довольно частую сенсibilизацию или ингибирование одним патогеном другого, но природа большинства этих явлений еще слабо изучена, особенно в плане их практической значимости и возможности использования в селекции на устойчивость к вредным организмам.

С учетом данных литературы и наблюдений автора, ассоциации вредных организмов на кукурузе можно разделить как минимум на 3 основные группы:

Членистоногих и возбудителей болезней грибной (шведские мухи – пузырчатая головня, кукурузный мотылек – пузырчатая головня, гнили стеблей и початков), бактериальной (кукурузная земляная блошка – бактериальное увядание, хлебный клопик – бактериоз початков) и вирусной природы (тли, цикады – различные мозаики кукурузы);

Членистоногих различных таксономических групп (кукурузный мотылек и хлебный клопик, проволочники и шведские мухи), близких групп

(различные виды тлей, шведских мух, подгрызающих совок) и разные виды корневых нематод;

Облигатных патогенов (возбудители пыльной и пузырчатой головни, ржавчина); факультативных (возбудители северного, южного гельминтоспориозов и других болезней листьев; фузариозная и гиббереллезная гниль стеблей или початков; фузариозная и угольная или цефалоспориозная стеблевая гниль, нигроспороз и фузариоз початков); факультативных и облигатных (корневые гнили и ржавчина, пузырчатая головня и стеблевые гнили).

По характеру взаимодействия факторов и распространенности в ассоциациях они делятся: на сопряженные (первичный – повреждение насекомым, вторичный – заражение патогеном), независимые (болезни листьев и корней), случайные (пыльная и пузырчатая головня), массовые (хлебный клопик – бактериоз початков, кукурузный мотылек – болезни початков и стеблей, хлопковая совка – болезни початков).

Надо полагать, что при всем разнообразии связей, выяснение основных закономерностей важно прежде всего для разработки проблемы отбора на комплексную или групповую устойчивость к патогенам и фитофагам. Недостаточная разработанность этого направления исследований и несовпадение ряда подходов к отбору отображены в обзоре М. Гарриса и Р. Фредериксена (Harris, Frederiksen, 1984), показавших различное толкование филогенетической, биогеографической, генетической, эпидемиологической и других концепций устойчивости к членистоногим и патогенам. Поскольку констатация различий не подвигает нас к решению проблемы, необходим поиск общих черт и закономерностей паразитизма, формирующихся на каждой культуре.

Многолетний опыт изучения паразитирующей на кукурузе биоты свидетельствует о формировании зональных комплексов вредных видов, включающих в большинстве регионов её возделывания на зерно группу головневых грибов, возбудителей болезней фузариозной этиологии и фитофагов, преимущественно проволочников, шведских мух и кукурузного мотылька. Произведение частот их встречаемости характеризует распространенность патогенных ассоциаций в выборке изучаемых образцов растений. Наиболее распространенными из них являются фузариевые грибы, паразитирующие на кукурузе в течение всех XII этапов органогенеза, и кукурузный мотылек – с IV-V по XII этап. При сходной распространенности стеблевых гнилей и кукурузного мотылька на юге РФ (70-80%), встречаемость 3-видовых ассоциаций составляет 49-64%, 4-видовых (с учетом фузариоза початков) - порядка 30-50%. Их можно рассматривать как фоновые ассоциации. При включении в эти комплексы головневых грибов формируются многовидовые консорции, связанные с консортом – детерминантом отношениями паразитизма различной природы.

Примером сопряженного патогенеза является совместное проявление фузариозной (в онтогенезе кукурузы первичной) и угольной (вторичной)

стеблевых гнилей, их совместное развитие в жаркие годы привело к эпифитотиям болезни в 1969 и 1971 гг. на юге Украины (Ивашенко, 1972). Дальнейшими исследованиями показано ингибирование развития стеблевых гнилей при поражении растений пыльной головней, что обусловлено нарушением биологически скоррелированных отношений (уменьшением высоты и биомассы стеблей), резервированием части неиспользуемых на формирование початка углеводов в стеблях. И, напротив, стимулирование развития стеблевых гнилей в случае развития пузырчатой головни (дополнительного потребителя углеводов), ускоряющей темпы старения стеблей. В годы сильного развития стеблевых гнилей, приводящих к преждевременному увяданию листьев и обертков початков, ускоряется (до 20 дней) наступление физиологической спелости зерна и снижается развитие фузариоза початков.

Годы слабого развития стеблевых гнилей, как правило, прохладные влажные, характеризуются усилением развития фузариоза початков вследствие продолжительного периода налива и созревания зерна (Ивашенко, 1992).

Разнообразный характер отношений складывается у кукурузы с грибами рода *Fusarium* в зависимости от физиологического состояния растений, степени устойчивости генотипа, инфицируемого органа. Первоначально симбиотрофные отношения с кукурузой гриба *F. verticillioides* при слабой поверхностной колонизации зерновки (в области микропиле) сортоспецифичны. Начальная гормональная стимуляция грибом роста и развития кукурузы как первый этап взаимоотношений, позже трансформируются в паразитические отношения по мере старения растений в процессе налива и созревания зерна. При сходной колонизации зерновки грибом в области зародыша, паразитический характер взаимоотношений регистрируется с периода прорастания и проявляется патологиями, типичными для корневых гнилей и фузариоза всходов, ингибирования ростовых процессов растений. При жизнеспособном зародыше и наличии эндогенной семенной инфекции, системная ограниченная колонизация стеблей у устойчивых к стеблевым гнилям образцов протекает латентно, не проявляясь явными патологиями в онтогенезе растений.

Наибольший интерес представляют взаимосвязи естественно сложившихся ассоциаций вредных организмов. Показано, что среди установленных ранее (Ивашенко, 1972) двух основных типов стеблевых гнилей кукурузы на юге Украины, угольная – “спутник” фузариозной, её развитие определяется высокими температурами почвы в период созревания растений и степенью их ослабления возбудителями фузариозной гнили. Их сопряженность не случайна, а последствия совместного паразитизма губительны; отсутствие ранее в производстве устойчивых гибридов приводило к большим потерям урожая в годы эпифитотий стеблевых гнилей (1971, 1974 гг.). Синергичность действия на кукурузе двух и более возбудителей стеблевых гнилей проявляется и в совместных инокуляциях разными видами фузариев (Kommedahl et al., 1978; Draganic, 1983), при склероспорозе и фузариозе всходов сорго

(Douglas, 1973), а также фузариозе и аспергиллезе початков (Guero et al., 1985).

Показано (Иващенко, 1972, 1976), что сопряженное развитие стеблевых гнилей и кукурузного мотылька характеризуется повреждением стеблей и проникновением инфекционного начала фузариев. Аналогичное явление отмечалось и ранее: при повреждении растений кукурузным мотыльком, хлопковой совкой, нематодами, проволоочниками (Messaiaen et al., 1959; Christensen, Wilcoxson, 1966; Anglade, Molot, 1967; Klun et al., 1970). Дальнейший анализ таких взаимосвязей показал, что зараженность растений возбудителем диплодиозной гнили не влияла на заселение кукурузным мотыльком, но при увеличении инвазионной нагрузки распространение болезни резко увеличивалось у восприимчивых форм (Jarvis et al., 1984). Отмечалась также сопряженность в развитии стеблевых гнилей с вредной деятельностью нематод трех видов (Smiljacovic, Martonovic, 1975), но достоверные различия у гибридов кукурузы выявлены только к видам одного рода нематод, из 4-х изучавшихся (Thomas, Norton, 1986). Синергизм характерен и для несопряженных патосистем; одновременное влияние нематод и возбудителя антракноза листьев приводило к большому поражению листьев, их старению и увяданию (Nicholson et al., 1985).

Установлено, что в случае одновременного поражения антракнозом стеблей и листьев вредоносность определяется уровнем органотропной устойчивости; при сильной пораженности у линий и гибридов стеблей и листьев продуктивность растений снижается на 36 – 54% (Навроцкая и др., 1990). Вредоносность болезней возрастает и при одновременном развитии гельминтоспориоза листьев (северного или южного) и фузариозной корневой гнили, особенно у восприимчивых линий (Fajemisin, Hooker, 1974). После предварительного заражения растений вирусом карликовой мозаики ускоряется и усиливается споруляция *B. maydis* (Stevens, Gudanskas, 1983), увеличивается восприимчивость к гиббереллезной и гельминтоспориозной корневым гнилям (Tu et al., 1971). В то же время при одновременной инокуляции растений возбудителями южного и северного гельминтоспориоза проявляются антагонистические отношения (Balass, Levy, 1984).

Накопленный опыт исследований показывает, что достаточно часто мы определяем совместные проявления вредоносности двух или нескольких патогенов и познание закономерностей, присущих патосистемам различной сложности важно прежде всего для разработки проблемы отбора на комплексную или групповую устойчивость. Так, оценка устойчивости к стеблевым гнилям и пыльной головне (табл.28) не выявила достоверной связи признаков, что позволяет предполагать независимые системы генетического контроля устойчивости к указанным патогенам.

В дальнейшем выяснилось, что поражаемость идентичного набора линий и гибридов кукурузы факультативными (возбудители гнилей стеблей и початков) и облигатными (пыльная и пузырчатая головня) патогенами в

большинстве случаев коррелятивно не связана, реже – характеризуется слабой положительной или отрицательной связью, что позволяет судить о независимых системах контроля устойчивости (Иващенко, 1992).

Таблица 28. Поражаемость идентичных гибридов возбудителями стеблевых гнилей и пыльной головни на инфекционных фонах (Юго-Западная зона Украины)

Годы	Кол-во гибридов	Распространенность, %		Коррелятивная зависимость
		<i>S. reilianum</i>	<i>F. verticillioides</i>	
1977	30	29.3	13.3	$r = 0.012^*$
1978	30	13.8	14.3	$r = 0.109^*$
1979	25	28.8	19.7	$r = 0.027^*$
1980	33	8.2	11.2	$r = 0.031^*$
1981	30	18.4	31.9	$r = 0.051^*$
1982	29	16.1	16.3	$r = 0.075^*$

* корреляция недостоверна

Наиболее характерно это для устойчивых к стеблевым гнилям линий и гибридов. Некоторое усиление взаимосвязей на примере генотипов различного уровня устойчивости к гнилям стеблей связано, по нашему мнению, с проявлением в сопряженных патосистемах модификационной изменчивости. Например, поражение пыльной головней сдерживает развитие стеблевых гнилей, а пузырчатой – усиливает; в годы сильного развития гнилей стеблей снижается пораженность фузариозом початков, в годы слабого их развития – распространенность фузариоза початков увеличивается. При этом в годы значительного развития стеблевых гнилей (1986, 1987 и 1989 гг. для линий; 1986, 1987 гг. – для гибридов различного уровня устойчивости), отрицательный характер связи гнилей стеблей и пыльной головни проявляется наиболее полно. В то же время поражаемость пузырчатой головней и стеблевыми гнилями чаще связаны положительно, т.е. воздействие головневых грибов на фоне развития гнилей проявляется разнонаправленно. Характер этих воздействий определяется различиями патогенеза болезней: с разрастанием вздутый пузырчатой головни отмечается значительное снижение содержания сахаров в растениях (Hurd- Karrer, 1926; Сиденко, Сотула, 1975); раннее заражение пыльной головней и системный характер её поражения обуславливают значительное ингибирование роста стебля (Грисенко, Дудка, 1975), т.е. уменьшение величины биологически скоррелированного отношения стебель – корни. Это приводит, надо полагать, к резервированию в стебле и меньшему расходованию углеводов, что положительно связано с устойчивостью к загниванию.

Так, повреждение растений кукурузным мотыльком (естественный инвазионный фон) не изменяет интенсивности поражения стеблевой гнилью устойчивых линий F 2, П 346, П 502 – широко используемых в отечественной и зарубежной селекционной практике. Среднеустойчивым к стеблевым гнилям линиям свойственно существенное увеличение балла поражения (на

28 – 105%). Возрастание интенсивности поражения неодинаково и у гибридов; П 3978 –27%, Коллективный 270 – 173%. Сообщается (Chez et al., 1977) о значительной поражаемости гиббереллезной стеблевой гнилью линии Т 341 при совместном развитии болезни и кукурузного мотылька. Приводятся также данные о проявлении синергетического эффекта при совместном паразитировании на кукурузе возбудителей болезней и насекомых: в очагах поражения растений антракнозной или гиббереллезной гнилью стеблей ускоряется развитие гусениц кукурузного мотылька (Chiang, Wilcoxson, 1961; Carruthers et al., 1987); сильнее размножились и нематоды при одновременном с вирусом мозаики кукурузы заражении растений (Coswami, Raychaudhuri, 1978).

Нарушение функциональной целостности растений вредителями приводит к развитию патологий, в том числе и фузариозу початков. Регрессионный анализ данных 1986-1990 гг. выявил очень тесную, практически функциональную зависимость ($r = 0.985-0.999$) распространения фузариоза початков от их повреждаемости кукурузным мотыльком: 1986 г. $y = 0.403 + 0.603X$, $r = 0.992$; 1987 г. $y = 0.761X - 0.517$, $r = 0.997$; 1988 г. $y = 0.105 + 0.723X$, $r = 0.999$; 1989 г. $y = 0.738X - 0.216$, $r = 0.997$; 1990 г. $y = 0.708X - 0.770$, $r = 0.985$. На каждые 10% прироста повреждаемости початков вредителем распространение фузариоза увеличивается на 5.7 – 7.2% (Иващенко, 1992).

Таким образом, разнообразие онтогенетических консорциев, формирующихся на кукурузе и типы зависимости между патогенами, патогенами и фитофагами проявляются в процессе взаимодействия с кукурузой, уровень устойчивости которой определяет характер и направленность отношений в зависимости от экологической устойчивости линии или гибрида. Приведенный анализ связей патогенов с консорцием - детерминантом и фитофагами, изменение типа реакции на поражение и повреждение зависят от времени проникновения консументов, источника инфекции (семена или аэрогенная), характера колонизации тканей стеблей и початков и их повреждения. Показатели обилия микобиоты (преимущественно грибов р. *Fusarium*) рассмотрены нами как следствие очень тесной (практически функциональной) зависимости их паразитизма от нарушения структурной целостности (раневых каналов). Аналогичный характер зависимости показан нами при повреждении кукурузы шведскими мухами, кукурузным мотыльком и хлопковой совкой (Иващенко, 2011, 2012).

Наследование устойчивости к комплексу вредных организмов. Селекционная ценность линий кукурузы определяется их общей и специфической комбинационной способностью (ОКС и СКС) по урожайности и устойчивости к региональным комплексам наиболее вредоносных патогенов и фитофагов. Рассмотрим, например, результаты генетического анализа устойчивости к стеблевой гнили, фузариозу и гиббереллезу початков, кукурузному мотыльку и хлопковой совке проведенного на основе диаллельных скрещива-

ний 8 линий кукурузы различного происхождения. Показано (Сотченко, 2002; Ивашенко и др., 2003), что у большинства линий генетический контроль устойчивости к I поколению кукурузного мотылька обусловлен преимущественно аддитивными эффектами генов, антиксеноза к хлопковой совке – неаддитивными, к стеблевым гнилям – эффектами доминантного и аддитивно-доминантного действия. Однотипное проявление эффектов генов выявлено лишь у линий GP 048 и GP 304; доминантных – в устойчивости к гиббереллезной и аддитивно-доминантных – к фузариозной гнили початков. У остальных 6 линий системы генетического контроля устойчивости были несходны, а ОКС по устойчивости к фузариозной гнили была связана в основном с проявлением аддитивных, а к гиббереллезной – с проявлением аддитивно-доминантных и доминантных эффектов генов.

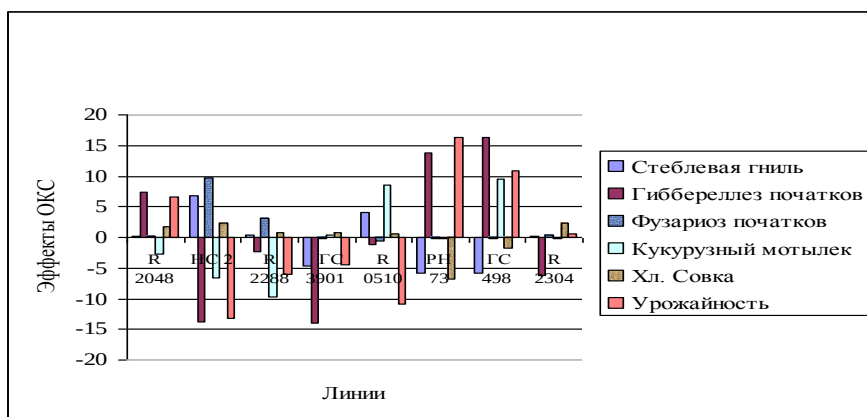


Рисунок 15. Проявление эффектов ОКС у линий кукурузы по продуктивности и устойчивости к болезням и вредителям

Коэффициенты наследуемости к болезням фузариозной этиологии в узком смысле (h^2) имеют наиболее высокие значения – 0.65-0.83, что позволяет проводить эффективный отбор на устойчивость по фенотипу. Низкие значения (h^2) – 0.164, при сходном уровне умеренной устойчивости линий к кукурузному мотыльку, обусловлены их недостаточным генотипическим разнообразием, что предполагает более широкое использование эффекта гетерозиса. Невысокий уровень антиксеноза к хлопковой совке и наследуемости признака ($h^2 = 0.227$), снижает надежность суждений о селекционной ценности линий по их фенотипической ценности.

Относительная величина генетических вкладов признака урожайности в общей фенотипической изменчивости признака достаточно высока; h^2 составляет 0.599 или 59.9%, что отражает значительное генотипическое разнообразие исследуемой популяции линий. Высокое значение коэффициента наследуемости в широком смысле ($H^2 = 0.864$) подтверждает многочислен-

ные данные литературы об эффективности отбора по фенотипу на повышение урожайности.

Таким образом, результаты изучения ОКС линий по урожайности и устойчивости к вредным организмам позволяют судить о различиях в характере наследования факторов, определяющих продуктивность и устойчивость гибридов к вредным объектам. Так, если по урожайности лучшие показатели ОКС имеют PS 273 M, RGS 498 M и GP 048 (1, 2, 3 ранги), то по устойчивости к вредным объектам они имеют 4, 5 и 7 ранги и, наоборот; лучшие по групповой устойчивости линии RGS 201 M, GP 510 и GP 288 (1, 2 и 3 ранги), имеют 5, 7 и 6 ранги ОКС по урожайности. Путем анализа показателей ОКС выявлены отрицательные зависимости между устойчивостью к стеблевым гнилям, фузариозу початков, хлопковой совке и продуктивностью ($r = -0.795$, $r = -0.549$, $r = -0.721$ соответственно); устойчивость к гиббереллезу початков и кукурузному мотыльку связаны с продуктивностью положительно ($r = 0.839$, $r = 0.270$).

Селекция на групповую и комплексную устойчивость к болезням и вредителям в условиях Северного Кавказа требует большего генетического разнообразия селекционируемых популяций также по факторам устойчивости, выносливости к засухе, определяющих эффективность семеноводства.

Глава 4. ПРИЕМЫ И СПОСОБЫ ОТБОРА ИСХОДНОГО МАТЕРИАЛА ПРИ СОЗДАНИИ ГИБРИДОВ КУКУРУЗЫ С ГРУППОВОЙ И КОМПЛЕКСНОЙ УСТОЙЧИВОСТЬЮ К БОЛЕЗНЯМ И ЗАСУХЕ

Выявление образцов кукурузы, устойчивых к основным болезням, скороспелых, выносливых к засухе обусловлено необходимостью расширения генетического разнообразия исходного материала в селекции на гетерозис и адаптивность, определяющих экономическую эффективность семеноводства и стабильность урожайности создаваемых гибридов.

В силу специфики проявления защитных особенностей у сортов, линий и гибридов, а также этапов селекционной работ - предложено значительное разнообразие методов и шкал оценки, позволяющих разделить изучаемый материал по уровню и типам устойчивости. Наибольший интерес представляют методы идентификации возрастной устойчивости, в том числе при развитии абиотических стрессов, способных существенно изменить не только показатели продуктивности растений, но и степень устойчивости к возбудителям болезней.

Известно, что главная цель иммунологического изучения - выявление различных типов устойчивости, выносливости, на основе которых и строится система фитопатологических и энтомологических оценок кукурузы. В силу специфики проявления защитных особенностей у сортов, линий и гибридов, а также этапов селекционной работ - предложено значительное разнообразие методов и шкал оценки, позволяющих разделить изучаемый материал по

уровню и типам устойчивости. Наибольший интерес представляют методы идентификации возрастной устойчивости, в том числе при развитии абиотических стрессов, способных существенно изменить не только показатели продуктивности растений, но и степень устойчивости к возбудителям болезней. При этом важен учет нарушений структурной целостности и физиологического состояния растений, обусловленных патогенами и фитофагами, технологией выращивания и зональными особенностями испытания линий и гибридов кукурузы. В этой связи процесс создания устойчивых к биотическим и абиотическим факторам линий для гетерозисной селекции гибридов кукурузы целесообразно рассмотреть в технологическом ключе: на каком исходном материале, как, в какие сроки и в какой последовательности осуществляется отбор перспективных образцов или классификация ранее созданных линий по конкретным признакам.

Изначально важно определить условия отбора, следование которым позволяет вести его по определяющему признаку или их комплексу. В рассматриваемом варианте технологии соблюдались 3 условия:

-одновременный отбор родоначальников линий по устойчивости и продуктивности;

- учет влияния ядерных и цитоплазматических факторов;

-параллельный отбор линий по скороспелости и реакции на фотопериод в условиях короткого и длинного дня.

На первом этапе отбирается исходный материал (синтетики, гибриды, сорта), несущий факторы ядерной или цитоплазматической устойчивости, выявляемой на репрезентативных фонах: провокационных, искусственных инфекционных, инвазионных. Особенно ценную информацию дает оценка в годы эпифитотийного проявления болезней и высокой численности вредителей. Желательно на этом этапе иметь информацию о влиянии на рост и развитие почвенно-воздушных засух, переувлажнений, возврата весенних похолоданий. Как показал опыт многолетних исследований автора, каждый из рассматриваемых факторов (но с разной частотой) может быть определяющим в зависимости от повторяемости, времени и силы его проявления в конкретной зоне. В условиях юго-востока России – это засуха, юга России – южный гельминтоспориоз, стеблевые гнили, засуха, Центрального района – возвраты похолоданий, Северо-Западного региона – реакция на фотопериод, выносливость к пониженным температурам и переувлажнению почвы. Сосредоточение в одном генотипе факторов устойчивости ко многим вредным организмам и неблагоприятным условиям среды – большая редкость, поэтому их сочетание в генотипе будущих гибридов предполагает наличие в исходном материале нескольких источников, различающихся по факторам устойчивости и адаптивности. Кроме того, выбор исходного материала в значительной мере зависит от целевого назначения будущего гибрида: на зерно, силос или универсального использования.

Последующее рассмотрение материалов обусловлено проведением

работ по созданию или выявлению устойчивых и выносливых линий преимущественно в условиях Юга России, где сосредоточена большая часть селекционных центров, зон семеноводства и производственного выращивания гибридов на зерно. Главный принцип отбора – сочетание в отбираемом материале как минимум двух признаков: устойчивости к биоте (абиоте) и продуктивности (первые 2-3 года оценивается визуально).

Многолетний опыт исследований позволяет ранжировать детерминанты урожайности кукурузы на юге России в следующем порядке: южный гельминтоспориоз (раса Т), засухи, стеблевые гнили и фузариоз початков, пыльная, пузырчатая головня.

Проблема южного гельминтоспориоза решена путем перевода на устойчивые М и С типы стерильности, обширные эпифитотии стеблевых гнилей (отмечаемые в 1960-1970 гг.) удалось свести к умеренным или слабым проявлениям болезни благодаря селекции на устойчивость, региональные вспышки вредоносности пыльной головни удалось существенно подавить благодаря расширению генетического разнообразия устойчивого исходного материала. Вместе с тем, суммарная вредоносность болезней и вредителей кукурузы, составляющая для южной и лесостепной части СССР, Краснодарского и Ставропольского краев порядка 28-30% определяет необходимость дальнейшего улучшения фитосанитарной ситуации в агроценозах путем создания гибридов с групповой и комплексной устойчивостью.

Рассматриваемые способы идентификации возрастной устойчивости кукурузы к головневым грибам, болезням фузариозной этиологии, южному гельминтоспориозу, а также скороспелости и выносливости к засухе, разработаны и апробированы в процессе реализации комплексных селекционно-иммунологических программ в селекционных центрах бывшего СССР (ВСГИ, ТОС "Север") и современной России (ВНИИ кукурузы). Рекомендуются пути наилучшего использования гибридов в зависимости от их целевого назначения.

В решении задач отбора источников устойчивости нами использованы принятые в генетике количественных признаков статистические методы генетического анализа, изложенные в отечественной и переводной литературе (Федин и др., 1980; Мазер, Джинкс, 1985). Применялся преимущественно дисперсионный анализ, позволяющий в системе диаллельных скрещиваний определять общую и специфическую комбинационную способность родительских форм, генетическую и фенотипическую вариацию, типы взаимодействия генов, наследуемость признаков. Преобладание аддитивных и аддитивно-доминантных эффектов генов при изучении устойчивости к стеблевым гнилям, пыльной головне, фузариозу початков, кукурузному мотыльку позволило осуществлять отбор генотипов по их фенотипам (Ивашенко, 1992).

Не претендуя на универсальность предлагаемых приемов и способов, автор рассматривает их как один из пополняемых вариантов решения про-

блем селекции на устойчивость и выносливость применительно к задачам и рассматриваемому кругу вредных объектов.

Предлагаемые в технологическом ключе подходы и способы отбора генотипа по фенотипу расширяют возможность мобилизации генофонда устойчивых и выносливых образцов для решения приоритетных задач селекции.

Определение устойчивости кукурузы к болезням

Способ отбора линий кукурузы с физиологической устойчивостью к пузырчатой головне *Ustilago maydis* (DC.) Corda.

Изучение комбинационной способности большого числа линий кукурузы связано с необходимостью обрывания метелок у растений на участках гибридизации. Но это, кроме затрат ручного труда, способствует усилению поражения их пузырчатой головней, что приводит к снижению семенной продуктивности и качества семян. Перевод на стерильную основу лишь ограниченного числа линий, хорошо изученных по комбинационной способности, не уменьшает значимости проблемы. Сильная повреждаемость растений кукурузным мотыльком и хлопковой совкой делает уязвимыми гибриды, не обладающие физиологической устойчивостью к болезни.

Поскольку основную массу гибридов получают при использовании линий с фертильной цитоплазмой, участки гибридизации, на наш взгляд, можно принять за второй этап (после коллекционных питомников) отбора устойчивых к болезням номеров, в частности, к пузырчатой головне.

Изучение проводится в период восковой спелости зерна на естественном инфекционном фоне, повторность 3-5-кратная, (по числу участков гибридизации). Устойчивость линий и гибридов к раневой инфекции, проникающей в период наибольшей восприимчивости метелок и стеблей – перед цветением, можно устанавливать по комбинированной шкале (Vozdova, 1965), включающей процентные и балльные градации пораженности. Возможно использование и других шкал. После обрывания метелок степень поражения растений возрастает более чем в полтора раза, что позволяет дифференцировать линии по общей устойчивости (структурной) и физиологической, выявляемых при оценке раневых инфекций. Устойчивыми к раневой инфекции были линии А 570, А 619, А 635, Со 185, F 182, Fmh 81-1, NDB-8, Од 106, Од 109, Од 116, Tva 2157, W 23, ZPL-373, ZPS -109 (2/3), имеющие до 3% пораженных растений, восприимчивые – до 20%. У восприимчивых линий - ВИР 133, Fmh 696, Ло 4, Ra 83, R 53, R 223, S 144, ЮсС 58, W 64, Yuv 259, Yur 348, Ynr 455 преобладало поражение стеблей в месте отрыва метелки, что свидетельствует о преобладании у них структурного иммунитета. Проявление физиологической устойчивости отмечено только у линии V312, имевшей меньший размер головневых вздутий (2 -3 см), то есть. четкий умеренно устойчивый тип реакции.

Получение генетической информации. На участках гибридизации можно получить достаточно определенную информацию и об устойчивости к патогенам отцовских форм, привносящих в гибрид 50% генетической информации. Из изученных нами опылителей (А 632, В 37, СО 25 ТВ, Од 306, Од 106 х Од 43, R 151, Tva 173, W 64, W 155, 73-56 В) наиболее устойчивы четыре: А 632, Tva 173, 73-56 В, W 155, однако полной устойчивостью (структурной и раневой) обладают только две первые линии. Линию W 64, на наш взгляд, более целесообразно использовать в ручных скрещиваниях с более устойчивыми формами. Поэтому при подборе опылителей для участков гибридизации нужно учитывать комбинационную способность их не только по продуктивности, но и по устойчивости к наиболее вредоносным патогенам в зоне возделывания кукурузы.

Оптимизация селекционного процесса. Реализация предлагаемого нами способа отбора не связана с дополнительными затратами, поскольку вписывается в технологию получения семян на участках гибридизации, а информация по оценке устойчивости позволяет браковать восприимчивый к пузырчатой головне селекционный материал и выявлять линии, обладающие физиологической устойчивостью к болезни. Это приводит к сокращению объема контрольного питомника, наибольшего по числу изучаемых гибридных комбинаций, но, к сожалению, слабее всего прорабатываемого в селекционном и иммунологическом отношении по сравнению с предварительным и конкурсным сортоиспытанием.

Способ отбора самоопыленных линий кукурузы, устойчивых к пыльной головне - *Sporisorium reilianum* (J.G.Kuchn) Langdon & Full.

Широкое внедрение гибридов кукурузы в производство вытеснило многие местные формы и сорта, накопившие в процессе длительного возделывания генетически обусловленные вариации по самым различным признакам и свойствам. Оригинальная зародышевая плазма большинства из них представлена лишь в генетических коллекциях и используется слабо, тогда как большинство гибридов создается на основе небольшого количества генетически разнообразных линий (Batty, 1975; Мику, 1981).

Недостаточное генетическое разнообразие ядерного и органелльного геномов привлекаемого в скрещивания исходного материала присуще многим селекционным программам, что отрицательно отражается на эффективности селекционной работы.

В 1970-1980 гг. наметились успехи в селекции кукурузы связанные с использованием различных мутантных генотипов в качестве доноров - носителей конкретных признаков и свойств. Для этого широко использовался метод рекуррентной селекции, что значительно ускорило создание аналогов ценных линий благодаря возможности фенотипического контроля проявления мутаций при отборе в беккроссных потомствах.

При всей многочисленности мутантов, выявленных и идентифицированных у кукурузы, лишь некоторые нашли применение в селекции после

весьма одностороннего их изучения, то есть без комплексных исследований по оценке степени и характера их влияния на продуктивность, устойчивость к болезням, вредителям и неблагоприятным условиям среды (Мику, 1981). Нередко депрессия массы 1000 зерен, большая поражаемость початков фузариозом, ломкость стеблей и худшая всхожесть семян у линий, переведенных на основу мутаций O_2 , bm_3 , рассматривается как результат плейотропного действия мутантных генов (Lambert et al., 1969; Георгиев и др., 1979; Хаджинов, Зима, 1979).

Получение генетической информации. Наряду со специфичностью взаимодействия ряда мутантных генов с конкретной генетической средой, приводящего к изменению устойчивости реципиента к болезням, отмечено их влияние на высоту растений и продолжительность периода всходы - цветение (Ивашенко и др., 1992). Проведенные исследования и анализ данных литературы привел нас к мысли о неоправданно широком толковании плейотропного действия мутантного гена O_2 : от существенного повышения содержания лизина и триптофана в зерне до изменения устойчивости к болезням стеблей и листьев. Выявление четких различий по устойчивости к *Setosphaeria turcica* (= *B. turcicum*) обычных линий В14 и М14 и восприимчивости их высоколизиновых аналогов позволило выдвинуть гипотезу о том, что в контроле иммунного ответа указанных линий могут участвовать разные генетические системы, то есть. восприимчивость к болезни у реципиента возникает за счет плазмы донора, привносимой при переносе мутантного гена.

Исходя из выдвинутого нами предположения о возможности повышения эффективности селекции на устойчивость к болезням благодаря увеличению гетерогенности, обусловленной высоколизиновым синтетиком Александера (привлекаемого в качестве донора гена - структуры эндосперма O_2 при создании высоколизиновых аналогов линий), в качестве исходной формы использовали линию А619 АО₂ ВС₅. Была применена процедура ее обратного перевода в норму посредством фенотипического контроля расщепляющихся потомств и отбором продолжателей со стекловидным эндоспермом зерна, обычно выбраковываемых при создании высоколизиновых аналогов. Непрерывный инбридинг включал и ежегодный иммунологический контроль, осуществляемый на совмещенном инфекционно-инвазионном фоне (искусственном в отношении пыльной головни, провокационном - кукурузного мотылька). Определение реакций на поражение и повреждение ко времени цветения позволило самоопылить устойчивые растения в качестве продолжателей (родоначальников линий). Совмещая вышеописанную процедуру с одновременным отбором на скороспелость, в J5 удалось выделить более скороспелую линию ЛВ4зМ, устойчивую не только к пузырчатой головне и кукурузному мотыльку, но и к пыльной головне. В то же время попытки внутрилинейного отбора среди потомств А619 с использованием традиционного инбридинга не позволили выделить устойчивую к пыльной головне

сестринскую линию (Кузьминская, 1982; Юрку, 1990).

Тестерные скрещивания показали высокую СКС линии ЛВ4зМ; ряд гибридных комбинаций с ЛВ4зМ превысили тестеры по урожайности на 21.9-25.3ц/га.

Оптимизация селекционного процесса. Процедура обратного перевода высоколизиновых линий в норму посредством фенотипического контроля расщепляющихся потомств и отбором продолжателей со стекловидным эндоспермом зерна, значительно расширяет возможности использования мутантных форм в селекции, рассматривая их не только как носителей конкретных признаков, имеющих хозяйственную ценность, но и в качестве источников генетического разнообразия по факторам устойчивости. Изучение линии ЛВ4зМ рядом учреждений - соисполнителей программы ТОСС (ИФ-РиГ, НПО "Элита", КОС ВИР) подтвердило ее засухоустойчивость, устойчивость к болезням и вредителям (головневым грибам, кукурузному мотыльку, тлям), высокую ОКС и СКС с ее участием. С участием линии ЛВ4зМ в соавторстве с ВИЗР был создан тройной гибрид ЧКГ280М, районированный в Сумской области в 1990 г.

Способ отбора кукурузы на устойчивость к южному гельминтоспориозу

Возбудитель южного гельминтоспориоза - *Bipolaris maydis* Nisikado et Miy. имеет 2 расы - нулевую (0) и техасскую (Т). Наиболее опасна раса Т, поражающая не только листья, но также початки и стебли кукурузы с техасским типом цитоплазматической мужской стерильности (Т типом ЦМС). При сильном поражении происходит 100% - ная потеря урожая. Раса Т является карантинным объектом.

Эпифитотийное развитие расы Т в 1970 г. в США, затем в Западной Европе, а в 1989-1990 гг. в б. СССР (Северный Кавказ), обусловило необходимость ведения семеноводства гибридной кукурузы на М и С типах стерильности (молдавском и боливийском), более устойчивых к расе Т.

С 1991 г. возделывание кукурузы на Т типе ЦМС было запрещено и многие районированные и перспективные гибриды надлежало перевести на другие типы ЦМС. При возросшей актуальности иммунологических работ возникли трудности их проведения, связанные с запретом оценки кукурузы на устойчивость к расе Т в полевых испытаниях.

Сотрудниками ВНИИ кукурузы (г. Днепропетровск, Украина) был предложен способ заражения кукурузы южным гельминтоспориозом в условиях теплицы (Морщацкий, Терещенко, 1988). При всей привлекательности, этот способ позволял оценивать небольшое количество селекционного материала.

В процессе поиска более производительных и допустимых с точки зрения карантина методов полевой оценки, автором настоящей работы была выдвинута гипотеза о сходстве иммунологических реакций листьев и оберток початков кукурузы, основанная на функциональной общности этих орга-

нов растения. Согласно Р.В.Югенхеймеру (1982) початок считается боковым ответвлением стебля, а обертки рассматриваются как видоизмененные листья.

Сравнительное изучение поражаемости листьев и оберток початков при инокуляции их расой Т южного гельминтоспориоза в условиях Ленинградской области позволило выявить идентичность реакций; линии на Т типе ЦМС проявили восприимчивость, а на М и С типах – устойчивость (Иващенко и др., 1993). Дальнейшая разработка метода оценки проводилась в комплексных исследованиях автора с сотрудниками ВНИИ кукурузы (г. Пятигорск, Россия), что позволило предложить для селекционной практики метод оценки устойчивости в полевых условиях (в селекцентрах, имеющих карантинные питомники) при требуемой пространственной изоляции от основных посевов кукурузы.

Суть метода – оценка устойчивости по степени поражения початков после инокуляции их в период начала подсыхания рылец початков по разработанной нами шкале (рис. 16).

Предложенный метод оценки восприимчивости к южному гельминтоспориозу предполагает тщательное укрытие початков изоляторами, что предотвращает разлет конидий; это позволяет оценивать в карантинном питомнике большое количества селекционного материала (Лим и др., 1996).

Рисунок 16. Шкала оценки пораженности кукурузы *B. maydis*, раса Т

Степень поражения:			Симптомы поражения:	
Балл	обертки, початок		обертки	початок
0	нет			
1	1-2 обертки, диаметр очага 1 см			
2	3-4 обертки, диаметр очага 1 см			
3	5-6 оберток, диаметр очага 2-3 см			
4	7-8 оберток, диаметр очага 4-5 см			
5	8-9 оберток, диаметр очага более 5 см			
6	все обертки до зерен, единичные зерна			
7	25% початка (обертки, зерна, стержень)			
8	50% початка, (обертки, зерна, стержень)			
9	весь початок			

Изучение в течение четырех лет восприимчивости к южному гельминтоспориозу стерильных аналогов линий из коллекции ВНИИ кукурузы на Т, М и С типах ЦМС, сравниваемых с фертильными аналогами (N), позволило

выявить хорошую дифференцирующую способность метода (табл. 29).

Таблица 29. Интенсивность поражения початков самоопыленных линий кукурузы *B. maydis*, раса Т

Годы	Типы цитоплазм							
	N		T		M		C	
	Кол-во генотипов	Балл	Кол-во генотипов	Балл	Кол-во генотипов	Балл	Кол-во генотипов	Балл
1996	21	1.0	6	5.4	16	1.4	13	0.9
1997	17	1.0	6	5.9	15	1.2	13	0.9
1998	8	0.8	4	7.4	8	0.8	7	0.8
1999	8	1.5	4	7.4	7	1.6	6	1,7

НСР₀₅ = 0.83.

Изучение позволило выявить специфическую восприимчивость аналогов на Т типе ЦМС по сравнению с аналогами на М, С и N цитоплазмах. Поражение початков с Т цитоплазмой варьировало в среднем по годам от 5.4 до 7.4 балла, что, согласно предлагаемой шкале, соответствует поражению всех оберток початка и единичных зерен (балл 6) и 50% поражения зерен початка (балл 8).

Получение генетической информации. Установлено (Иващенко и др., 1993), что в условиях Ленинградской области и Краснодарского края скорость развития расы Т в 2-3 раза выше на генотипах с Т типом ЦМС; в благоприятных для развития болезни условиях поражаются не только листья и початки, но и стебли. Дальнейшие исследования (Сотченко и др., 1998) подтвердили более высокую скорость проникновения гриба и колонизации тканей на растениях с Т типом ЦМС (9-11 оберток и 1/4-1/2 часть початка), чем на М или С типах ЦМС (1-2, реже 3 обертки).

Аналоги с N, М и С цитоплазмами поражались от 0.8 до 1.7 балла, что соответствует поражению 1-2 оберток с диаметром очага 1 см (балл 1), до поражения 3-4 оберток с диаметром очага 1 см (балл 2). Низкая вариабельность показателей поражаемости и стабильность устойчивости к расе Т по годам изучения свидетельствует об устойчивом типе реакции на поражение N, М и С цитоплазм. Для изучения возможности привлечения в селекционно-семеноводческую работу новых типов ЦМС были созданы стерильные аналоги по линиям F 7 и PH 53 на шести типах ЦМС S группы, которые были разделены методом основного компонентного анализа (по Kalman et al., 1982) на три подгруппы: I - S, R, MI; II - L, CA; III - EK.

Установлено, что линии на EK и Т типах ЦМС проявили сходную восприимчивость к расе Т южного гельминтоспориоза. Предстоит изучить природу восприимчивости EK цитоплазмы, возможно отселектировалась новая раса, поражающая некоторые типы ЦМС S группы.

Предложенный метод оценки устойчивости значительно расширяет

возможность идентификации и использования новых типов ЦМС, поскольку устойчивость новых цитоплазм к южному гельминтоспориозу (расе Т) является определяющим фактором. Установлено, что новые типы цитоплазмы – ML, S, R, L, SA (относимые к М группе ЦМС) могут использоваться в семеноводстве гибридной кукурузы. Выявленная нами (Сотченко и др., 2002) принадлежность цитоплазмы ЕК к Т типу ЦМС (а не к М, как предполагалось ранее) исключает ее использование в семеноводстве кукурузы. Своевременное выявление новых устойчивых цитоплазм и включение их в селекцию расширяет генетическое разнообразие кукурузы по типам ЦМС, уменьшает риск генетической эрозии по факторам устойчивости.

Способ создания исходного материала в селекции на скороспелость, устойчивость к болезням и вредителям

Актуальность проблемы. Известно (Войеков, 1884), "что плодоношение и созревание растений в северных широтах могут проходить при меньшей сумме температур по сравнению с южными благодаря ускоряющему действию северного длинного дня" (цит. по Куперман, 1977). Применительно к кукурузе доказательства этому были получены еще В.И.Балурой (1967), показавшим различную фотопериодическую чувствительность сортов и гибридов.

В этой связи разработка способов отбора на скороспелость, холодостойкость, устойчивость к болезням и вредителям, засухоустойчивость предполагает анализ связи этих признаков с фотопериодическими условиями выращивания с целью сокращения затрат топлива на производство зерна (Аксенова и др., 1973; Калашник и др., 1983; Балаур, 1988; Бокай, 1988).

Принимая во внимание, что время прохождения клеточного цикла обусловлено генетически и достаточно постоянно, повышение продуктивности при лимите тепловой энергии возможно либо в результате повышения стабильности работы фотосинтетического аппарата в варьирующих условиях среды, либо при усилении аттрагирующей способности меристем. В этой связи подбор пар для скрещивания на основе детального изучения их онтогенеза считается наиболее перспективным (Батыгин, 1986).

Лучшие отечественные скороспелые гибриды созревают за 100-110 дней и дальнейшее развитие селекции на скороспелость сдерживается сейчас отсутствием раннеспелых и ультраннх линий, сочетающих высокую скорость развития с накоплением биомассы в зонах с коротким безморозным периодом и более длинным днем, чем в районах традиционного выращивания кукурузы.

Методика и результаты отбора. Анализировались рост и развитие растений на коротком и длинном дне. Климатические параметры сравниваемых зон таковы: длина дня и среднемесячные температуры в период всходы - цветение (май-июнь) на КОС ВИР соответственно, 14-15 час и 17-20.4°C, в Ленинградской области (июнь-июль), соответственно, 18-19 час непрерывного освещения (плюс 4-5 час рассеянного света белых ночей) и 16.8-15.1°C.

Установлено, что влияние длины дня 18-19 час в период прохождения кукурузой П-1V этапов органогенеза трансформируется различно: у одних линий и гибридов имеет место быстрый морфогенез, но медленный рост (высота растений 15-20 см); у других – быстрый морфогенез и прирост биомассы (высота растений 70-140 см).

Неоднозначность влияния длинного дня на морфогенез линий, отнесенных к одной группе спелости на коротком дне (Краснодар) позволила вести браковку форм, у которых процесс развития не сопровождается накоплением необходимой биомассы, что особенно важно для гибридных комбинаций – продукта непосредственного возделывания в производстве. Проведение такой браковки в Краснодарском крае не представляется возможным, поскольку такие контрастные различия там не проявляются.

Определение устойчивости к вредным организмам показало, что из трех фотопериодически нейтральных линий (ЛВ 4-1, ЛВ 17-1, ЛВ 29) только ЛВ 17-1 умеренно устойчива к стеблевым гнилям в зоне семеноводства (КОС ВИР) и может использоваться в качестве материнской формы, две другие – в качестве отцовской. В качестве материнской формы могут быть также использованы комплексно устойчивые линии ЛВ 1 и Л 288 А, а отцовской – ЛВ 21, Л 203, Ом 255 – линии с групповой устойчивостью к вредным организмам.

Полученные нами данные показывают, что различия в продолжительности периода всходы – цветение достоверны для 13 линий, при этом у 6 из них длительность периода сокращается, а у 7 – увеличивается.

Различия в сумме эффективных температур, обусловленные взаимодействием генотип – среда, достигают 170°C , что не исключает возможности использования среднеспелых линий в программах селекции на скороспелость. Корреляционный анализ продолжительности периода всходы – цветение у 18 линий по двум зонам не выявил существенной связи ($r = 0.04$), что свидетельствует о различной реакции линий на фотопериод, а во взаимосвязи с температурой, – на скорость роста и развития, что отмечал В.И.Кефели (1989), подчеркивая необходимость рассмотрения низкой температуры как фактора разобщения роста и морфогенеза, то есть не только как стрессора, но и регулятора развития.

Оптимизация селекционного процесса. Против тенденции снижения биологического потенциала урожая, связанного с раннеспелостью, можно использовать селекцию идиотипов, отличающихся высокой интенсивностью морфогенеза, образования листьев, закладки цветочных бугорков на початке, а также высокой интенсивностью накопления органических веществ в зерне за единицу времени. Одним из путей решения проблемы является селекционное улучшение гибридов за счет повышения разрешающей способности отбора линий с высокой скоростью морфогенеза.

Полученные с участием указанных выше линий, простые гибриды оценивались по скороспелости в различных эколого-географических зонах.

Установлено, что различия, обусловленные взаимодействием генотип - среда, достигают 5 дней, а по отношению к районированным и лучшим зарубежным гибридам 1-6 дней.

Поскольку выделение фотопериодически нейтральных линий на коротком дне затруднено или невозможно, отбор линий с целью создания ультрараннеспелых гибридов кукурузы силосного направления для зон с коротким безморозным периодом наиболее эффективен в зонах предполагаемого районирования, а не в зонах традиционного сосредоточения селекционной и семеноводческой работы. Принцип ускоренной иммунологической оценки линий позволяет отбирать одновременно скороспелые и наименее поражаемые линии и гибриды.

На основе полученной информации составляется программа скрещиваний для Краснодарского края, а с учетом скороспелости линий и повреждаемости шведской мухой в Ленинградской области - для Северо-Западной зоны, где привлекаются в скрещивания наиболее скороспелые и высокорослые линии. Полученная совокупная информация дополняется данными по устойчивости к головневым грибам и стеблевым гнилям (наиболее вредоносным на Северном Кавказе) и проводится окончательный отбор наиболее ценных для двух зон линий с целью изучения их комбинационной способности. Указанный принцип положен в основу предложенного автором способа создания исходного материала в селекции на скороспелость (авт. свид. №1729336, 1992 г.).

Способ отбора продуктивных и устойчивых к стеблевым гнилям гибридов в посевах различной плотности

Актуальность. При разработке современной модели гибрида считается, что основной путь значительного подъема урожайности культуры в экстремальных условиях – создание нового типа растений, способных выдерживать не только засуху, но и значительное загущение посева. Не случайно в разработке общей теории генетического потенциала растительных популяций важное место принадлежит такой характеристике продукционного процесса, как толерантность к загущению (Драгавцев, Шкель, 1982). По характеру реакции большинства видов растений на загущение выделяют 4 уровня плотности, однако в практике селекции используют 3: изолированное или свободное стояние растений, плотность проявления эффекта группы (загущения) и критическая или пороговая плотность.

В соответствии с выбором той или иной плотности растений строится и тактика селекционного отбора высокопродуктивных генотипов по фенотипу. Например, A.Fasoulas (1981) создает для отбора условия отсутствия конкуренции между растениями, что для кукурузы составляет плотность 6400 растений на га (125 см между растениями при сотовом способе размещения). Другие авторы для решения вышеуказанной проблемы предлагают создавать гибриды с прочным стеблем, возделывая их при плотности растений не более 40 тыс/га, сбалансированном внесении NPK и применении мер борьбы с

кукурузным мотыльком.

Методика и результаты отбора. Обоснованием методического подхода послужили полученные нами ранее экспериментальные доказательства, свидетельствующие об изменении принципа отбора в селекции кукурузы на устойчивость (Ивашенко, 1974) и продуктивность (Ключко и др., 1984). Было сделано заключение, что селекция идет по пути преодоления традиционно сложившихся представлений о росте урожайности гибридов исключительно за счет повышения продуктивности одного растения, которая достигалась ранее за счет увеличения доли репродуктивного органа в общей биомассе растительного организма. Была показана целесообразность создания линий и гибридов, способных на пороге критической плотности сохранять устойчивость к стеблевым гнилям благодаря общефизиологической реактивности, а также особому типу развития - ремонтантности. И хотя растения ремонтантных форм нередко имеют продуктивность ниже таковой у обычных, их урожайность с единицы площади не снижается благодаря большей густоте стояния растений.

Регрессионный анализ зависимости урожайности гибридов от плотности посева, и поражаемости от урожайности показал, что увеличение на 1% числа растений приводит к росту урожайности на 0.42%, а увеличение на 1% урожайности - к росту на 0.3% поражаемости стеблевыми гнилями ($y = 1.07 + 0.42X$ и $y = 1.40 + 0.30X$ соответственно). Эта прямая зависимость может служить отражением общебиологической тенденции роста восприимчивости кукурузы к гнилям при селекции на продуктивность (рис. 17-18).

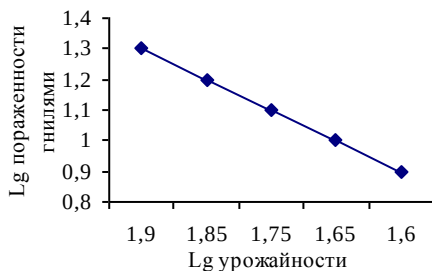


Рисунок 17. Поражаемость стеблевыми гнилями в зависимости от урожайности гибридов

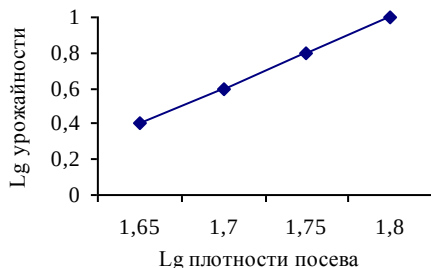


Рисунок 18. Урожайность гибридов кукурузы в зависимости от плотности их посева

В этой ситуации важен отбор генотипов, не имеющих тесной связи указанных показателей. Как показал анализ многолетних данных пораженности и ломкости гибридов в основных сортоиспытаниях (1977-1982 гг.), связь между ними прямая и очень тесная ($r = 0.917$ до 0.986) и, в зависимости от развития болезни, прирост ломкости составляет 0.10-0.64% на каждый процент увеличения пораженности.

У выдающихся по комплексу признаков генотипов благоприятное сочетание максимальной продуктивности, устойчивости к стеблевым гнилям и паразитарной ломкости не сопровождается увеличением пораженности и ломкости стеблей. То есть, по мере увеличения густоты стояния растений выявляются генотипические различия в величинах критической плотности, при которых формируется максимальный урожай.

Оптимизация селекционного процесса. Совершенствование приемов селекционного выведения продуктивных линий и гибридов, а также технологии возделывания кукурузы сопряжено с усилением остроты проблемы паразитарного полегания растений от стеблевых гнилей не само по себе, а вследствие возрастания плодонагрузки на растение при оптимизации условий выращивания. Это предполагает сравнительную оценку продуктивности, устойчивости к стеблевым гнилям и паразитарной ломкости. При сопряженном анализе данных сортоиспытаний легче выявляются преимущества ремонтантных гибридов, у которых пороговая плотность сохранения устойчивости растений к гнилям стеблей выше, чем для формирования максимального урожая. Поэтому испытания при загущении должно охватывать не только систему оценок продуктивности уже созданных гибридов, но также процесс отбора и создания исходного материала. Указанный принцип был положен нами в основу отбора продуктивных и устойчивых к стеблевым гнилям гибридов на фоне критической (пороговой) плотности растений, что позволило выделить комплексно-устойчивый к болезням и вредителям гибрид Од МА 310 М (авт. свид. №4377), районированный с 1990 г. в Одесской, Николаевской, Херсонской, Донецкой, Кировоградской, Черновицкой и Ростовской областях.

Определение выносливости кукурузы к болезням

Способ отбора линий и гибридов по признаку выносливости к фузариозной стеблевой гнили.

Актуальность. Наряду с многочисленными публикациями о больших недоборах урожая, вызываемых возбудителями болезней и вредителями, в отечественной и зарубежной литературе приводятся также данные о стимуляции роста и развития растений патогенами грибной и вирусной природы и о перспективах использования этого явления в практических целях. В 1980-е годы появилось достаточно много обзоров, посвященных роли регуляторов роста во взаимодействии растения-хозяина и патогенных микроорганизмов,

что свидетельствует о возрастающем интересе к проблеме поиска «экологически чистых» факторов интенсификации, то есть роста продуктивности сельскохозяйственных растений без роста затрат на его увеличение и охрану окружающей среды. Результатом такого поиска является предложенный нами способ отбора (Авт. свид. №1507263).

Методические подходы. В процессе изучения сортоустойчивости ряд исследователей (Коршунова, Кабалкина, 1972) использовали формулу, согласно которой выносливость оценивают по разности величин снижения урожая больных растений против здоровых. Так, выносливость

$$B = \frac{(A - a) - (B - b)}{A} \times 100,$$

где A и B (продуктивность здоровых растений у сортов A и B), a и b (продуктивность больных растений).

Известно, что для анализа различий как минимум у двух сортов на двух фонах (естественном и искусственном) необходим двухфакторный дисперсионный анализ с установлением дифференциальных взаимодействий сорт - фон с определением наименьшей существенной разности (НСР). Использование вышеприведенной формулы не вполне корректно, поскольку суммарные различия, обусловленные как неодинаковой выносливостью, так и продуктивностью, объясняются только выносливостью. Однако сравнение сортов правомерно, когда они не различаются по биологической урожайности. В случае равной урожайности и ее одинакового уменьшения от болезни ($A=B$, $a=b$) итог равен нулю, то есть выносливость не определяется. Из этого следует, что понятие “больное растение“ у авторов методики непременно ассоциируется с потерями урожая.

Иной принцип заложен нами (Иващенко, Никоноренков, 1985) в методику определения выносливости, согласно которой выносливыми считаются только те образцы (линии, родительские формы гибридов), растения которых при заболевании не снижают продуктивность благодаря механизму компенсации снижения массы зерен их большим количеством. В соответствии с этим проводится и расчет выносливости:

$$B = \frac{a}{A} \geq 1,$$

где B - выносливость растений (%); a - продуктивность больных растений, A - продуктивность здоровых растений.

Принцип отбора по предложенному нами способу предполагает как минимум равенство ($A=a$, $B=b$), при котором продуктивность здоровых и больных растений представляет отношение 1:1. Только при равенстве продуктивности здоровых и больных растений конкретного генотипа или превышении продуктивности больных растений над таковой у здоровых образец подлежит отбору как выносливый. В соответствии с этим способ отбора ли-

ний и гибридов по признаку выносливости к фузариозной стеблевой гнили включает совокупность приемов, направленных на решение проблемы отбора выносливых генотипов неизвестным до настоящего времени путем, в основе которого лежит выделение линий и гибридов с проявлением модификаций по продуктивности в системе растение-хозяин - патоген. При этом используется принцип отбора растений тех линий (гибридов), у которых озерненность початков выше, чем в непораженном фузариозной стеблевой гнилью контроле.

При таком подходе отбирают растения, семьи, линии, гибриды, у которых первоначальная стимуляция патогеном количества завязей компенсирует последующее снижение массы образовавшихся зерен, вследствие чего продуктивность больных растений не снижается.

Результаты исследований. Изучение продуктивности показало, что достоверно большее количество зерен в початках образовалось у пораженных стеблевой гнилью восьми самоопыленных линий (РА188НО, Р502, Со125, Т161, Чк51, Чк218, Чк239, Юв23), причем у 7 из них количество сформировавшихся завязей было изначально больше (табл. 30).

Целесообразно отобрать как выносливую к стеблевой гнили линию МТ42, у которой масса зерен с растения (при умеренном их поражении) достоверно выше за счет увеличения количества растений с двумя початками, а также линий Р502, Со125, Т161, S72, Чк51, Чк218, Юв23, у которых масса зерен с растения (продуктивность растения) при поражении не снижается. Следует отнести к выносливым и широко районированный гибрид Коллективный 244 МВ.

Сравнительный анализ данных таблицы 30 позволяет судить о большей изменчивости продуктивности у зараженных растений, чем у здоровых. Выявлено, что влияние болезни на продукционный процесс конкретной линии, гибрида нередко проявляется альтернативно; от резкого снижения (-44,2%), до достоверного увеличения (+11,2%) массы зерна с растения. Это проявляется у гибридов Коллективный 244, Ер1 × Со125, линий МТ42, Со125, ЧК218 и других. Такой спектр модификационной изменчивости в естественно формирующихся патосистемах на наш взгляд, объясним; с одной стороны он определяется гетерогенностью популяции возбудителя по способности продуцировать ростовые вещества и токсины, с другой - спецификой ответных реакций растения-хозяина (в том числе и ростовых) и продолжительностью взаимодействия двух организмов в конкретной экологической ситуации.

Выявление положительных модификаций по продуктивности, характерных для конкретного генотипа позволяет определить уровень его выносливости в связи с присущими каждой линии поражаемостью и уровнем продуктивности, то есть в пределах нормы реакции отдельно взятого генотипа, независимо от таковой у других.

Таблица 30. Сравнительный анализ продуктивности и ее составляющих у здоровой и пораженной фузариозной стеблевой гнилью кукурузы

Линии	Количество				Масса		Масса зерна с	
	завязей на		зерен на растение,		1000 зерен, г		растения, г	
	растение, шт		шт					
	Здор.	Пораж.	Здор.	Пораж.	Здор.	Пораж.	Здор.	Пораж.
Самоопыленные линии								
RA188HO	399	416	319	348***	187	158	60	55
P502	748	790*	637	671*	198	189	126	127
MT42	610	437	413	559	160	133	66	74*
Co125	380	491*	337	430*	181	149	61	65
Ep1	266	266	242	247	261	241	63	60
S72	291	329	218	242	195	192	42	47
T161	147	186**	118	147**	398	325	46	48
Чк 239	399	470***	358	407***	196	157	70	64***
Чк 218	308	407***	296	370***	193	179	57	66
Чк51	362	436***	291	364***	180	148	52	54
T23	201	228	184	215	401	351	7	75
ЮВ 23	221	262**	207	244**	231	198	47	48
Гибриды								
MT42 × Co125	607	620	525	539	258.8	236.8	136	128
P502 × Co125	685	713	666	689	229.3	204.3	153	140
EP1 × Co125	494	554**	423	463**	310.2	298.5	131	138
Коллективный								
240 MB	486	626**	408	512**	330.9	266.5	135	137
Эксперименталь								
ный 180	632	577	538	446*	360.9	167.2	161	90*

Различия существенны на 1%, 5%** и 10%*** уровнях значимости.

Исходя из этиологии болезни в основу определения выносливости нами заложен иной биологический смысл; стимуляция патогеном репродуктивной способности растений (рост числа завязей и зерен) рассматривается в качестве первой фазы болезни, а последующее снижение массы 1000 зерен - второй. Выносливость при сохранении продуктивности, а не выносливость при снижении продуктивности - вот что принципиально отличает предлагаемый способ от известных ранее. Надо полагать, что *F. verticillioides* образует с кукурузой комплементарную систему и в практическом аспекте проблемы - эффективную лишь в отношении генотипов растений, ускоряющих рост и развитие в качестве ответной реакции на гормональный "допинг" в процессе патогенеза.

Оптимизация селекционного процесса. Необходимо отметить, что на этапе селекционного выведения линий их урожайность не является определяющим критерием ценности, поскольку в гетерозисной селекции кукурузы более значима величина урожайности гибрида, определяемая комбинационной способностью родительских форм. Предложенная техника расчета и критерий отбора, позволяют вести отбор выносливых форм в селекции перекрестно опыляющихся культур на продуктивность. Кроме того, это объясня-

ет широкое использование в практике селекции линий F2, F7, Co125 и полученных с их участием гибридов, не снижающих продуктивность при умеренном поражении.

Способ отбора исходного материала в селекции на выносливость (устойчивость) к засухе и стеблевым гнилям.

Актуальность и методика исследований. Одной из основных трудностей, возникающих в процессе улучшения растений, является идентификация реакций, способствующих сохранению урожая в условиях засухи. Существует мнение, что общая устойчивость (= выносливость*) генотипа к засухе не может быть определена на основе физиологического теста, поскольку тестирование определенных тканей не является вполне адекватным (Bruckner, Fronberg, 1987).

Основным критерием выносливости генотипа в большинстве селекционных программ служит урожайность и ее стабильность, однако мнения исследователей относительно фона для отбора на выносливость к засухе (слабый или умеренный стресс) различны. В целом, более высокий коэффициент наследуемости в условиях стресса - 0.71, чем в его отсутствие - 0.52, достоверен (Rossielle, Hamblin, 1981).

Ранняя засуха может рассматриваться как пусковой механизм развития стеблевых гнилей; она способствует активной колонизации корней возбудителями, преимущественно грибами рода *Fusarium* (Dodd, 1980).

Предложенная ранее шкала полевой оценки засухоустойчивости (Удольская, 1936), приемлемая для использования в годы развития умеренной засухи, не вполне приемлема в годы развития сильной засухи, поскольку максимальный балл шкалы не охватывает наблюдаемую степень вредоносного отклонения от нормы в развитии растений. Для полного охвата модификационной изменчивости признаков, характеризующих степень выносливости к засухе, нами была разработана и предложена к применению 9-балльная шкала (табл.31).

В соответствии с предложенной шкалой, первая оценка в период выдвижения метелок позволяет выявить восприимчивые образцы, у которых проявляется не только отмирание части листьев, но и метелок. Учет в период молочной спелости позволяет ранжировать образцы по трем показателям: отмиранию метелки, задержке появления початков и рылец на початке, отмиранию листьев.

Заключительная оценка в фазу восковой спелости выявляет не только преждевременное отмирание листьев и метелок, но и степень редукции початков.

**Употребление широко распространенного в литературе термина устойчивость к засухе - с точки зрения автора не вполне адекватно, поскольку влияние засухи на растение является генерализованным (проявляется в конечном счете через урожайность) и в большинстве своем не сводимо к локальным проявлениям патологий отдельных тканей или метамерных органов. В данной публикации мы используем оба термина, в силу изначально сложившегося стереотипа употребления (прим. автора).*

Таблица 31. Шкала полевой оценки выносливости образцов кукурузы к засухе.

Уровень выносливости	Балл	Основные признаки, проявившиеся в период выдвижения метелок - восковая спелость
Выносливый	1	Пожелтение и отмирание прикорневых листьев, падение тургора нижних листьев
Практически выносливый	3	Усыхание 2-3 нижних листьев, частичное отмирание листьев ниже початка
Умеренно выносливый	5	Отмирание листьев ниже початка, задержка его появления
Слабо выносливый	7	Отмирание листьев ниже початка, отмирание метелки и задержка появления рылец
Невыносливый	9	Отмирание 75% листьев, сильное недоразвитие, позднее появление мелких початков или их отсутствие

К бесплодным следует относить растения, не сформировавшие початков или имеющие практически незерненный рудиментарный початок (длиной до 5 см). Степень редукции початков может использоваться не только как показатель засухоустойчивости, но и для прогноза уровня продуктивности.

Браковка гибридных комбинаций по степени проявления бесплодия - широко используемый в селекции прием, тогда как отбор перспективных гибридов при отсутствии бесплодия более сложен, поскольку при равном превышении урожайности стандарта влияние (доля вклада, %) краевых эффектов у изучаемых гибридов может быть разным. Предложенный нами способ включает деление делянки на центральную и краевые субделянки с раздельным определением на них урожая. В качестве устойчивых к засухе отбирают гибриды, масса зерна у которых с центральной части делянки снижена не более чем на 10-20% по сравнению с краевой субделянкой. В условиях продолжительной засухи развитие бесплодия початков присуще гибридам всех групп спелости; у раннеспелых оно составило в среднем 28.9%, у среднеспелых - 30.9, у среднепоздних - 37.8%, при максимальных значениях 49.7, 61.1 и 72.4% соответственно.

Оптимизация селекционного процесса. Использование предлагаемой шкалы оценки засухоустойчивости позволяет расширить описание спектра модификационной изменчивости признаков, характеризующих степень устойчивости (выносливости) к засухе, и отобрать наиболее адаптированный исходный и перспективный материал.

Поскольку урожайность растений изменяется преимущественно в направлении от центра делянки к ее краям, урожайность центральной делянки отражает в большей мере генотипическую изменчивость и приближается к ее уровню урожайности в масштабе поля (рис. 19).

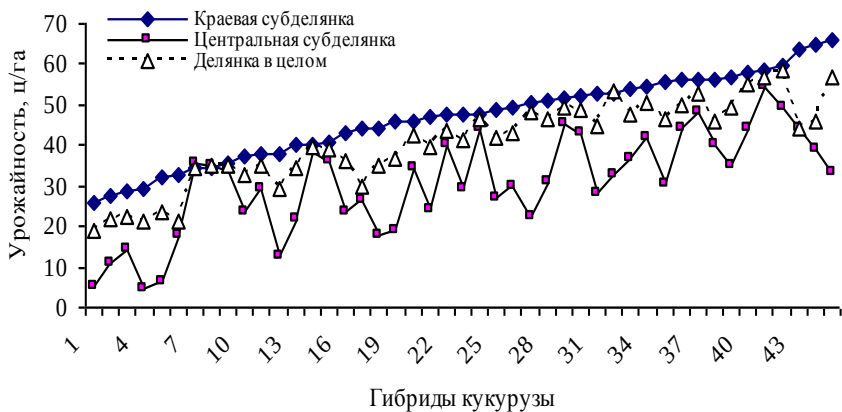


Рисунок 19. Влияние засухи и способа оценки на проявление урожайности кукурузы



A1, A2 - область наибольшей изменчивости продуктивности; B1- область наибольшей стабильности продуктивности

Рисунок 20. Возможности повышения эффективности отбора выносливых к засухе образцов кукурузы при уборке центральной субделянки

Из приведенных на рисунке 19 и в таблице 32 данных следует, что урожайность центральных субделянок наиболее полно раскрывает пределы ее варьирования у гибридов, что иллюстрируется коэффициентом корреляции и точностью опыта. При уборке всей делянки эти показатели усредняются, то есть при этом происходит усреднение дисперсий по урожайности центральной и крайней субделянок. Однако их усреднение является неоправданным, поскольку сужает возможность дифференциации изучаемого материала в процессе отбора. Усреднение большей и меньшей дисперсий, как отмечают Т.Литтл и Ф.Хиллз (1981), может привести к заблуждениям. Если исходить из допущения, что урожайность субделянок в пределах каждой делянки варьирует одинаково, а корреляция это допущение как-бы подтверждает ($r_{(1-2)} = 0.961$), то внутригенотипическая конкуренция растений игнорируется, но это не так.

Достоверно более низкая урожайность на центральной субделянке обусловлена не только пестротой среды (уровень обеспеченности влагой, элементы питания, освещенность), но и наследственными различиями гибридов, их конкурентоспособностью, по-разному проявляющейся в условиях засухи. Особенно заметно возрастание конкуренции по направлению к центру делянки; именно на центральной части делянки происходит максимальная генотипическая дифференциация гибридов кукурузы, что подтверждается наибольшим значением коэффициента вариации - 38.6%.

Таблица 32. Урожайность и уровень ее изменчивости в зависимости от способа уборки (45 гибридов), ц/га

Способы уборки	Вариант	Средний урожай $\bar{x} \pm m$	Пределы варьирования урожайности	Дисперсия, σ^2	Кэф. Вариации V, %	Точность опыта, m, %
Уборка всей делянки (станд. вариант)	1	40.0 ± 1.4	$19.0 \div 58.6$	105	26.7	3.6
Уборка центральной субделянки	2	29.7 ± 2.0	$4.7 \div 54.8$	217	38.6	6.7
Уборка крайней субделянки	3	45.5 ± 1.4	$21.7 \div 59.6$	112	23.3	3,2

Такой подход позволяет уменьшить оба типа модификационной изменчивости: 1 - между генотипами (уборка двух центральных рядов на делянке), что сейчас общепринято, и 2 - между растениями конкретного генотипа (учитывая урожай по продуктивности растений центральной субделянки). Этим достигается повышение эффективности отбора при любом уровне засухи и обеспеченности элементами питания. Способ позволяет выделить гибриды со стабильным проявлением признака для повторного испытания наиболее перспективных номеров или передачи в госсортсеть.

Совмещение методических подходов при отборе на устойчивость к стеблевым гнилям и выносливости к засухе наиболее важно в зонах их совместного проявления для ускорения селекционного процесса (Краснодарский и Ставропольский края, Ростовская и Саратовская области), а также актуально для юга Украины и Молдовы.

Их интеграция в предложенном нами способе отбора (Иващенко, Сотченко, 2000) включает: отбор устойчивых к стеблевым гнилям гибридов, высев их на делянки, которые разделяют на центральную и краевые субделянки. Определяют на них урожайность растений и в качестве устойчивых к засухе и гнилям отбирают гибриды, масса зерна у которых с центральной части делянки снижена не более чем на 10-20% по сравнению с краевыми. При этом масса зерна у перспективных гибридов должна превышать, соответственно, массу зерна у стандарта.

Согласно предложенному способу отбора устойчивость к стеблевым гнилям рассматривается как зависимый от урожайности признак, поэтому отбор гибрида осуществляется с учетом типа развития растений (ремонтантный или не ремонтантный). Отбирается гибрид с ремонтантным типом развития и хорошо развитым початком. У таких гибридов одним из показателей выносливости к засухе служит ремонтантность, то есть способность растений в условиях стресса поддерживать высокую жизнеспособность листьев и стеблей, обеспечивая формирование полноценных початков (у невыносливых к засухе образцов может проявляться ремонтантность, но с недоразвитием початков).

Технология полевой идентификации, отбора и создания устойчивых линий и гибридов

Идентификации устойчивости линий и гибридов к вредным организмам и выносливости к засухе: этапность, критерии отбора, параметры отбора и интеграции. По данным многих авторов, рост урожайности кукурузы за последние 100 лет определяется интенсификацией селекционно-генетических исследований и земледелия, при этом более 50% этого прироста приходится на долю улучшения генотипа. Генетическая адаптация как центральная тема в селекции растений направлена на расширение источников устойчивости к климатическим, эдафическим и биотическим стрессам, поскольку выявление источников устойчивости к одному из указанных факторов стресса не решает проблемы адаптаций из-за преимущественно промежуточного характера наследования признака устойчивости.

Исследования, проведенные в 1973-1982 и 1984-1991 гг. в различных эколого-географических зонах на интродуцированных и отечественных линиях позволили прийти к заключению об устойчивости к одному патогену, например, к *U. maydis*, (у 56% образцов), к головневым грибам (до 30%), к фузариозным гнилям стеблей и початков – в среднем у 1.5%, с комплексной устойчивостью к головневым грибам и болезням фузариозной этиологии у

1.2% линий (Ивашенко, 1992).

Комплексные исследования, проведенные в 1997-2004 гг. в Ставропольском крае (ВНИИ защиты растений и ВНИИ кукурузы) выявили, что 27% линий были устойчивы к пыльной головне, 52% - к стеблевым гнилям, 35% - к кукурузному мотыльку (I генерация) и 40% выносливы к засухе. Очевидно, что за четверть века достигнут значительный прогресс в селекции на устойчивость к стеблевым гнилям и вызываемой ими ломкости, то есть гибриды стали более технологичными, более стабильными по продуктивности. Вместе с тем комплексная оценка основного набора линий рабочей коллекции по устойчивости и адаптивности, позволила выявить 3 фактора, сдерживающих успешную селекцию на гетерозис: отсутствие эффективных источников устойчивости к хлопковой совке, дефицит линий, достаточно устойчивых к фузариозу початков, недостаточно высокий уровень засухоустойчивости большинства линий.

Анализ литературы и собственных экспериментальных данных позволяет считать, что в целом выносливость к засухе является не менее важным фактором, чем устойчивость к болезням и вредителям, а в засушливые годы - определяющим. В б. СССР под угрозой засух находилось около 70% пахотных земель. Анализ периодичности их возникновения с 1920 по 1976 годы позволил выявить трехлетний интервал между очередными засухами.

Согласно данным Росгидрометцентра, за последние пятнадцать лет число опасных гидрометеорологических явлений удвоилось, а к 2015 году прогнозируется тенденция роста катаклизмов до 600 случаев в год. По данным Института водных и экологических проблем РАН, с 2012 года наступит полоса засух. Среднегодовые колебания урожайности в нашей стране, по данным специалистов Национального союза агростраховщиков НСА, доходят до 70%, в сравнении с 5% в развитых странах. По расчетам (НСА) за период с 1992 по 2001 годы потери сельскохозяйственных товаропроизводителей от недобора урожая (связанные с неблагоприятными погодными условиями) по 29 основным культурам превысили 300 млрд. рублей (<http://www.strahovkainfo.ru/SmartSystem/>).

Большая амплитуда колебаний в урожайности невыгодна ни обществу, ни отдельному товаропроизводителю. Например, урожайность кукурузы в Краснодарском крае в благоприятные годы по сравнению с засушливыми составила 2.5:1 (2005 к 1998); 2.2:1 (2006 к 2007); 2.4:1 в Ростовской области (2007 к 2006); в Одесской области 6: 1 (2008 к 2007). Если в засушливые 1998-2001 гг. урожайность Краснодарском крае колебалась в пределах 12.9-22 ц/га, то в благоприятные 2004-2006 и 2008 годы - в пределах 45.8-50 ц/га.

Ни одно из заболеваний, включая южный гельминтоспориоз в конце 1980 гг., не вызывало на кукурузе столь сильного снижения урожайности.

От уровня стабильности урожайности в значительной мере зависит и экономическая эффективность. Но самое главное - это необходимость ежегодного обеспечения потребности в кормах животноводства, сохране-

ние поголовья которого не должно зависеть от колебаний урожайности.

Интеграция в генотипе гибрида факторов устойчивости и адаптивности, определяющих и стабилизирующих продуктивность культуры, предполагает эффективные методы отбора, последовательность проведения которых исключает обесценивание источников (доноров) групповой (комплексной) устойчивости на завершающих этапах создания исходного материала (табл. 33).

Таблица 33. Технологическая схема полевой идентификации, отбора линий и создания устойчивых к вредным организмам гибридов кукурузы

Этап - год	Исходный материал	Виды испытаний, фоны оценки (в неорошаемых условиях)	Селекционные приемы	Показатели отбора	Очередность и виды оценок	Рекомендуемые способы, приемы	Вредоносность, критерии отбора, параметры интеграции
1	2	3	4	5	6	7	8
I-I (J ₀)	Синтетика, гибриды, сорта, расы	Экологическое испытание. Иммунологическое изучение на искусственном или провокац. фоне	Самоопыление и отбор лучших растений	Продуктивность, устойчивость (умеренная устойчивость) к поражению или повреждению вредными объектами	Устойчивость к засухе, стеблевым гнилям, паразитарной ломкости, головневным	Патент №2189736 на "Способ отбора гибридов кукурузы, устойчивых к засухе и стеблевым гнилям", 2002 г.	Снижение урожайности в засушливый год не более 20%
I-I-I (J ₀)	Линии (коллекционные питомники, участки гибридизации)	Иммунологическое изучение на провокационном и естественном фоне.	Подсев сходного набора линий под разные опылители	Продуктивность, устойчивость, выравненность, технологичность	Устойчивость к ШМ, КМ, ФП, СГ, ПзГ, ПнГ	Способ отбора линий кукурузы с физиологической устойчивостью к ПзГ.	Размер головневых вздутий не более 0,5-1 см
I-2 (J ₁)	Лучшие початки от растений, устойчивых к 2-3 вредным организмам	Провокационный: бессменная культура, загущение (1,5 ормы), предпосевное внесение гербицидов, ранний посев непротравленными семенами, уборка после 15 дней перестоя.	Посев по семьям (150-200 растений от с/о початка), отбор по 5-8 рано и поздно цветущих растений, самоопыление	Продуктивность, устойчивость (умеренная устойчивость) растений к поражению или повреждению вредными объектами		Способ отбора продуктивных и устойчивых к СГ гибридов в посевах различной плотности. А. с. №13 на сорт рослин кукурудзи ЧКГ 280 М, 1992	Отсутствие паразитарной ломкости стеблей при достижении гибридом наибольшего уровня урожайности

1	2	3	4	5	6	7	8
I-3 (J ₂)	-"	Фон испытания аналогичный I-2	Посев по семьям (30-40 раст.), самоопыление и отбор по этапу I-2	Продуктивность, устойчивость растений к поражению или повреждению вредными объектами			
II-4 (J ₃)	-"	Испытание на 2 фонах: искусственном - к ПнГ (возможно совмещение с сев. гельминтосп.); провокационным - к ПзГ, СГ, ФП и др. вредным объектам.	то же	Продуктивность, устойчивость семей к нескольким болезням и / или вредителям.			Совместимы при поражении отдельных растений: ШМ, ПзГ, шведские мухи, пузырчатая головня и СГ; ФП), КМ, ХС.
II-5 (J ₄)	Початки от семей с групповой устойчивостью к болезням и / или вредителям	то же	Посев по семьям (30-40 раст.), самоопыление и отбор по этапу I-2; скрещивание J ₄ с тестерами на М и С типах ЦМС	Продуктивность, устойчивость семей к нескольким болезням и / или вредителям.			
III-6 (J ₅)	Початки от семей с групповой устойчивостью к болезням и/или вредителям	Провокационный фон по этапу I-2	Посев по семьям (30-40 раст), самоопыление и отбор по этапу I-2; скрещивание J ₅ с тестерами	Продуктивность, устойчивость семей (линий) к нескольким болезням и / или вредителям, реакция на ЦМС		Метод оценки устойчивости кукурузы к расе Т южного гельминтоспориоза (1996)	Некроз размером до 1 см, глубина - 1-2 обертки початка.
Продолжение табл. 33							
III-7 (J ₆)	Линии с групповой устойчивостью к болезням и/или вредителям	Посев на 2 фонах: провокационным по этапу 1- 2: естественном - по рекомендованной в зоне технологии	Самоопыление линий, скрещивание J ₆ с тестерами разного уровня устойчивости и адаптивности.	Продуктивность, устойчивость линий к нескольким болезням и / или вредителям, СКС по урожайности и устойчивости. Реакция на гербициды, протравители, загущение, (орошение), технологичность.		А. с. №1507263 на "Способ отбора селекционного материала кукурузы по признаку выносливости к фузариозной стеблевой нили", 1989 г.	Отношение продуктивности здоровых и пораженных растений (по баллу 2-4) должно быть 1:1

1	2	3	4	5	6	7	8
IV-8 (J ₇)	Линии с групповой устойчивостью к болезням и/или вредителям	Посев на 2 фоновых селекционных этапах 1-2; естественном - по рекомендованной в зоне технологии	Отбор и размножение лучших линий	Продуктивность, устойчивость линий к нескольким болезням и/или вредителям, СКС по урожайности и устойчивости. Реакции на гербициды, протравители, загрязнение, орошение. Технологичность.			Интеграция в генотипе гибрида линий с групповой устойчивостью, для компенсации последствий промежуточного наследования признаков
IV-9 (J ₈)	Родительские формы, с групповой устойчивостью к болезням и/или вредителям	Экологическое изучение	Скрещивание линий, имеющих высокую скорость начального роста, фото-периодически нейтральных с тестерами	Отбор по устойчивости к экологическим популяциям вредных видов, скорости начального роста, скороспелости, реакции на фото-период		А. с. №1729336 "Способ создания исходного материала кукурузы в селекции на скороспелость". 1992 г.	Отбор линий по скороспелости в зонах с длинным днем (в зонах предполагаемого районирования)

Примеч.: КМ-кукурузный мотылек, ХС- хлопковая совка, ШМ-шведские мухи, ФП фузариоз початков, СГ – стеблевые гнили, ПнГ- пыльная головня, ПзГ- пузырчатая головня

Селекция на устойчивость и урожайность как общая задача по улучшению природы растений может осуществляется в рамках изложенной технологии (или их комплекса), желательна на общем исходном материале, селекционная и иммунологическая ценность которого идентифицируются в одном (или близком) временном интервале.

В этой связи крайне важна этапность в создании источников устойчивости, связанная с решением крупных селекционных задач.

Глава 5. ВРЕДНОСНОСТЬ БОЛЕЗНЕЙ КУКУРУЗЫ И ПУТИ ЕЁ УМЕНЬШЕНИЯ

Согласно экспертным оценкам, глобальные потери от болезней оцениваются в 12% потенциальной продукции, что эквивалентно 550 млн т (Agarwel, Sinclair, 1987). Только из-за поражения зерна различными плесневыми грибами становится непригодным к употреблению в пищу более 10% производимых продуктов питания (Барбье, 1978). Суммарные же оценки недобора урожая кукурузы от болезней, вредителей и сорняков различны: по данным ФАО – 36%, а по расчетам Г. Расселла (1982) – более 50%. Потенциальные недоборы урожая от вредных организмов в нашей стране оценивают-

ся в 26%, причем уровень пока неустраняемых потерь составляет около 12 млрд рублей ежегодно (Новожилов, 1989). При экспертных оценках ежегодных потерь урожая в 75 млрд долл., они складываются из потерь от вредителей (30 млрд долл.), от болезней растений (25 млрд долл.) и действия сорняков (20 млрд долл.). Величина потерь урожая от вредных организмов (вредители, возбудители болезней, сорные растения) спустя 10 лет оценивалась в мире в \$300 млрд США (40% от общего объема производства продукции растениеводства) (Oerke et al., 1998), а в России потери урожая по расчетам экспертов достигают 100 -110 млн т в пересчете на зерно на сумму порядка \$12 -15 млрд (Захаренко, 1997), что представляется важнейшим фактором сдерживания роста продуктивности и устойчивости растениеводства и земледелия (Захаренко, 2001).

Вредоносность как степень и продолжительность воздействия возбудителя заболевания на растение проявляется в недоборе урожая, ухудшении его качества из-за нарушения роста и развития растения, водного баланса, углеводного, белкового, минерального обменов. В зависимости от формы проявления вредоносность приводит к гибели растений или отмиранию хозяйственно-ценных органов, к их недоразвитию вследствие морфо-анатомических изменений клеток и тканей растений, к изменению физиологических функций (ассимиляции, транспирации, дыхания, обмена веществ и т.д.). Вредоносность болезни зависит также от степени снижения активности или агрессивности возбудителя болезни, снижения урожайности, зимостойкости, засухоустойчивости и др. (Стэкмен, Харрар, 1959; Черемисинов, 1962). Во многом она зависит от характера, степени паразитизма и патогенности возбудителей на генотипах, различающихся факторами устойчивости. Познавание путей усиления защитных функций растений определяют возможности снижения вредоносности за счет сортоустойчивости. Так, устойчивость кукурузы существовавшая к нулевой расе южного гельминтоспориоза обеспечивала сохранение более 11% урожая или 18 млн т зерна (Hooker et al., 1970), а стоимость урожая, ежегодно сохраняемого в результате использования устойчивых к кукурузному мотыльку гибридов, оценивается в 600 млн долларов (Shalk, Ratcliffe, 1976).

В основу наших расчетов положены экспериментальные данные многолетних исследований автора (1970-2004 гг.), проведенных в основных зонах возделывания кукурузы - на юге и в лесостепи Украины, в Краснодарском, Ставропольском краях и в Кабардино-Балкарии. Изучаемый материал – линии рабочих коллекций и коллекционных питомников, гибриды предварительного, конкурсного и экологического испытаний, – изучались на инфекционных, провокационных фонах, на семеноводческих участках и участках гибридизации в различных селекцентрах РФ и б. СССР. В период 1984-1991 гг. проводилось изучение адаптивности и устойчивости к северному гельминтоспориозу перспективного материала учреждений ТОС «Север» в условиях Северо-Западного региона (Ленинградская область).

Вредоносность как функция сортоустойчивости определялась с учетом нескольких особенностей.

Первое. Результаты взаимоотношения патогенов, фитофагов и питающих растений изучались преимущественно в посевах, не защищенных пестицидами, то есть без изменений нормы реакции генотипа и уровня его продуктивности, возникающих нередко вследствие применения средств химической защиты.

Второе. Расчет вредоносности проводился для каждого уровня устойчивости (по баллам и распространенности болезни) по отношению к потенциальной биологической, а не фактической урожайности. Это особенно важно при расчетах недоборов урожая для группы патогенов (или патоген + фитофаг), когда величина меньшей вредоносности «поглощается» большей. Например, недобор от паразитарной ломкости, учитываемой перед уборкой не дополняется снижением урожайности от развития самой стеблевой гнили, приводящей к проявлению ломкости. Или ломкость от повреждения кукурузным мотыльком не дополняется снижением урожайности от питания гусениц.

Третье. Расчет поражаемости (в том числе в связи с повреждаемостью) осуществлялся по данным изучения полевой устойчивости при нарушении у растений структурной целостности фитофагами в объеме и во времени, характерных для зоны, года изучения и сопряженности фаз онтогенеза растений и развития вредящей стадии насекомого.

Четвертое. Определение вредоносности различных экологических популяций патогенов и кукурузного мотылька (краснодарской, черкасской) проводилось на идентичных наборах гибридов и линий кукурузы, представленных учреждениями соисполнителями программ ТОС «Север», в течение 1984-1990 гг. Ранее (1976-1982 гг.) этот подход был использован при оценке вредоносности для кукурузы возбудителей основных болезней и кукурузного мотылька в степной и лесостепной зонах Одесской области. Это позволило определить коэффициенты вредоносности отдельных вредных объектов и суммарную вредоносность их комплекса в целом на устойчивых и восприимчивых гибридах (Иващенко, 1992).

Возможно более точное установление вредоносности патогенов, фитофагов и их комплексов позволяет определять направленность, структуру и кратность мероприятий по профилактике возможных недоборов продукции, ограничению численности вредных видов и наносимого ими вреда. Снижение вредоносности (реже – предотвращение) осуществляется:

- путем уменьшения инфекционного и инвазионного потенциала (агротехнический метод);
- методами селекции на устойчивость и выносливость к биотическим и абиотическим факторам;
- благодаря выявлению первичных контролируемых предикторов и оценке их роли в возникновении патологий роста и развития, уточнению

этиологии болезней в консортных системах, совершенствованию систем диагностики и мониторинга вредных видов;

– посредством регуляции отношений в системе растение-хозяин – паразит, основанной на эколого-генетической экспрессии признаков устойчивости и продуктивности растений.

Вредоносность головневых грибов

Пыльная головня характеризуется широким полиморфизмом симптомов: укорочение узлов и междоузлий стебля, приводящее к карликовости, укорочение или удлинение оси соцветия, частичное или полное их заражение, позеленение и пролификация колосков, а также увеличение размеров колоска и деформация тычинок и завязи и др. (Забаринский, 1887; Немлиенко, 1957; Грисенко, Дудка, 1971; Слепян, 1975; Halisky, 1962 и др.). Как отмечает А.И. Юрку (1990) «из-за незнания всех форм проявления симптомов заболеванию уделяется недостаточное внимание», часто вследствие заниженной его вредоносности. В настоящее время формы проявления пыльной головни достаточно полно описаны (Грисенко, Дудка, 1971; 1975), что облегчает её мониторинг и организацию мер защиты кукурузы.

При бессменном выращивании кукурузы, недобор урожая может достигать 15- 20% (Немлиенко, 1957). Случаи поражения кукурузы *S. reilianum* до 40% отмечены в США (Kispatic, 1948) и до 45% в Молдавии (Юрку, 1990), где резкое увеличение распространенности болезни было обусловлено интродукцией ряда восприимчивых к болезни американских линий и широким использованием полученных с их участием гибридов. У очень восприимчивых линий и гибридов на пораженность на инфекционном фоне достигает 98% (Ивашенко, 1982).

Вполне определенное представление об уровне вредоносности пыльной головни на естественном фоне дает частота встречаемости болезни у 817-и изученных нами гибридов, имеющих 50% зародышевой плазмы одной из трех линий: устойчивой - П 092 - 4.5, умеренно-восприимчивой П 502 – 7.9 и очень восприимчивой П 354 – 16.1% (Ивашенко, 1992).

Необходимо отметить, что если средняя распространенность пыльной головни и пузырчатой головни в Одесской области не превышала в отдельные годы 4.5 и 7% соответственно, то в годы наибольшего развития пыльной головни (1981 и 1982) пораженность интродуцированного из США гибрида Пионер 3978 составила 21.6, а при выращивании в системе севооборота – 18.5%.

Недобор урожая от пыльной головни пропорционален числу пораженных растений, часть из которых имеют скрытую форму заболевания (телиоспоры не образуются); такие растения преимущественно низкорослы, початки у них недоразвиты или отсутствуют. У гибридных растений может

проявляться лишь недоразвитие початка при отсутствии признака карликовости.

Для практической работы по определению недобора урожая следует использовать разработанную Г.В. Грисенко, Е.Л. Дудка (1980) формулу:

$$n = 1.2 \frac{Ya}{K - a},$$

где Y – урожайность, ц/га; a – количество пораженных растений; K – количество учетных растений.

Коэффициент вредоносности болезни равен единице, но недобор урожая на 20% выше за счет скрытых форм патологии.

Пораженность *U. maydis* гибридов, создаваемых в разные годы и на разном исходном материале, в среднем не превышала в севообороте 2.0–3.8%, а в благоприятные для развития годы – 7.7% на юге Украины, 3.3% – в Краснодарском крае, и 9.3% – в Черкасской области.

Наряду с эколого-генетической экспрессией признака устойчивости важен и учет реализуемости инфекции в конкретной зоне испытания или производственного выращивания гибридов.

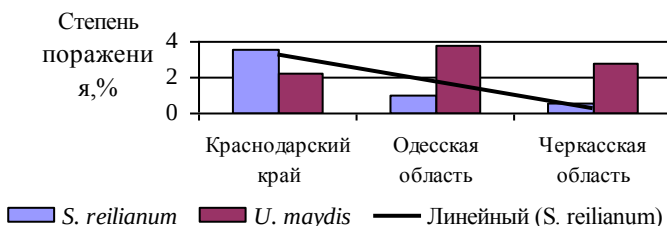


Рисунок 21. Распространенность *S. reilianum* и *U. maydis* в основных сортоиспытаниях кукурузы учреждений ТОС "Север" (1984-1990 гг.) и Юго-Западного селекцентра (1976-1982 гг.).

Как видно из рисунка 21, инокуляция *S. reilianum* идентичного набора линий и гибридов ТОС "Север" приводит к значительно большей (в 6 раз) пораженности кукурузы в Краснодарском крае (инокуляция), чем в Черкасской области (бессменный посев в инфекционном питомнике), что связано с уровнем заспорения почвы при посеве и незавершенностью цикла развития гриба (растения нередко бесплодны, но сорусы не образуются) в годы неполного вызревания кукурузы.

Пузырчатая головня. В традиционных зонах выращивания кукурузы наиболее распространена пузырчатая головня, поражающая в среднем 3 – 6% растений (Рюмина, 1968; Шмараев, 1982; Юрку и др., 1984). Однако нередки случаи и большей поражаемости: в Азербайджане – 20% (Алиев, 1962), в

Приморском крае – до 60-75% (Азбукина, 1962), в степной зоне Крыма – до 30-40% (Тихонов, Тихонов, 1969), на орошаемых землях степи Украины – до 20.2% (Левада, 1990), на богаре – до 71% (Ключко и др., 1976). Распространенность и вредоносность болезни сильно варьируют в зависимости от устойчивости гибрида (сорта), агротехники выращивания и климатических условий. Заражение различных органов (особенно апекса побега) на ранних этапах органогенеза в целом более вредоносно, чем стебля в период выдвижения метелок или несформировавшегося початка. Однако при заражении початков могут сформироваться наиболее крупные галлы (до 15 см), приводящие к бесплодию растений (Войтович, 1958; Кобелева, Бляндур, 1977 и др.). Установлено (Немлиенко, 1957), что при естественном поражении растений крупные галлы снижают урожай в среднем на 60% и больше, галлы средней величины – на 25%, небольшие вздутия – на 10%.

Согласно полученным в США (Immer, Christensen, 1928), а позже на юге Украины (Ключко и др., 1976) данным, усреднённая вредоносность составляет 25.0-26.5 и 20.3% соответственно. Как показал анализ поражаемости инбредных линий (Ключко и др., 1976), коэффициент вредоносности головки наиболее высок при поражении початков (0.934), початков и стеблей одновременно (0.944), но ниже для стеблей – 0.404. При среднем снижении продуктивности пораженных растений на 20.3% и коэффициенте вредоносности 0.52, конкретные значения последнего изменяются от 0.16 до 1, что определяется уровнем устойчивости, величиной головневого вздутия и его локализацией.

Изучение вредоносности пузырчатой головки в связи с проблемой внутрилинейного отбора показало, что у сестринских линий размах поражаемости составляет 1. 2 – 71%, а недобор урожая – 0.2 - 60%. Отмечено незначительное поражение початков и стеблей у ряда подлиний (21 x 44-1, Од 27-1, К 533-1, Г 506-1, К 375-1, К 1242) вследствие проявления органотропной устойчивости. Важно также отметить, что недобор урожая у наиболее восприимчивых подлиний в 5 – 25 раз превышает таковой у устойчивых, что значительно снижает и без того низкий урожай и удоражает семеноводство простых гибридов (Ключко и др., 1976).

Близкие значения полученного нами коэффициента вредоносности – 0.203 (Ивашенко, 1992) с установленными ранее – 0.250 – 0.265 (Immer, Christensen, 1928; Немлиенко, 1957), делает возможным их использование для определения недоборов урожая при массовых оценках линий и гибридов. О приемлемости такого подхода можно судить по данным трехлетнего изучения (Ивашенко, 1983) показавшего, что усредненный балл поражения 1117 линий (без учета локализации вздутий) составляет 3.48 и соответствует средней его величине по 6-балльной шкале Г. Вождовой (Vozdova, 1965). При этом доля початков составила 16%, стеблей - 61.4%, т.е. в формулу по определению потерь от болезни могут быть заложены коэффициенты 1/6 и 2/3. С целью упрощения расчетов при массовых оценках сортообразцов за

основу принимается 25% -е снижение продуктивности растений при образовании вздутия средней величины (Immer, Christensen, 1928), а предлагаемая нами формула расчета недоборов урожая приобретает вид

$$Н_y = П_r \times К_{ув},$$

где : $Н_y$ – недобор урожая в%

$П_r$ – пораженность растений пузырчатой головней, %

$К_{ув}$ - коэффициент усредненной вредоносности , равный 0.25.

С учетом органотропной локализации вздутий, учитываемой при оценке в широком изучении родительских форм и перспективных гибридов, недобор урожая может быть рассчитан по формуле, предложенной ВНИИ кукурузы (Грисенко, Дудка, 1980), но это сопряжено с большей трудоемкостью.

Необходимо отметить и возможность проявления более высокой вредоносности болезни (коэфф. вред. = 0,5) при искусственной инокуляции растений в периоды наибольшей восприимчивости (Левада, 1990). Однако и при таком коэффициенте вредоносности экономический порог (ЭПВ) будет выше предполагаемых 5% поражения для початков и 10% - стеблей (Чумаков, Захарова, 1990).

Оценка фитосанитарной ситуации по головневым грибам и фузариозу початков в различных эколого-географических зонах (табл. 34) позволяет судить, что в среднем (по 7-летним циклам изучения) пораженность *U. maydis* идентичного набора гибридов в системе севооборота, созданных в 80-90 гг. по программе ТОС «Север», была невысокой и сходной. Выращивание гибридов в бессменной культуре приводит к ухудшению фитосанитарной ситуации; пораженность восприимчивых образцов *S. reilianum* возрастает в 3.5 раза, достигая 76.9-93%, а *U. maydis* – в 2 раза (44%), но только в Черкасской области, где лучше условия развития кукурузного мотылька и связанная с его повреждениями распространенность головни и фузариоза початков.

Таблица 34. Поражаемость скороспелых гибридов кукурузы экологических сортоиспытаний Юго-Западного селекцентра и учреждений ТОС «Север»

Зоны изучения и селекционные учреждения	Условия выращивания	Распространенность болезней, %		
		Пыльная головня	Пузырчатая головня	Фузариоз початков
Одесская область, Юго-Западный селекцентр (1976-1982)	Севооборот	1.0 (0.1-21.6)	3.8 (0.1-7.7)	-
Краснодарский край, КОС ВИР (1984-1990 гг.)	Севооборот	3.6 (0.1-21.5)	2.2 (0.1-22.5)	11.7 (0.1-66.7)
	Бессменная культура	3.2 (0.1-93.0)	1.7 (0.1-44.0)	-
Черкасская область, НПО «Элита» (1984-1990 гг.)	Севооборот	0.6 (0.1-22.3)	2.9 (0.1-27.5)	31.5 (0.1-100)
	Бессменная культура	9.6 (0.1-76.9)	2.3 (0.1-26.7)	-

Рассматривая поражаемость гибридов экологических сортоиспытаний (ЭСИ) как популяционную характеристику следует признать неудовлетворительную (запоздалую) иммунологическую проработку исходного материала, что обусловлено одновременной передачей оригинаторами в инфекционные питомники родительских форм гибридов, а самих гибридов в ЭСИ. В такой ситуации браковка восприимчивых гибридов возможна лишь в системе Государственного сортоиспытания, что не всегда реализуется.

Вредоносность болезней фузариозной этиологии

Возбудители фузариозов сохраняются в почве, на (в) растительных остатках и семенах, причем распространенность корневых и стеблевых гнилей обусловлена тремя источниками инфекции, фузариоза всходов – преимущественно семенной инфекцией, а фузариоза початков – аэрогенной (с растительных остатков и вегетирующих культур севооборота). Профилактика фузариозов осуществляется на основе трех стратегий сдерживания: повышения супрессивности почв; защиты семян и всходов (протравители и /или защитно-стимулирующие составы); глубокой заделки в почву растительных остатков.

Сообщения о нарастании корневых и стеблевых гнилей, фузариоза колоса пшеницы и початков кукурузы при выращивании их в бессменной культуре или в севообороте с короткой ротацией периодически появляются в отечественной литературе более 70 лет (Тупеневич, 1936; Горленко, 1951; Иванченко, 1960; Бочкарева, 1970; Попушой и др., 1973). Роль пшенично-кукурузных севооборотов, где проблема фузариоза имела особую остроту, рассматривали и зарубежные исследователи (Стекмен, Харпар, 1959; Hulea, 1959; Zadoks, Schein, 1979; Windels, 1984).

Стеблевые гнили. Вредоносность стеблевых гнилей зависит в первую очередь от уровня устойчивости линии или гибрида, от агротехники, метеоусловий и повреждений насекомыми, что проявляется в форме видимых прямых и скрытых потерь. Видимые прямые потери – это ломкость растений, начинающаяся с периода физиологической спелости зерна и растягивающаяся на месяц и более; они определяются подсчетом числа обломанных стеблей на высоте 1-3 узла и выражаются в процентах на единице площади.

Характеризуя устойчивость гибридов в сортоиспытаниях, отечественные и зарубежные исследователи рассматривают недобор урожая от гнилей преимущественно в связи с ломкостью стеблей. Этот принцип отбора наиболее широко распространен в селекционной практике благодаря его простоте и производительности. При больших объемах сортоиспытаний скрытыми потерями часто пренебрегают.

Однако в зависимости от зоны, условий выращивания гибридов, продуктивность пораженных растений снижается на 5-10% (Можара, 1974), 12.6

– 28.5% (Флоря, 1979), а в зависимости от устойчивости – 19 – 26% (Инглик, 1979) и 16.7 – 32.6% (Ключко и др., 1984). Наиболее сильное влияние болезни на продуктивность 4-х районированных гибридов отмечено нами на юге Украины в 1981 – 1982 гг., она уменьшалась в среднем на 37.5% (от 23 до 51%). Сходное влияние гнили на урожайность (10 – 50%) отмечено в Болгарии (Karadjova, 1988).

С установлением зависимости потерь урожая от степени распада тканей стебля появилась возможность разработок шкал оценки поражаемости. В частности, при изучении вредоносности фузариозной и угольной стеблевых гнилей многими исследователями была использована 9-балльная шкала, предложенная Х. Смилякович и М. Драганич (1979) и широко применяемая в программах по изучению устойчивости кукурузы.

Таблица 35. Шкала учета интенсивности поражения стеблевыми гнилями, принятая иммунологами Европейской подгруппы ФАО

Балл поражения	Симптомы поражения	Тип реакции
1	Нет видимого поражения	Устойчивость
3	Ткань одного-двух узлов разрушена	Умеренная устойчивость
5	Разрушена ткань одного-двух узлов и междоузлий	Умеренная восприимчивость
7	Ткань более чем двух междоузлий разрушена, сохранившись лишь вокруг части сосудов	Восприимчивость
9	Разрушена ткань нескольких узлов и междоузлий, остались только сосудисто-проводящие пучки	Высокая восприимчивость

Учет времени увядания листьев у пораженных растений показал, что в зависимости от скороспелости и уровня устойчивости, растения с баллами поражения 3, 5 и 7 раньше прекращают вегетацию: у линий соответственно на 0-9, 2-14, 4-15 дней, у гибридов - на 0-14, 5-20, 8-20 дней соответственно (Галеев и др., 1985).

Разрушение тканей стебля и увядание листьев резко уменьшает приток элементов питания к початку, приводя к уменьшению массы 1000 зерен

и ускоренному высыханию зерна. Величина этих изменений массы зерна составляет для линий 1,2 – 19,6%, для гибридов – 0,4 – 32,7%, а по влажности соответственно - 1-11,2 и 0,9 – 9,4%.

Таблица 36. Влияние фузариозной стеблевой гнили на продуктивность растений и влажность зерна кукурузы при 10-дневном перестое

Изучаемый материал	Балл поражения растений по шкале ФАО			Уравнения зависимости потерь урожая и влаги
	3	5	7	
Снижение продуктивности растений,%				
Линии	11.5	16.1	19.1	y = 5.83 + 197X
Гибриды	19.4	21.8	28.3	y = 12.6 + 2.22X
Уменьшение влажности зерна,%				
Линии	5.1	8.8	13.1	y = 1.99X – 3.84
Гибриды	4.0	7.2	8.1	y = 1.34 + 1.0X

Усредненные данные о величине скрытых прямых потерь (табл.36) показывают их рост с увеличением интенсивности поражения, тогда как влажность зерна, напротив, снижается.

Подставляя в приведенные уравнения вместо “X” интенсивность поражения (3, 5 и 7 – наиболее часто встречающиеся баллы), получим величину недобора потенциальной продуктивности растений и различия во влажности зерна.

Проявление ломкости (без ветролома) начинается при разрушении тканей узла по 4-му баллу, однако у форм с прочной корой или низкорослых ломкость слабо проявляется и при 5 - 7 балле, что характерно, в основном, для низкопродуктивных линий, но проявляется резким возрастанием ломкости при использовании их в качестве материнской формы простого гибрида. Чем выше балл поражения, тем сильнее склонность к ломкости стеблей.

Принимая во внимание, что скрытые потери достигают в среднем 12,1% у линий и 15,7% у гибридов, методика расчета потенциальной продуктивности линий и гибридов может быть изменена следующим образом:

$$П = Пв + Пс,$$

где П – суммарные потери, Пв - видимые потери, Пс – скрытые прямые потери.

Тогда биологический урожай (Уб) будет выше фактического на величину суммарных потерь, т.е. $Уб = Уф + П$; с увеличением скрытых потерь этот разрыв будет возрастать, особенно у недостаточно устойчивых образцов.

Кроме продуктивности, влияние болезни существенно и в отношении посевных качеств семян; начиная с интенсивности поражения 3 – 5 баллов отмечается прогрессирующее уменьшение энергии прорастания, лаборатор-

ной всхожести и силы роста (табл. 37). Так, у восприимчивой линии ВИР 26 всхожесть снизилась до 73%, энергия прорастания – до 50%.

Таблица 37. Влияние стеблевых гнилей на посевные качества семян

Показатели качества семян	Посевные качества семян при поражении растений в баллах				
	1	3	5	7	9
ВИР 26					
Энергия прорастания, %	87.3	86.5	62.0++	60.5++	50.0+
Лабораторная всхожесть, %	89.3	87.0	73+	77.5+	76+
Сила роста, %	89.3	86.5	71.5+	76.5+	63.5+
ВИР 43					

Таблица 37 (продолжение)

Энергия прорастания, %	76.5	65.0+	55.0+	46.5+	49.0+
Лабораторная всхожесть, %	92.0	98.0	94.5	94.0	96.0
Сила роста, %	87.0	92.0	89.0	84.0	88.0
W 75					
Энергия прорастания, %	80.0	77.0	72.0+		
Лабораторная всхожесть, %	91.0	95.0	94.0		
Сила роста, %	88.0	91.5	89.0		

+, ++ – различия с контролем достоверны при $P \geq 0.99$; 0.95 соответственно

Скрытые прямые потери (уменьшение массы 1000 зерен и их количества) поддаются непосредственному учету при раннем развитии и проявлении болезни; до или в период наступления физиологической спелости зерна. Их определяют в НИИ селекционного профиля с целью выделения среднеустойчивых линий и родительских форм гибридов, выносливых к болезни.

Принимая во внимание разнообразие реакций генотипов по проявлению скрытых потерь и значительную трудоемкость работ, для массовых оценок могут быть использованы данные нижеприведенной табл.38.

Таблица 38. Влияние фузариозной и угольной стеблевых гнилей на продуктивность растений (скрытые потери)

Оцениваемый материал	Балл поражения растений по шка- ле ФАО			Уравнения зависимости недобора урожая
	3	5	7	
Снижение продуктивности растений,%				
Линии	11.5	16.1	19.1	$Y=5.83 + 1.97 X$
Гибриды	19.4	21.8	28.3	$Y= 12.6 + 22.2 X$

Определение скрытых потерь целесообразно для линий и гибридов, имеющих в период созревания или через неделю большой процент пораженных растений, но слабую ломкость при 15-дневном перестое. Например, установлена распространенность болезни 40%, снижение продуктивности растений – 28.3%.

Формула для определения скрытых потерь урожая:

$$Пс = \frac{(A \cdot B)}{100},$$

где Пс – скрытые потери урожая,%; А – распространенность болезни,%; Б – снижение продуктивности больных растений по отношению к здоровым.

Тогда $Пс = \frac{(40 \cdot 28.3)}{100} = 11.3\%$

Общие (По) потери (или вредоносность болезни) вычисляют по формуле: По = Пл + Пс, где Пл – потери от ломкости, Пс – скрытые потери.

Таким образом, при механизированной уборке кукурузы в системе госсортсети и НИИ селекционного профиля необходимо отбирать гибриды, у которых фактический урожай практически не отличается от биологического, то есть устойчивые к болезням. В том случае, когда массовое проявление болезни начинается через 10 и более дней после созревания растений, определяют только прямые потери от ломкости, пренебрегая незначительными скрытыми потерями.

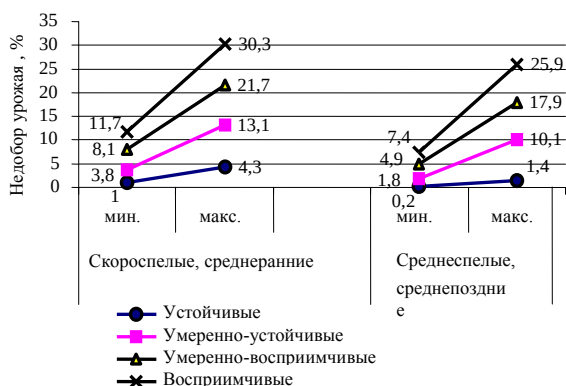


Рисунок 22. Недобор урожая от стеблевых гнилей у гибридов разного уровня устойчивости и скороспелости

Согласно данным многолетнего изучения (рис. 22), наибольшее варьирование показателей вредоносности стеблевых гнилей характерно для восприимчивых скороспелых гибридов, меньшее – для среднеспелых и средне-

поздних. Скороспелым устойчивым гибридам, налив и созревание зерна у которых проходят в условиях более высоких температур, свойственна большая поражаемость, чем среднепоздним, вегетирующим при более низких температурах и преимущественно лучшей влагообеспеченности.

При оценке устойчивости сортообразцов и вредоносности гнилей обязателен учет двух показателей — пораженности и ломкости. Отсутствие ломкости не является свидетельством устойчивости образца, в годы эпифитотий болезни с частыми ветрами и дождями, ломкость стеблей у ранее не полежавших гибридов может достигать 50% и более. Как показал анализ зависимости потерь урожая от распространенности стеблевых гнилей (Ивашенко, 1992), связь эта тесная, практически функциональная: на каждые 10% прироста пораженности ломкость возрастает на 1–6,4%, в зависимости от характера погоды в предуборочный период (табл. 39).

Таблица 39. Зависимость потерь урожая гибридов кукурузы от их устойчивости к возбудителям фузариозной стеблевой гнили (Юго-Западный селекцентр, Одесса)

Годы	Количество гибридов	Коэффициент корреляции	Уравнение регрессии	Прирост потерь на 10% поражения
Пораженность – ломкость, %				
1980	203	0.917	$y = 0.10X - 0.61$	1.0
1981	451	0.987	$y = 0.64X - 2.60$	6.4
1982	203	0.980	$y = 0.262X - 0.06$	2.6
1984	211	0.936	$y = 0.27X - 3.03$	2.7
1985	192	0.930	$y = 0.35x - 2.26$	3.5
1986	219	0.955	$y = 0.11X - 0.35$	1.1
Пораженность – потери, ц/га				
1980	203	0.854	$y = 0.046X - 0.02$	0.5
1981	451	0.988	$y = 0.36X - 0.83$	3.6
1982	546	0.974	$y = 0.25X - 2.58$	2.5
1984	211	0.954	$y = 0.25X - 3.13$	2.5
1985	192	0.926	$y = 0.16X - 0.96$	1.6
1986	219	0.834	$y = 0.05X - 0.64$	0.5

Согласно уравнений регрессии, прирост только видимых прямых потерь составляет 0.5 – 3.6 ц/га на каждые 10% увеличения пораженности. В годы развития преимущественно скрытых потерь (1980, 1986) варьирование потерь от ломкости составило 0 – 2,5 ц/га, в интервале пораженности растений 0 – 50%. В 1981 г., с засушливым летом, преобладали прямые потери – 1.1 – 18.2 ц/га. Независимо от распространенности стеблевых гнилей и кукурузного мотылька, соотношение вызываемых ими потерь от ломкости определяется уровнем увлажнения и температурным фоном в период вегетации

растений. Так, при слабом или позднем развитии болезней в лесостепи Украины (1987), соотношение потерь от гнилей и мотылька составило 13 и 87%, в год раннего и сильного развития болезней (1988) – 88.7 и 11.3%, в условиях близких к средним многолетним (1986) – 54.9 и 45.1%.

К особенностям проявления и определения суммарных потерь на искусственном инвазионном фоне следует отнести возрастание очагов локальной гнили стеблей от раневой инфекции. Даже в южной засушливой зоне Украины (Одесская область, 1981 г.) потери обусловленные ломкостью от *O. nubilalis* достигали 3.3 ц/га, при суммарных потерях от гнилей и вредителя – 11.6 ц/га.

Из более чем полутора десятков типов стеблевых гнилей кукурузы наибольшую значимость в США имеет гиббереллезная, возбудитель которой (*F. graminearum*) продолжает оставаться основным, наиболее стабильным патогеном второй половины XX века (Hooker, White, 1976). В современной России, как и в б. СССР, значимость основного возбудителя сохраняется за *F. verticillioides*, роль *F. graminearum* в патогенном комплексе (порядка 4-6 видов) возрастает в годы развития фузариоза колоса хлебных злаков (Ивашенко и др., 2004).

Снижение продуктивности сильно пораженных растений (на Кубани – 28.3%, в южной степи Украины – 37.5%) – лишь часть недобора урожая от стеблевых гнилей; потери от ломкости более значительны, особенно в эпифитотийные годы. Согласно данным регрессионного анализа потери эти у восприимчивых гибридов в 6.5 раз выше, чем у устойчивых на юге, в 4 раза – в центральной лесостепи и в 5.4 раза – в условиях Кубани.

Высокий уровень недоборов зерна у восприимчивых гибридов (26-30%) в годы значительного развития стеблевых гнилей обуславливает также формирование огромного запаса инфекционного начала на полегших стеблях, что отражено в мировой литературе второй половины XX столетия, посвященной проблеме фузариоза колоса пшеницы и других хлебных злаков.

Несмотря на распространение в СНГ, Европе, США и других странах преимущественно фузариозной, гиббереллезной, угольной и диплодиозной гнилей, серьезного внимания заслуживает и антракнозная (*Acremonium strictum*), впервые отмеченная в Закарпатской области в 1982 г. (Навроцкая и др., 1985). Факт восприимчивости к ней значительной части инбредных линий США, не поражаемых другими возбудителями гнилей, во многом обесценил результаты предшествующего этапа селекции (Hooker, White, 1976).

Проведенное нами изучение вредоносности болезни (Навроцкая и др., 1990) показало, что на искусственном инфекционном фоне снижение продуктивности растений составило 4.1–53.5% у линий и 5.4–35.8% у гибридов. Причем наибольший недобор урожая отмечен у гибридов F 7 x F 2 и П 3978, устойчивых к другим типам гнилей, и входящих в родословную многих районированных в 80-е годы отечественных гибридов. Следует отметить высокую вредоносность листовой формы поражения и отсутствие тесной связи

устойчивости к листовой пятнистости и стеблевой антракнозной гнили. В то же время при равной интенсивности поражения листьев, линии ЗК-2/3 и П 346 проявили выносливость, а ЗУ 85-5 и П 165 снизили урожайность на 29.9–31.5%.

Высокая вредоносность антракнозной пятнистости листьев, способность гриба поражать стебли, листья, обертки и зерно (аналогично расе Т южного гельминтоспориоза) позволяет отнести возбудителя антракнозной гнили к опасным патогенам кукурузы, способным нанести серьезный экономический ущерб.

Фузариоз початков. Как показали результаты искусственного заражения (1976, 1981 гг.), перспективные на орошении среднепоздние гибриды Верный, Важный, Ребус имели вдвое меньшую интенсивность поражения початков фузариозом (*F. verticilliodes*), чем R 53 x T 22, а районированные скороспелый гибрид ДПГ 50 и среднеранний П 3978 - в 7 – 10 раз меньшую, чем Ода 301 М. При существенно большей (в 3 – 7 раз) вредоносности гиббереллеза початков (*F. graminearum*) в сравнении с фузариозом, значительно различаются по устойчивости и высоколизиновые линии; балл поражения широко используемой в селекции линии ВИР 44 О₂ в 2.4 раза ниже такового у R 151 О₂.

Возможность селекции на устойчивость к фузариозу початков отмечала и М.Б.Флоря (1981), показавшая целесообразность перевода на генетическую основу О₂ линий с нормальным типом эндосперма после предварительного изучения их болезнеустойчивости, поскольку устойчивость опейк-аналогов нередко соответствует устойчивости обычных генотипов ($r = 0,744 \pm 0,075$).

На примере наиболее широко изученных в настоящее время возбудителей показана вредоносность болезней початков при инокуляции гибридов кукурузы в Ставропольском крае (рис. 23).

Как видно из рисунка 23, снижение урожайности кукурузы от *F. verticilliodes* и *F. graminearum* составило в среднем 9.75 и 27.31%, а у наиболее восприимчивых гибридов 29 и 47% соответственно.

Сравнение недобора урожая выносливого к кукурузному мотыльку гибрида Харьковский 15 М и невыносливого сорта Шиндельмайзер в лесостепи Украины показало, что снижение продуктивности растений у последнего в 4 раза выше (Хроменко, 1982).

В аналогичных исследованиях на Кубани установлено в 1.8 раза меньшее снижение продуктивности высокоустойчивых линий в сравнении с ВИР 44 (Фролов, Чумаков, 1990), а по нашим данным, при естественном заселении растений линии ЛВ 14, устойчивой к стеблевым гнилям и кукурузному мотыльку, продуктивность понизилась на 4.6% против снижения ее на 11-12% у таких известных линий как F 2 и П 502.

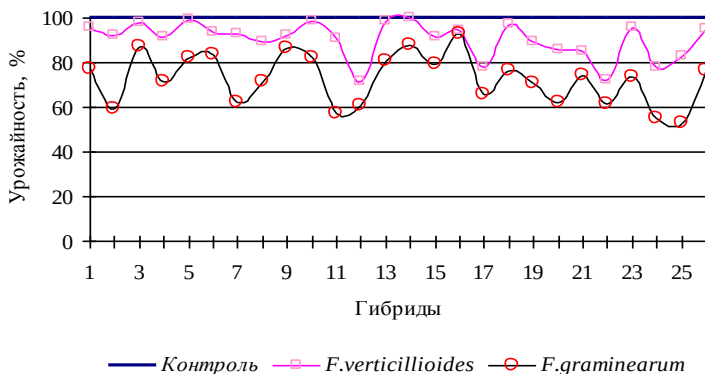


Рисунок 23. Влияние возбудителей фузариоза и гиббереллеза початков на урожайность гибридов кукурузы

Как показали расчеты вредоносности кукурузного мотылька (Patch et al., 1941), снижение продуктивности у гибридов составило 2.99, а у сортов – 3.71% на гусеницу. Близкое к этим значение вредоспособности отмечено нами в Краснодарском крае: на линии П 502 – 3.34%, тогда как у устойчивой линии –ЛВ 14 – 1.3% на гусеницу при среднем числе червоточин соответственно 5.1 и 3.5 шт/стебель.

Более четкие различия выявлены в зоне с одним поколением кукурузного мотылька (юг Украины 1972 – 1975 гг.): устойчивые линии имели 0.7 – 0.9, восприимчивые – 4.0 – 6.3 червоточин на стебель.

Изучение зависимости поражаемости фузариозом початков от повреждаемости их кукурузным мотыльком (Краснодарский край) позволило прийти к заключению о надежности использования её в качестве предиктора вредоносности. Установлено, что на 1% увеличения поврежденности початков распространенность фузариоза увеличивается на 0.48 (табл. 40).

Таблица 40. Развитие фузариоза початков при их повреждении кукурузным мотыльком

Годы	Уравнения регрессии	Корреляционная зависимость
1986	$y = 0.403 + 0.603x$	$r = 0.992$
1987	$y = 0.716x - 0.517$	$r = 0.997$
1988	$y = 0.105 + 0.723x$	$r = 0.999$
1989	$y = 0.738x - 0.216$	$r = 0.997$
1990	$y = 0.708x - 0.770$	$r = 0.985$

Наряду со скрытой зараженностью зерен вокруг визуально различных очагов фузариоза, необходимо учитывать зараженность оснований зерновок вследствие загнивания стержней початков после проникновения гусениц с верхушки початка или через его ножку. Поэтому, даже при удалении явно пораженных зерен в семенной партии остается “резерв” инфицированных семян в 2.5 раза превышающий количество выбракованных. Из таких нормально всхожих семян формируются растения с наиболее ранним и сильным проявлением стеблевых гнилей (Иващенко, 1976). Так, при 40%-м повреждении оберток початков кукурузным мотыльком и развитии мелкого фузариозного очага (примерно 10 зерен) всхожесть семян снижается на 1.8%, очага среднего размера (30 зерен) – на 5.3%.

Важно отметить, что результаты полевой и амбарной апробации не выявляют всех явных проявлений патологии семян. Суммарное количество невосхожих (пораженных) зерен после обмолота початков в 2-3 раза выше, чем при визуальном осмотре (табл.41).

Таблица 41. Вредоносность фузариоза початков* при разной интенсивности их поражения

Балл поражения	Очаг поражения (явно пораженных – невосхожих зерен), шт.			Скрытая зараженность семян, шт., (%)
	До обмолота	После обмолота	Суммарно, шт., (%)	
1	4.2	15	19.2 (6.4)	28.0 (9.3)
2	11.4	20	31.4 (10.5)	32.4 (11.3)
3	16.0	40	56.0 (18.7)	51.6 (17.2)
4	27.0	30	57.0 (19.0)	52.8 (17.6)
5	28.2	90	118.2 (39.4)	61.2 (20.4)

* при среднем количестве на початке 300 зерен.

Даже без влияния на всхожесть скрытой зараженности семян, поражение по первому баллу снижает всхожесть на 6.7%, что требует учета доли пораженных початков при прогнозировании ожидаемой всхожести семян.

Непосредственное уменьшение массы зерна при фузариозе початков сравнительно невелико: при заражении в период цветения и формирования зерновки – 7.5%. в молочную спелость – 5.4%. а в молочно-восковую – 4.8% (Павук, 1974). С учетом уменьшения урожая от повреждения вегетативных органов – 6.8% (Хроменко, 1982) и снижения массы зерна фузариозного початка – 5.4%, суммарный недобор от вредителя и болезни составляет в среднем 17.5%, а от фузариоза початков – 10.7%.

Кукурузный мотылек – один из наиболее значимых вредителей, снижающий урожай зерна гибридов во многих зонах до 12 – 15%, а в годы массового размножения – до 25% и более (Шапиро, 1985). Повреждение растений ослабляет окружающие ткани, предрасполагая их к более активному поражению грибами, то есть стеблевая гниль охватывает больше тканей, чем непосредственно повреждено вредителем, поэтому получение сортов кукурузы устойчивых к болезням будет способствовать и уменьшению вредоносности кукурузного мотылька (Christensen, Schneider. 1950).

Как известно (Jarvis et al., 1987), на естественном фоне устойчивые гибриды поражаются стеблевыми гнилями и повреждаются кукурузным мотыльком слабее восприимчивых вдвое, а на искусственном – в 6 – 11 раз. Учитывая, что оценка вредоносности предполагает использование естественных инвазионных и инфекционных фонов и определение вкладов каждого из патогенов, представляет интерес использование устойчивых к стеблевым гнилям гибридов как фона, на котором вредоносность кукурузного мотылька проявится более отчетливо. Согласно результатам такого изучения, слабое повреждение листьев, стебля и слом метелки (баллы 1 и 2) в целом почти не снижают продуктивность растений (рис. 24).

Слом метелки стебля выше початка и сильное повреждение листьев (баллы 3, 4 и 5) приводят к снижению продуктивности растений в среднем на 19.8%, у ряда гибридов – на 30-40%. В то же время большая продуктивность растений у гибридов ЛВ 29 х ЛВ 20, ЛВ 4 х ЛВ 1, ЛВ 24 х ЛВ 19 – это результат влияния двух факторов: избирательного заселения наиболее развитых растений и перераспределения метаболитов вследствие раннего повреждения и отмирания метелки до цветения.

Анализ комбинационной способности по вредоносности, обусловленной разной поврежденностью, показал наличие существенных взаимодействий гибрид – балл повреждения, что позволяет отбирать среди устойчивых к гнилям и наименее повреждаемые кукурузным мотыльком гибриды (Ивашенко, 1992).

При этом в южной засушливой степи Украины кукурузный мотылек приносит меньший прямой и косвенный вред, чем два его поколения в Краснодарском крае или одно в Черкасской области, где развитие систем орошения и строительство водохранилищ существенно усилили вредоносность этого влаголюбивого вида (Хроменко, 1982).

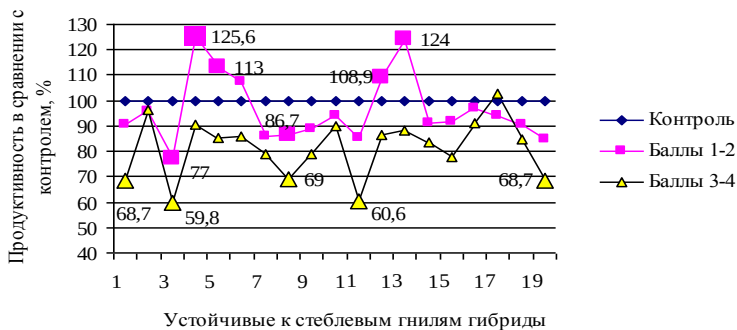


Рисунок 24. Уровень продуктивности гибридов, устойчивых к стеблевым гнилям при разной их повреждаемости кукурузным мотыльком

В то же время, если централизованное протравливание и севообороты позволяют свести ущерб от головневых грибов к минимуму, то на развитие стеблевых гнилей они практически не влияют; независимо от зоны изучения. снижение урожая от фузариозной, гиббереллезной и угольной гнилей стеблей и их ломкости наиболее значимо (13.8 – 15.0%) как для гибридов скороспелой, так и среднеспелой группы.

Рассмотрение вредоносности в аспекте сортоустойчивости и поиск резервов дальнейшего роста продуктивности растений показывают большие возможности селекции на устойчивость, позволяющие снизить вредоносность отдельных болезней от 3-х до 12 раз, кукурузного мотылька – до 11 раз.

При условии развития всех вредных организмов, коэффициент суммарной вредоносности для устойчивых гибридов (качественные различия) в 1.5 раза ниже, чем восприимчивых на каждый процент прироста поражения и повреждения растений. Следовательно, более быстрое достижение восприимчивыми гибридами порога вредоносности обуславливает и необходимость разработки систем защиты и их осуществления.

Как показал анализ вредоносности хлопковой совки (Сотченко. 2004) одна гусеница, в зависимости от качества корма повреждаемого гибрида, съедает от 4.7 до 11% зерен на початке, что приводит к прогрессирующему поражению дополнительно 4.8 - 7.3% неповрежденных зерен грибами рода *Fusarium* и других родов. С учетом косвенных потерь от скрытого фузариоза семян (Ивашенко. 1992), суммарный недобор составляет 14.2 – 25.7% зерен на початок. В пересчете на 100-ную поврежденность (как это

наблюдалось начиная с 1998 г.) только от хлопковой совки и фузариоза початков теряется каждый 4-й, 7-й початок (рис. 25).

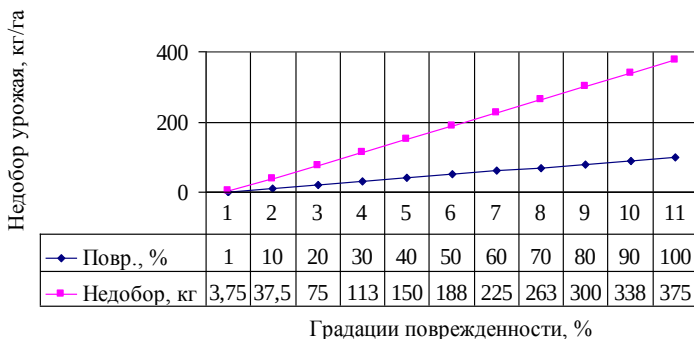


Рисунок 25. Вредоносность хлопковой совки и фузариоза початков

Проявление в условиях Ставропольского края многолетних воздушных засух (1998-2002 гг.) существенно обострило проблему адаптации кукурузы, особенно среднеспелых и среднепоздних гибридов. Подъем численности хлопковой совки и увеличение степени повреждаемости ею кукурузы привели к увеличению распространенности фузариоза и других болезней початков. Многолетняя засуха привела к расширению ареала вредоносности вредителя, фитосанитарная ситуация ухудшилась в Краснодарском крае и Кабардино-Балкарии.

Болезни початков, преимущественно фузариоз, отнесенные ранее Ф.Е. Немлиенко (1957) к широко распространенным: (в районах недостаточного увлажнения в среднем 7-10%, в зонах повышенной влажности – 50-60%), сохраняют свой статус и в настоящее время. Если при возделывании гибридов в севообороте распространенность фузариоза початков в Краснодарском крае редко превышает 30-35%, то в условиях бессменной культуры может достигать 85-100%. Для показателей распространенности болезни характерно сильное генотипическое (1-100%), зональное (до 16 раз) и сезонное (2.5-6.5 раз) варьирование, хотя интенсивность поражения меняется менее значительно – от 0.1 до 1 балла по 4-балльной шкале (Ивашенко, 1992). Исследования, проведенные в Предгорной зоне Ставропольского края ранее (Ивашенко, Сотченко. 2002; Сотченко. 2004) показали, что при численности хлопковой совки в 8-16 раз превышающей порог вредоносности и тесной корреляционной зависимости распространения болезней початков от их поврежденности кукурузным мотыльком и хлопковой совкой ($r = 0.82$, $r = 0.95$, $r = 0.97$ в 1998-2000 гг. соответственно) целесообразно использовать показа-

тели численности вредителя в качестве предиктора при разработке краткосрочного прогноза распространения фузариоза початков.

Результаты дальнейших исследований по этой проблеме приведены в таблице 42.

Таблица 42. Степень распространенности фузариоза початков в зависимости от их поврежденности вредителями (Пятигорск, ВНИИ кукурузы).

Подвиды кукурузы	Годы	Количество образцов	Поврежденность вредителями, %	в том числе:		Фузариоз початков, %
				Кукурузный мотылек	Хлопковая совка	
Зубовидная	2001	43	88.0	7.7	90.2	75.3
	2002	71	91.0	4.7	89.4	74.5
	2003	64	57.3	57.3	45.3	44.1
	2004	42	91.2	8.2	91.5	50.2
	2005	63	75.1	64.6	9.8	41.4
В среднем		57	80.6	26.1	58.6	57.1
Кремнистая	2001	26	88.9	7.1	89.8	78.3
	2002	26	87.0	7.9	82.1	73.9
	2003	22	58.2	48.3	9.8	44.9
	2004	24	84.5	5.1	91.0	46.6
	2005	15	93.6	72.7	19.5	55.5
В среднем		23	82.4	28.2	58.4	59.8
Сахарная	2005	3	96.9	88.7	8.0	65.7

Согласно данным таблицы 42, подъем численности хлопковой совки (с 1998 г.) обусловил высокую повреждаемость початков, по 2004 г. включительно, независимо от подвида кукурузы. В целом за 5 лет, поврежденность зубовидной кукурузы составила 80.6, а кремнистой – 82.4%; из них хлопковая совкой – 58.6 и 58.4%, кукурузным мотыльком – 26.1 и 28.1% соответственно. Необходимо отметить 2003 и 2005 гг., характеризующиеся выравниванием соотношения кукурузного мотылька и хлопковой совки на генотипах зубовидной и преобладающим численности кукурузного мотылька на кремнистой и сахарной кукурузе, то есть восстановлением численности кукурузного мотылька. Вытесняемого в засушливые годы хлопковой совкой в процессе конкуренции видов за общий пищевой субстрат. Это проявляется сосредоточением кукурузного мотылька преимущественно в стержнях початков, а хлопковой совки в формирующихся и созревающих зерновках. Поскольку в 2003 и 2005 гг. отмечалось значительное уменьшение распространенности фузариоза початков, можно рассматривать роль хлопковой совки в распространении фузариоза початков более значимой, учитывая её более высокую вредоносность и формирование больших очагов повреждений, колонизируемых грибной инфекцией.

Оценка устойчивости родительских форм на инфекционных фонах выявила сходный уровень развития пузырчатой головни, но вдвое больший пыльной и суммарной ломкости стеблей в лесостепной зоне, хотя средняя пораженность стеблевыми гнилями, напротив, была вдвое выше на Кубани. Более высоким было и развитие фузариоза початков в центральной лесостепи Украины, где созревание линий и гибридов более продолжительно, влажность воздуха выше, а температура ниже, чем в те же этапы органогенеза початков на Кубани. С учетом влияния климатических факторов и повреждаемости початков кукурузным мотыльком, средняя пораженность початков фузариозом в Черкасской области выше в 1.6 раза, несмотря на развитие в условиях Кубани двух поколений вредителя.

При характеристике вредоносности болезней необходимо знание ущерба, наносимого конкретным возбудителем, при развитии в системе паразит – хозяин. Результаты собственных данных, полученных на естественных инфекционных фонах приведены в таблице 43.

Таблица 43. Недобор урожая от основных болезней кукурузы на юге России (1976-1991 гг.)

Категории болезней	Группы болезней	Недобор урожая, %
Слабо распространенные	Бактериоз и нигроспоров початков, белая, цефалоспориозная, гелиминтоспориозная, антракнозная и нигроспориозная стеблевые гнили	до 1
Часто встречающиеся	Южная пятнистость, эпикоккозная пятнистость, северный гелиминтоспориоз, * ржавчина *	1-2
Широко распространенные	Пыльная головня, пузырчатая головня, фузариоз початков, гиббереллез початков, серая и другие типы гнилей початков	1-6
Ежегодно широко распространенные	Фузариозная, угольная и гиббереллезная стеблевые гнили	5-15
Редко встречающиеся	Южный гелиминтоспориоз (раса Т) **	до 60
Редко встречающиеся	Антракнозная стеблевая гниль	3-9

*эпифитотийно опасны. **потенциально эпифитотийно опасна

Как видно из табл. 43, с переводом гибридов на устойчивые к расе Т южного гелиминтоспориоза типы цитоплазм болезнь потеряла повседневную эпифитотийную значимость. Основной ущерб сейчас наносят головневые заболевания и болезни фузариозной этиологии.

Суммарная вредоносность основных патогенов и фитофагов (без учета вреда от шведских мух и проволочника) приведена в таблице 44.

Таблица 44. Недобор урожая скороспелых и среднеспелых гибридов кукурузы от основных болезней и кукурузного мотылька

Болезни. кукурузный мотылек, %	Зоны изучения			Коэффициент вредоносности, %		
	Красно- дарский край (1984- 1991)	Украина		В сред- нем	Тип гибрида	
		Юж- ная степь (1976- 1982)	Централь- ная лесо- степь (1984- 1991)		Устой- чивый	Воспри- имчи- вый
Стеблевые гнили (СГ)	<u>32.1</u> 7.1	<u>23.5</u> 5.2	<u>17.5</u> 3.9	0.22*	0.05	0.28
Ломкость от СГ	<u>7.9</u> 7.9	<u>9.6</u> 9.6	<u>9.9</u> 9.9	1.0*	1.0	1.0
Пыльная головня	<u>0.2</u> 0.2	<u>1.1</u> 1.3	<u>0.6</u> 0.7	1.2**	1.2	1.2
Пузырчатая головня	<u>2.2</u> 0.6	<u>3.8</u> 1.0	<u>2.9</u> 0.7	0.25*	0.16	0.69
Фузариоз початков	<u>21.2</u> 4.2	<u>12.5</u> 2.5	<u>31.6</u> 6.4	0.20*	0.02	0.25
Кукурузный мотылек	<u>64.0</u> 10.9	<u>30.8</u> 5.2	<u>46.8</u> 8.0	0.17*	0.03	0.33
Недобор урожая сум- марно	30.9	24.3	29.6	3.24	2.46	3.75

Примечания: * разработки автора, ** данные литературы;
в числителе – пораженность (поврежденность), в знаменателе – недобор урожая

Результаты изучения вредоносности основных болезней (табл. 44) показали, что среднее снижение урожая от вредных организмов составляет от 25 до 31%, с наибольшим удельным весом трех из них – стеблевых гнилей, кукурузного мотылька и фузариоза початков. Таким образом, недобор урожая среднестатистического гибрида (усреднение данных оценки тысяч гибридов в течение многих лет изучения) варьирует незначительно – от 24.8 до 30.7%.

Глава 6. ОЦЕНКА ПЕРСПЕКТИВ И ОГРАНИЧЕНИЙ РОСТА УРОЖАЙНОСТИ КУКУРУЗЫ

Селекция на гетерозис и устойчивость к болезням фузариозной этиологии

Кукуруза – одна из основных зерновых и зернофуражных культур. График расширения посевных площадей гибридной кукурузы в США и СССР имел S-образную форму, причем в фазе линейного роста (1938-1940 гг. в США и 1955-1965 гг. в б. СССР) ежегодные темпы увеличения посевных площадей, занятых гетерозисными гибридами составляли в обоих случаях приблизительно 4-5% (Глазко, Чешко, 2009). Авторы отмечают (ссылаясь на официальные статистические данные), что внедрение гетерозисных межлинейных гибридов обеспечило ориентировочно более 35-40% прироста урожайности кукурузы в США и около 20% – в СССР.

Примерно к 1960 г., практически вся производимая в США кукуруза была гибридной. Однако тенденция изменения урожайности не дает адекватного представления о генетических улучшениях, поскольку одновременно произошли изменения в системах производства. Они включали увеличение использования удобрений, в частности азотных, гербицидов, плотности посева и введение машин для своевременной обработки почвы (Спрэг, 1987). В результате разделения генетической и хозяйственной компоненты при использовании гибридов с 1930 по 1970 гг. W.A. Russell (1974) пришел к выводу, что 60-80% полученного прироста происходит за счет генетических изменений. К аналогичному заключению пришел D.N. Duvick (1977).

Как отмечал Г.Е. Шмараев (1975), с использованием гетерозиса кукурузы были решены такие важные задачи, как продвижение культуры в более северные районы и приспособленность её к новым почвенно-климатическим условиям, улучшение морфологических и биологических признаков и свойств растений (прямостоячий неполегающий стебель, хорошая облиственность, равномерная высота расположения початков, повышенная холодостойкость и жаростойкость, а также улучшенная питательная ценность зерна).

Установлено (Troyer, Wellin, 2009), что уровень гетерозиса снизился на 25%, 10 и 35% за 50, 60 и 100-летний период соответственно. При этом урожайность инбредных линий возрастала в 1.9-3.5 раза быстрее, чем уровень гетерозиса. Считается, что выведение и использование большего числа инбредных линий может привести к увеличению генетического разнообразия и получению более урожайных гибридов.

По данным ФАО кукуруза занимает третье место в мире по площади посева и первое по урожайности зерна (FAO Bulletin of Statistics, 2001). Её валовый сбор в 2009 г. позволил занять первое место в мире, потеснив рис и пшеницу (Troyer, 2009).

Согласно экспертным оценкам, минимальный объем валового сбора фуражного зерна в РФ должен быть не менее 2.5 млн т, а в перспективе – более 7 млн т (Сотченко, 2005). Реальность таких расчетов подтверждена статистическими данными 2012 года, когда валовый сбор составил 7.954 млн т.

Широкая промышленная культура и резкий подъём урожайности гетерозисных гибридов кукурузы определили её ведущую роль в формировании зернофуражного баланса во многих странах мира. Отмечая вдвое большую урожайность кукурузы, чем пшеницы яровой и ячменя в IX-XI пятилетках (28.2-32.5 ц/га), среднегодовой пророст её урожайности в СССР в 1971-1985 гг. был в 3-4 раза ниже, чем в США, Франции и других странах (Вашуков, 1986). Не последовало прогрессирующего увеличения её урожайности в 1989-1991 гг. – 27.4 ц/га и в постреформенный период 1999-2001 гг. – 26.6 ц/га.

В благоприятные для роста кукурузы 2011, 2012, 2013 гг. в стране достигнут наивысший валовый сбор зерна за всю отечественную историю (7.0, 8.2, 10.7 млн т соответственно), причем за прошедшее 10-летие урожайность кукурузы в стране 8 раз превышала 3.5 т/га и 4 раза превысила 4.0 т/га (Сотченко, 2014). Хотя посевные площади кукурузы в России в 2013 году составили 2.4 млн га (за последнее 10-летие увеличились в 3.5 раза) они ещё не достигли показателей 1965, 1975, 1985 гг. – 3.2, 2.6, 4.5 млн га соответственно (Вашуков, 1986).

Согласно данным "СовЭкон", весь прирост площади кукурузы за 2010-2013 гг. происходил исключительно за счет расширения посевов "импортной" кукурузы, площадь посевов которой возросла на 1,15 млн га (25%). Комбинация импортных семян и растущих площадей под кукурузой в России привели к заметному росту ее сборов. С 2010 по 2013 гг. сборы зерна выросли почти в 4 раза до 11.6 млн т, а экспорт в 2014 г., вероятно, мог достигнуть нового рекорда в 4 млн т. Кукуруза становится все более значимой экспортной культурой, уверенно занимая второе место после пшеницы по объемам вывоза. Однако экспорт этот основывается не на российских, а на импортных биотехнологиях (AfterShock, Информационный центр, 19 авг. 2014 г.).

С учетом достигнутых результатов, Департаментом растениеводства, химизации и защиты растений, а также Национальной ассоциацией производителей кукурузы и семеноводов кукурузы, перед земледельцами поставлена задача довести посевные площади кукурузы к 2020 году до 5 млн га с урожайностью не ниже 5 т/га. При этом ожидается, что объемы производства кукурузы составят более 25 млн тонн (<http://www.apinform.com/ru/exclusive/topic/1025300>).

По экспертным оценкам ВНИИ кукурузы, на 4 млн га посевов требуется не менее 85 тыс. т семян (Сотченко, Горбачева, 2011). Поскольку доля импортных семян в объеме российского рынка семян кукурузы на зерно

(гибриды) оценивается в 60-70%, а фальсифицированных семян (реализуемых по демпинговым ценам) составляет сейчас на семенном рынке порядка 30%, по-прежнему актуален сделанный Н.И.Оксанич (2013) вывод: «предлагаемые российской селекционной наукой результаты (сорта, гибриды) мирового уровня не находят применения в аграрном секторе экономики ввиду неразвитости четвертого этапа инновационного процесса – рынка семян.»

Гетерозис дает растению общий стимул и действует различными путями: повышая продуктивность гибридных растений, ускоряя созревание, увеличивая устойчивость к болезням и вредителям, качество продукции, то есть сходно с внесением в почву сбалансированных удобрений (East, 1936). Прямым результатом использования гетерозиса стало существенное увеличение многими странами производства зерна, достигнутое частично за счет увеличения площадей, но главным образом в результате увеличения продуктивности на единицу площади. Доля урожая зерна, полученная в США в 1980 г. за счет гетерозиса оценена в 20% (Вербицкая, 1985), что определяется непрерывным изучением этого феномена, результаты которого обеспечивают повышение хозяйственной ценности, улучшение качественных признаков и их стабильность.

Для углубления представлений о природе гетерозиса и возможности управления этим явлением проведены многочисленные исследования, наиболее полно представленные в монографии под редакцией Р. Френкеля (1987). При попытке глубоко проникнуть в суть проблем гетерозиса становится очевидным, что физиологические и биохимические его основы на сегодняшний день все также неясны, как и 30 лет назад. То есть мы сталкиваемся с поразительным несоответствием между ограниченными представлениями о причинах и механизмах гетерозиса с одной стороны и широким использованием гибридной мощности в сельскохозяйственной практике – с другой (Френкель, 1987). Осторожно относясь к теориям доминирования и сверхдоминирования, селекционеры – практики тем не менее активно разрабатывают проблемы генетики количественных признаков. Так, более высокий эффект гетерозиса был получен по урожаю зерна (42%), количеству зерен (31.8), длине початка (19.8), массе 1000 зерен (10.3%); у позднеспелых гибридов средний уровень гетерозиса составил 44.2% (Ангелов, Христов, 1983). Сходные результаты отмечены при использовании родительских форм, обладающих повышенным уровнем гетерозисного потенциала по числу зародышей и проценту завязываемости (Saha, Mikherjce, 1985).

Новые подходы к решению проблемы управления гетерозисом основаны на учете изменения лимитирующих факторов среды в онтогенезе родительских форм; зная устойчивость родительских форм к засухе, холодостойкость, можно прогнозировать эффект гетерозиса без полевых испытаний (Масудар, Драгавцев, 1990). Однако подавляющее количество экспериментальных данных получено в результате многочисленных полевых испытаний, в том числе и закономерности наследования количественных признаков

продуктивности в селекции на раннеспелость и гетерозис у кукурузы (Веденеев, 1990 и др.).

Промышленное использование гибридной кукурузы, начатое примерно с 1930 г., стимулировало исследования, направленные на повышение эффективности систем скрещивания и связанных с ними типов действия генов, то есть генетических механизмов, обуславливающих гетерозис. Установлено, что сочетание приемлемого уровня продуктивности и устойчивости к болезням в процессе внутрипопуляционного улучшения селекционного материала достигается программой восстановительных беккроссов уже созданных линий и гибридов или отбором при искусственном заражении возбудителем болезни. Второй путь характеризуется возможностью установления генетических корреляций между семенной продуктивностью и реакцией на заболевание (Спрэг, 1987). В работе Дж. Майлза и др. (Miles et al., 1980) показано, что отбор на устойчивость к заболеванию будет эффективным (без вредного влияния на продуктивность), если поддерживается необходимый размер популяции.

В неразрывной связи с отбором на продуктивность рассматривается отбор на выносливость. Обсуждение этой проблемы на III Международном конгрессе по патологии растений показало, что термин "толерантность" используется специалистами для обсуждения широкого круга явлений (Gaunt, 1981). Автор приходит к выводу, что толерантность растений к болезням имеет неспецифический характер и наследуется во взаимосвязи с условиями среды, то есть может не иметь прямой связи с болезнью из-за низкого потенциала продуктивности сортов, запасующих значительный объем метаболитов в отсутствие болезни.

Транспорт ассимилятов в растении как материальная основа взаимодействия функционально различных органов в системе организма, получил широкое развитие и в настоящее время является одним из наиболее перспективных путей выяснения взаимоотношений между производящими и потребляющими органами растений. Подчеркивается, что изменяя направление движения продуктов фотосинтеза в различные периоды вегетации и, что не менее важно, регулируя характер утилизации их в отдельных частях растения, можно контролировать его рост и развитие. В настоящее время эти взаимоотношения в онтогенезе, и в зависимости от среды, еще не нашли достаточно полного объяснения, хотя они определяют продуктивность растений (Курсанов, 1985). В числе наиболее актуальных проблем необходимо выделить генетику фотосинтеза и генетику минерального питания. Так, установлена различная скорость поглощения линиями кукурузы CO_2 и значительный эффект гетерозиса по интенсивности фотосинтеза в F₁ (Albergoni et al., 1983); это позволило выделить группы линий с высокой, средней и низкой скоростью фотосинтеза при хорошей наследуемости признаков (Menta et al., 1989).

Многочисленные физиологические исследования на зерновых культурах сгруппированы О. Майо (1984) в 6 основных направлений: определение оптимальных значений “эффективной густоты стояния растений”, выживание побегов, выживание цветков, максимизация сроков поступления НРК, распределение продуктов фотосинтеза, стрессовыносливость. При этом подчеркивается, что методы прогнозирования реакции на отбор были разработаны на основе предположения о том, что растения различных генотипов не взаимодействуют друг с другом. Однако в большинстве случаев это не так, и проблема требует изучения как с теоретической, так и практической точек зрения. По мнению Галлеса (цит. по: Майо, 1984), теорию реакции на отбор в селекции растений следует сформулировать заново, принимая во внимание взаимодействие между растениями. Таким образом, конкуренция между генотипами может рассматриваться как одна из форм взаимодействия генотипов – среда.

По мнению многих исследователей (Югенхеймер, 1979; Жученко, 1980; Duvick, 1986; Derieux et al., 1986 и др.) рост урожайности кукурузы в последние 70 лет определяется интенсификацией селекционно-генетических исследований и земледелия, и более 50% этого прироста приходится на долю улучшения генотипа. Основные компоненты такого селекционного улучшения включают: увеличение числа и длины початков, количества и массы зерен с 1-го растения, продолжительности налива зерна, жизни листьев и увеличения интенсивности оттока метаболитов в початок, рост густоты стояния, массы стебля, фотосинтетической поверхности и т.д. При этом последние десятилетия характеризуются попыткой достичь улучшения качества продукции без снижения уровня продуктивности растений, благодаря переводу лучших линий и гибридов на генетическую основу различных мутаций (Lambert et al., 1969; Хаджинов, Зима 1979; Георгиев и др., 1979; Мику, 1981). Это касается гибридов разных групп спелости, в том числе и скороспелых, занимающих большие площади в зонах с коротким безморозным периодом.

Многочисленные исследования, имевшие целью параллельный отбор на продуктивность, хозяйственно-ценные признаки и устойчивость к вредным организмам выявили чрезвычайную сложность проблемы. Как показал анализ двух направлений селекции на урожайность (в расчете на единицу площади земли и единицу площади листьев), первый путь обнаружил тенденцию увеличения урожая и продолжительности вегетативного роста, второй – его сокращение без увеличения урожайности; ни один из путей не повышал выносливость к загущению (Muleba, Paulsen, 1983). В то же время селекция на продуктивность показала, что увеличение урожая было связано с возрастанием корневого полегания, ломкости стеблей, влажности зерна и высоты прикрепления початка (Mulamba, Hallauer, 1983), а отбор на уменьшение высоты прикрепления початка привел к снижению урожайности и полегамости у раннеспелых и позднеспелых форм (Josephson, Kincer, 1977).

Одним из отрицательных следствий селекции на устойчивость к стеблевым гнилям является сопряженное изменение признаков, обуславливающих различные патологии. Например, создание устойчивых к гнилям стеблей гибридов резко обострило проблему фузариоза початков, ранее не имевшего такой вредоносности (Zwatz, 1986).

Известно также, что отбор на высокую интенсивность фотосинтеза привел к увеличению устойчивости к прикорневому полеганию и ломкости стеблей при одновременном уменьшении высоты растений и заложения початка, на низкую эффективность фотосинтеза – к увеличению продолжительности периода всходы – цветение (Crosbie, Pearce, 1982). Проведенная вскоре оценка трех возможных путей увеличения урожая сельскохозяйственных культур показала: 1) достижимость увеличения количества поглощенной солнечной энергии посевами в течение вегетации путем сокращения периода разворачивания площади листьев; 2) отсутствие реальных успехов на пути повышения эффективности превращения световой энергии в биомассу; 3) реальность ещё большего оттока ассимилятов в хозяйственно-ценные органы, рассматриваемого сейчас в качестве главного направления в селекции (Gifford et al., 1984).

Поскольку линии слабо накапливающие фосфор более восприимчивы к фузариозной и гиббереллезной гнилям стеблей (Porter et al., 1981), а калий – к ломкости стеблей (Melis et al., 1984), это послужило основой для проведения на фоне низкой обеспеченности отбора устойчивых образцов с наиболее эффективным усвоением элементов питания.

Изучаются возможности новых методов генетики с целью повышения устойчивости растений к вредителям и болезням, разработки и усовершенствования скрининга на устойчивость и выносливость. Так, при иммунологической характеристике промышленного продукта (линия, гибрид) возникает необходимость определения выносливости к стеблевым гнилям, протекающим часто в латентной форме, но влияющим на продуктивность и время наступления физиологической спелости. Отличительной особенностью фузариозной стеблевой гнили является усиление отрицательной связи между массой зерен и их количеством (рис. 26), то есть проявление депрессии массы 1000 зерен, что можно рассматривать как следствие большей плодонагрузки (Ивашенко, Никоноренков, 1988).

Было высказано предположение о влиянии болезни на величину репродуктивного гетерозиса (Галеев и др., 1985). Дальнейшие исследования (рис. 27) показали, что наиболее тесная отрицательная зависимость между гетерозисом по продуктивности и степенью поражения гибридных растений F₁ проявилась при скрещивании устойчивых и умеренно устойчивых линий ($r = -0.68$; $r = -0.64$; $P \leq 0.05$).

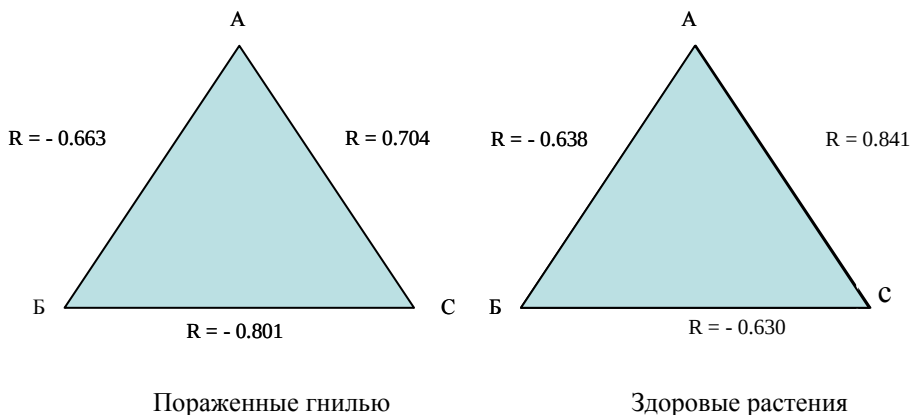


Рисунок 26. Зависимость продуктивности (А) от массы зерен с растения (Б) и их количества (С) у здоровых и пораженных стеблевой гнилью растений кукурузы

Для восприимчивых линий отмечена лишь тенденция такой связи ($r = -0.20$). Согласно уравнениям регрессии увеличение гетерозиса по продуктивности на 1% сопровождается снижением гетерозиса по устойчивости; на 1.33% – при скрещивании родительских линий контрастных по реакции на поражение, на 1.25% – при скрещивании устойчивых. При этом устойчивая отцовская форма обеспечивала достоверно большую стабильность гетерозиса, чем восприимчивая, а восприимчивая более четко выявляла влияние материнских форм, различающихся по реакции на поражение. Отмечается, что скрещивание различающихся по устойчивости линий ведет к наибольшей вариабельности эффекта гетерозиса и повышает возможности отбора; в частности с предпочтительным использованием устойчивых линий в качестве материнской формы, а среднеустойчивых – отцовской, если они обладают высокой комбинационной способностью.

Таким образом, для обеспечения надежности семеноводства и стабильности валовых сборов зерна в производстве, создание и отбор материнских форм скороспелых гибридов должны проводиться с учетом следующих положений: чем выше устойчивость родительских линий к стеблевым гнилям, тем большей величины гетерозиса можно достичь без увеличения пораженности F₁; наиболее полная реализация потенциала продуктивности в гетерозисной селекции возможна при интеграции селекционных и иммунологических подходов в процессе анализа фенотипа продуктивности.

Следовательно, в эпифитотийно опасных по стеблевым гнилям зонах целесообразен отбор родительских форм гибридов (особенно материнской) с уровнем гетерозиса по продуктивности не истощающим резерва пластиче-

ского обеспечения устойчивости; в зонах возделывания скороспелых гибридов на силос, гетерозис должен быть максимальным. Это достигается благодаря высокой СКС только в F 1 и используется в условиях практического отсутствия или латентного течения стеблевых гнилей, например, в Уральском, Западно-Сибирском, Северо-Западном, Волго-Вятском регионах.

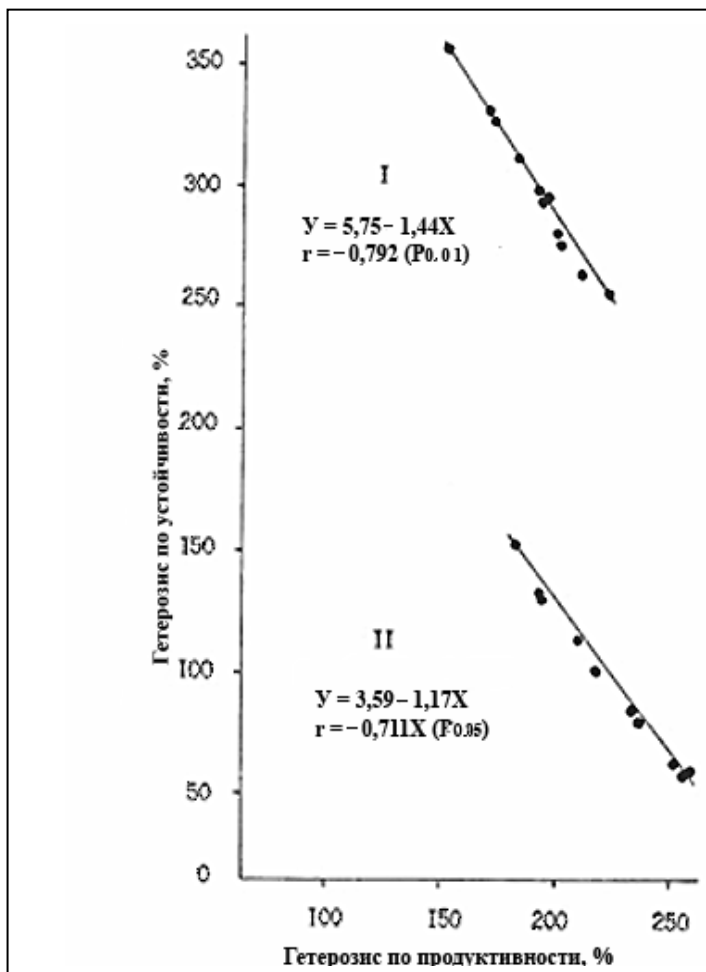


Рисунок 27. Зависимость поражаемости гибридов кукурузы фузариозной стеблевой гнилью от величины репродуктивного гетерозиса: I – при скрещивании устойчивых и восприимчивых линий; II – при скрещивании устойчивых линий.

Устойчивость кукурузы к стеблевым гнилям в аспекте продуктивности и ускоренного старения растений

Отсутствие в прошлом целостного представления о патогенезе стеблевых гнилей объяснялось фрагментарностью данных о ведущих факторах предрасположения к болезням, хотя в целом это явление с общебиологических позиций исследуется давно. Согласно представлениям Э. Гоймана (1954), предрасположение – временное, обратимое состояние восприимчивости, не выходящее за рамки врожденной восприимчивости. Говоря о предрасположении, он предлагал различать влияние внешних условий на осуществление паразитических взаимоотношений и их влияние на течение патологического процесса. Тарр С. (1975), анализируя проблему предрасположения в рамках треугольника болезни отмечает, что некоторые почвенные патогены могут проникать в молодые здоровые корни; их проникновение облегчается, если корни ослаблены или повреждены механически при появлении боковых корешков. Конкретизируя и развивая их представления J. Horsfall, E. Cowling (1980) считают, что если под влиянием абиотического или биотического стресса отмирают некоторые ткани или органы, растение может выжить и восстановить их, но при потере способности восстанавливать жизненные функции его динамическая система становится неэффективной, а старение и гибель неотвратимыми.

Характеризуя сущность этого явления исследователи выделяют главное, старение – фундаментальное свойство всех живых систем и заключается в возрастающей потере жизнеспособности (Комфорт, 1955; Гупало, 1969; Лэмб, 1980 и др.). Как показал анализ происхождения и категорий возрастных изменений на всех уровнях (популяционном, организменном, тканевом, клеточном и субклеточном), повышение чувствительности особи к вредным воздействиям складывается по меньшей мере из двух процессов: а) врожденного, присущего организму процесса старения, который по сути является проявлением онтогенеза (его генетической программы); б) старения как результата накопления изменений, возникающих под влиянием многократного воздействия стресс-факторов, травм, инфекции (Стреллер, 1964). Истинно возрастными, по Б. Стреллеру, можно считать только те наступающие с возрастом изменения, которые возникают даже при самых благоприятных условиях окружающей среды. Характеризуя процесс врожденного старения А. Fusseder (1987) отмечает, что жизнеспособность главного корня сохраняется в течение всего периода жизни растения, а начало старения латеральных корней наблюдается уже в фазе 6-го листа. В период налива все латеральные корни проявляют признаки старения. Более того, в этот период отмечается уменьшение длины живых корней.

При засухе на ранних этапах онтогенеза, у кукурузы значительно снижается накопление сухих веществ и объема корней, идет отмирание активной зоны поглощения, нарушение проводящей структуры корня, что в определенной степени снижает урожай. Засуха на поздних этапах онтогенеза

приводит к значительному перераспределению синтезируемых веществ в пользу корня, обуславливая в критический период сильную стерильность пыльцы (Донцов, 1982). Отмечая, что эффект предрасположения к стеблевым гнилям вызванный дефицитом влаги в начале сезона может быть обнаружен за 11 недель до появления первых симптомов (Schneider, Pendery, 1983), авторы подчеркивают, что действие стресса немедленно проявляется в усиленной колонизации корней возбудителями гнилей; предрасположение к стеблевым гнилям возникающее до цветения развивается подобно хроническому водному стрессу в течение периодов с относительно высокой транспирацией, что ведет к раннему старению и увеличению восприимчивости к *F. verticillioides* – патогену стареющих корней. В свою очередь низкий водный потенциал листьев лимитирует фотосинтез, приводит к раннему старению листьев и снижению общей устойчивости (Boyer, Pherson, 1975; Quattar et al., 1983), но перемещение запасных веществ из стебля в початок будет продолжаться, поскольку этап плодоношения (от формирования завязей до созревания зерен) более автономен и регулируется лишь физиологическими механизмами (Левина, 1981). Высокое содержание углеводов в зерне кукурузы (80% углеводов и 1.5% азота) свидетельствуют о преобладающей их роли в накоплении урожая (Hageman, 1983), и удаление части зерновок или всего початка за 3 недели до созревания практически останавливало развитие стеблевой гнили (Mortimore, Cates, 1969; Molot, 1969; Иващенко, 1972; Jones, Simmonds, 1983; Beck, 1988).

Одним из первых исследователей, подошедших вплотную к объяснению процессов врожденного старения с позиций системного подхода был У. Лумис (Loomis, 1945). Им показано, что в период роста цветов и плодов возникает соревнование за питательные вещества между вегетативными точками роста и зачатками цветков или молодыми плодами. Исход этого соревнования регулируется ауксинами. Дальнейшее изучение показало (Messiaen et al., 1959), что удаление початка приводит к перераспределению углеводов, увеличению их содержания в основании стебля кукурузы. При этом отмечены существенные генотипические различия по содержанию углеводов в стеблях созревающих растений и выдвинуто предположение о связи повышенного их содержания с устойчивостью к гнилям стеблей. И только в 1979 г. показано (Mok, 1979), что основной причиной меньшей продуктивности устойчивых к гнилям линий является меньшая, генотипически предопределенная аттрагирующая способность завязей початка. С этих же позиций рассматривается проблема предрасположения к болезням: на сорго (Dodd, 1980); на тритикале (Saharan, Singh, 1982); кукурузе (Иващенко, 1981; Ottaviano, Camussi, 1982; Barrie, 1985). Характерно, что при равной биомассе линий и гибридов скорость налива зерна у последних на 50% выше; это увеличивает их предрасположенность к развитию стеблевых гнилей, особенно в условиях стресса (Johnson, Tanner, 1972).

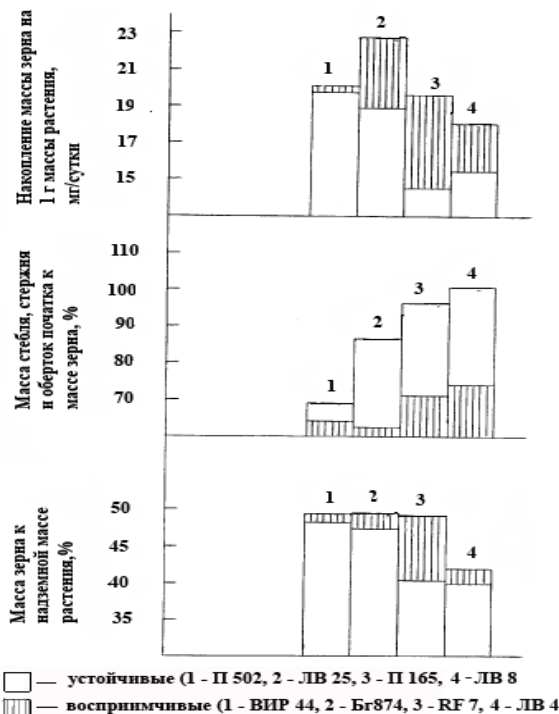
Необходимо отметить общность подходов патологов и физиологов к проблемам адаптации и устойчивости. Анализируя адаптацию к стрессам на организменном уровне Г.В. Удовенко (1981) установлено резкое сокращение числа зачатков генеративных органов при действии абиотического стресса до наступления этапа их дифференциации; когда число продуктивных органов уже отнормировано для оптимальных условий начинают проявляться конкурентные отношения между плодозементами, что приводит к недоразвитию и отмиранию части из них. Подходя к проблеме устойчивости к патогенам с позиций экологической генетики, Н.Балашова (1987) отмечает более медленное старение устойчивых сортов в условиях абиотического стресса благодаря способности их к предотвращению нарушения гомеостаза.

Изучение продуктивности зерновых показало, что по мере окультуривания диких видов почти в 20 раз увеличились размеры зерновок и площадь листовой поверхности. Более медленным стало старение верхних листьев, более длительным – срок накопления ассимилятов в зерновках, сдержанным – чрезмерное кущение и накопление ассимилятов в корнях. Изменилась динамика образования и распределения сухого вещества, особенно в пользу самого ценного органа – зерновки (Иржи и др.1984). Повышение уборочного индекса привело к тому, что на формирование хозяйственно полезных органов у озимой и яровой пшеницы расходуется свыше 30% ассимилятов, ячменя – 51%, сахарной свеклы – 63%, картофеля – 81% (Жученко,1983).

Анализ причин отрицательных связей между потенциальной продуктивностью и экологической устойчивостью привел Nelson W., Nelson (1966) к правомерности постановки вопроса: “адаптация или максимальный урожай“, а А.Д. Майснера (1981) к мысли, что устойчивые формы как бы тратят часть своей энергии и пластических веществ на поддержание “дремлющего” резерва. К этому следует добавить, что общепризнанное рассмотрение устойчивости к патогенам в системе общей и специфической адаптивности делает также логичной постановку вопроса: “устойчивость к стеблевым гнилям или наибольший урожай?“

Исследование с этих позиций различий между устойчивыми и восприимчивыми к стеблевым гнилям линий кукурузы, равными по скороспелости, показало более интенсивное (на 26.7%) накопление сухого вещества зерна на единицу биомассы растения и большее отношение массы зерна к надземной массе растения у восприимчивых, быстро стареющих линий. Особенности распределения ассимилятов у контрастных по поражаемости гнилями линий представлены на рис. 28, где устойчивым линиям присуще более значительное запасаение ассимилятов в стебле, ножке, стержне и обертках початка. Так, среднее долевое соотношение массы растения (без листьев) к массе зерна у устойчивых и восприимчивых линий составило 0.91 и 0.66 соответственно, то есть различия в депонировании метаболитов в запасающих органах составили 33.6%. Используя такие понятия, как продуктивная емкость растений (source) и емкость накопления ассимилятов (sink)

для характеристики отношения солома – зерно, можно сделать вывод о направленности отбора на высокую устойчивость против наиболее высокой продуктивности. То есть, чем меньше продуктов фотосинтеза используется на формирование зерна, тем больше на поддержание защитно-компенсаторных реакций. Благодаря этому устойчивые линии (типа F 2) имеют более медленные, генотипически predetermined темпы старения тканей, значительно более позднее наступление состояния предрасположенности к болезни, обеспечивающее возможность своевременной уборки урожая без существенных потерь. Биологическая продуктивность и развитие болезни у таких устойчивых линий достоверно ниже, у восприимчивых – наоборот (Ключко и др., 1984), что подтверждается тенденцией положительной связи роста продуктивности и пораженности ($r = 0.43$). Наличие такой связи отмечал ранее А. Хукер (Hooker, 1974), что и обуславливает, на наш взгляд, трудности совмещения в одном генотипе высокой общей комбинационной способности по устойчивости к стеблевым гнилям и продуктивности.



Пары линий равной скороспелости

Рисунок 28. Накопление сухого вещества в зерне и вегетативных органах кукурузы разного уровня устойчивости к стеблевым гнилям

Правомерность этой точки зрения подтверждена наличием достоверной отрицательной зависимости ($r = -0.68$) между гетерозисом по продуктивности и устойчивости к стеблевым гнилям (Иващенко, Никоноренков, 1989).

Анализ причин таких зависимостей требует учета мнений исследователей, рассматривающих растительный организм как динамичную систему с функциональными связями, а его онтогенез – в двух планах: собственной жизни материнского растения и воспроизведения новой особи (дочернее поколение на материнском). И хотя онтогенез осуществляется в связи с внешней средой, отдельные его звенья периодически могут выходить из под её влияния и развиваться автономно, по наследственно выработанной программе (Скрипчинский, 1977; Батыгин, 1986). Для плодоношения, более автономного от окружающей среды, характерно, что при оптимальных условиях оно регулируется лишь физиологическими механизмами на основе собственной генетической программы развития. Объем плодоношения (в завершенной форме – семенная продуктивность), в репродуктивной биологии рассматривается для вида в целом, в связи со стратегией его жизни (Левина, 1981); проблема урожайности подавляющего большинства полевых культур – это фактически проблема повышения семенной продуктивности (рис. 29).

В этой связи отношение реальной семенной продуктивности к потенциальной, рассматриваемое как коэффициент продуктивности, служит показателем семенного размножения (РСП/ ПСП=Кпр.). Надо полагать, что чем выше этот показатель, тем лучше адаптирован сорт, гибрид. Согласно мнения А. Жученко (1988), онтогенетическая (модификационная) и филогенетическая (генотипическая) типы адаптаций определяют и 2 аспекта проблемы: экзогенное управление адаптивным потенциалом (комплекс агротехнических мероприятий) и эндогенное (изменение адаптивных свойств растений за счет селекции), конечная цель которых – обеспечение устойчивого роста величины и качества урожая.

С учетом вышеизложенного комплекс агротехнических приемов, призванный оптимизировать условия роста и развития, позволяет получить высокую плотность растений на единице площади: архитектура посева обеспечивает – лучшую освещенность и максимум биомассы; выровненность гибридных растений – одновременное зацветание; защита от болезней и вредителей – минимальную изреженность; более высокий потенциал семенной продуктивности, удаление сорняков – более полное использование ресурсов питания (рис. 29). То есть от всходов до цветения успех формообразования в онтогенезе обусловлен достаточным экологическим ресурсом (зимне-весенние запасы влаги и элементы питания). Значительное истощение эко-ресурсов к периоду плодоношения (при резко возросшей потребности в метаболитах) обостряет конкурентные отношения между вегетативными и репродуктивными органами, которые в неорошаемых условиях технологиче-

ски неконтролируемы. Это приводит, на наш взгляд, к ускорению расхода метаболитов в запасяющих органах, быстрому старению листьев и корней, то есть ослаблению иммунной защиты в условиях развития эндогенного стресса.



Рисунок 29. Этиология предрасположенности к стеблевым гнилям на примере *F.verticillioides*: ФГО – формирование генеративных органов, ПСП – потенциальная семенная продуктивность, PCP – реальная семенная продуктивность, ИП – индекс продуктивности, V – скорость роста и развития, R и S – устойчивость и восприимчивость к стеблевой гнили, Fo – объем плодоношений.

Надо полагать, что экзогенное управление адаптивным потенциалом создает предпосылки для формирования потенциальной семенной продуктивности, реализуемость которой определяется адекватным изменением адаптивных свойств за счет селекции. Создавая предпосылки, но не обеспечивая в должной мере их реализацию, мы создаем и ситуации для развития стрессов, предрасположенности к гнилям стеблей (как, вероятно, и корневых гнилей колосовых). Вхождению в состояние предрасположенности способ-

ствуется и эндогенный стресс (через индекс продуктивности), а не только абиотический, как полагает J. Lockwood (1988). Несовпадение стратегии растениеводства и жизненной стратегии растительной популяции в агроценозе наилучшим образом выражается через индекс продуктивности: чем он выше, тем ниже способности к адаптации и, как следствие, – коэффициент семенной продуктивности.

Таким образом, благодаря использованию современных технологий возделывания достигается перевод экологических ресурсов в активное для растений состояние, что позволяет формировать большую биомассу и объем генеративных органов. Однако период репродуктивного развития наиболее подвержен стрессам; дефицит влаги в условиях богарного земледелия дополняется эндогенным стрессом, обусловленным отношениями source – sink, когда все подчинено доминирующему гормонально обусловленному оттоку метаболитов в формирующиеся плодозлементы. Очевидная направленность селекционных программ на повышение уборочного индекса постепенно обостряет проблему адаптации и предполагает поиск путей разумного селекционно-иммунологического компромисса. Его сущность сводится к отбору генотипов кукурузы, сохраняющих устойчивость к стеблевым гнилям благодаря неполному исчерпанию метаболитов на формирование зерна. Лучшие адаптационные свойства таких форм позволяют повысить урожайность путем увеличения густоты стояния, то есть за счет отбора линий и гибридов, у которых ”потолок” урожайности наступает раньше, чем старение растений и возрастание предрасположенности к болезням. Следует отметить, что хотя конечной целью исследований в иммунологии являются процессы, возникающие под влиянием преимущественно биотических стрессов, интеграция концепций предрасположения и старения позволяет рассматривать естественное старение как непосредственную причину развития заболеваний, как их патогенетический базис (Ивашенко, 1981; Бутенко, Войтенко, 1983).

Анализ темпов старения тканей и развития стеблевых гнилей кукурузы показал (Ивашенко и др., 1983), что по мере переноса испытаний с юга на север снижается скорость развития растений, но возрастает их устойчивость к стеблевым гнилям. Проведенный в этой связи регрессионный анализ зависимости урожайности от скорости накопления сухого вещества зерна в 5-и эколого-географических зонах (использованы данные урожайности скороспелых гибридов учреждений ТОС «Север») показал более медленное накопление сухого вещества зерна в Омской и Киевской областях, но более высокий урожай, чем в Краснодарском крае, где выше температуры, скорость налива и развитие стеблевых гнилей.

Использование полученных данных в семеноводстве позволит расширить возможности использования умеренно устойчивых скороспелых и ультраранних линий в зонах их стабильного вызревания, но слабого и позднего развития стеблевых гнилей. Кроме того, скорость накопления сухого вещества зерна порядка 3 – 3.6% в сутки может быть использована для вы-

бора зон районирования скороспелых гибридов, где вредоносность болезней будет минимальна при невысоком уровне устойчивости к болезням.

Таким образом, успехи селекции на гетерозис, обусловившие в 50-60-е годы переход от выращивания сортов к возделыванию межлинейных гибридов, позволили повысить урожайность на 20-30% (преимущественно за счет большей высоты и массы растений, в т.ч. початка), что потребовало улучшения питания растений. Одновременно с этим шла разработка новых технологий отбора гибридов и их выращивания. Предпочтение отдавалось гибридам, способным выдерживать значительное загущение и формировать максимальную биомассу в расчете на единицу площади питания. Эти преобразования привели к изменению микроклимата в посеве и увеличению предрасположенности растений к болезням стеблей.

Перспективы и ограничения роста урожайности кукурузы в условиях северо-запада и юга России

Биологические особенности и селекция кукурузы в районах нечерноземья освещены в работах В.И.Балюры (1956, 1957 и др.), показавшего принципиальную возможность продвижения кукурузы на север и необходимость создания идиотипов адаптированных к условиям нечерноземной полосы. Селекционная модель продуктивной гибридной кукурузы для возделывания в северных областях России (Галеев, Сотченко, 1979) в значительной мере интегрировала основные требования и подходы к решению задач преимущественно селекционного плана, в том числе и в связи с устойчивостью родительских форм и гибридов к стеблевым гнилям, обеспечивающей надежное семеноводство в южных, эпифитотийно опасных зонах. В тоже время было показано (Ивахненко, 1979), что существование двух направлений хозяйственного использования скороспелых гибридов (на зерно и силос) предопределило различные подходы к подбору типа гибридов и соответственно к выбору для исходного материала практической селекции.

Было показано (Ивашенко, 1972; Czaplinska, 1980; Kovacs, Pinter, 1987), что раннеспелые линии и гибриды восприимчивы к стеблевым гнилям, как правило, имеют невысокую семенную продуктивность и низкое прикрепление початка. Это обусловило привлечение в скрещивания устойчивых к гнилям линий зарубежной селекции (F 2, P 346, P 502, Ep 1 и др.) и гибридов северного комитета Еукарпия для пополнения на их основе генофонда собственных линий в селекции на скороспелость. Интенсивная селекционная работа велась в учреждениях ТОС Север, крупных НПО: Прогресс, Гибрид, Днепр, Бемо, Початок и др. Созданные этими коллективами гибриды созревают за 100 –110 дней, занимали в стране основные площади посевов кукурузы на силос. Вместе с тем доля скоро-

спелых гибридов силосного назначения еще низка, а среди них – созревающих за 90 – 100 дней с урожаем зерна 75-80 ц/га и силосной массы 350-400 ц/га.

Оценивая в этом аспекте достижения Франции, необходимо отметить, что рекордные урожаи раннеспелых гибридов переместились в северные районы страны и по производству раннеспелых гибридов она занимала первое место в Европе. Уже в 1984 г. во Франции возделывались холодостойкие, устойчивые к полеганию и ломкости стеблей, с быстрым высыханием зерна гибриды, созревающие за 77 – 84 дня (Вербицкая, 1983). Даже при оптимальных условиях для роста и развития растений в кукурузном поясе США, разрабатываются программы, в частности, селекционной фирмой “Нортрап Кинг“, включающие элементы энергосберегающих технологий: посев на необработанных землях, без использования минеральных удобрений и пестицидов, ранний посев холодостойкими гибридами с вегетационным периодом 85 – 105 дней (Бабич, 1986). Предложенный ею новый карликовый гибрид кукурузы, созревает за 70 – 75 дней с урожайностью на 20- 25% выше, чем у высокорослых гибридов.

Усилиями отечественных селекционеров создан ряд скороспелых гибридов не уступающих зарубежным; районированный в Ленинградской области гибрид Коллективный 100 СВ дал в 1986 г. урожай зеленой массы более 400 ц/га, а в 1988 г. - равный с гибридом Пионер 3969 урожай (Ролев, 1988).

Анализ ряда биологических аспектов проблемы селекции на скороспелость показал (Образцов, 1983), что идеальный морфофизиологический тип растений, отличающийся высокой потенциальной продуктивностью и скороспелостью, должен формировать большое число листьев на стебле и, вследствие высокой скорости их образования, быстро переходить к цветению. Однако создание растений такого типа чрезвычайно сложно из-за необходимости преодоления отрицательной корреляции между скороспелостью и продуктивностью – основной трудности в селекции на скороспелость, связанной с сокращением числа листьев и накоплением продуктов фотосинтеза. Против тенденции снижения биологического потенциала урожая, связанного с раннеспелостью, используют селекцию идиотипов, отличающихся высокой интенсивностью морфогенеза, образования листьев, формирования цветочных бугорков на початке и высокой скоростью накопления органических веществ в зерне за единицу времени (Fuchs 1977; Albergoni et al., 1983).

По данным канадских исследователей (Menkiz, Larter, 1985) каждый день задержки посева кукурузы сопряжен с недобором 63 кг/га урожая зерна, поэтому можно вполне согласиться с результатами последних обобщений (Giauffret, Deritux, 1991) о том, что в условиях севера Европы толерантность к низким температурам на начальных этапах роста является необходимым условием формирования высокого урожая. Опыт возде-

ливания среднеранних сортов при густотах, обеспечивающих оптимальную площадь листьев показал, что они образуют больше сухого вещества на единицу площади в северных районах, а среднепоздние – в южных, где период фотосинтетической деятельности и накопление сухого вещества продолжительнее (Балюра, 1963). При этом одним из основных факторов влияющих на величину и качество урожая является скорость прироста сухого вещества растений; у очень скороспелых форм она максимальна, у позднеспелых – минимальна, урожай биомассы – наоборот (Hertel, 1986). Аналогичные данные получены в отношении прироста сухого вещества зерна (Dezzavani, 1986); масса зерновки в течение линейного периода её роста возрастала пропорционально температуре (от 10 до 25° С) на 0,3 мг / сутки / 1°С (Tollenaar, Bruuslema, 1988).

Учитывая, что в зонах с коротким безморозным периодом одной из важнейших становится проблема селекции на толерантность к пониженным температурам, перечень селекционных процедур должен включать: оценку скорости прорастания, начального роста, листообразования, степень развития хлороза и др. (Nishiyama, Mukede, 1981; Miedeme, 1982; Гончар и др., 1983; Мустяца и др., 1990). Отбор на указанные показатели эффективен и в связи с устойчивостью кукурузы к шведским мухам, поскольку темпы роста листьев (особенно 3 – 6-го) в значительной мере определяют вынос личинок из зоны апекса побега и уровень вредоносности (Шапиро, 1985).

Известно также, что отбор на высокую интенсивность фотосинтеза привел к увеличению устойчивости к прикорневому полеганию и ломкости стеблей при одновременном уменьшении высоты растений и заложения початка, на низкую эффективность фотосинтеза - к увеличению продолжительности периода всходы – цветение (Crosbie, Pearce, 1982). Проведенная вскоре оценка трех возможных путей увеличения урожая с.х. культур показала: 1) достижимость увеличения количества поглощенной солнечной энергии посевами в течение вегетации путем сокращения периода разворачивания площади листьев; 2) отсутствие реальных успехов на пути повышения эффективности превращения световой энергии в биомассу; 3) реальность большего оттока ассимилятов в хозяйственно-ценные органы, рассматриваемого сейчас в качестве главного направления в селекции (Gifford et al., 1984).

Обнаружение мутантов с пониженным содержанием лигнина в зеленой массе кукурузы положило начало развитию нового направления – селекции на улучшение качества листостебельной массы. В связи с этим требовалось установить характер передачи донорами пониженного содержания лигнина и устойчивости против болезней и вредителей для уменьшения возможного вредного эффекта генов *bm* на важные в агрономическом отношении свойства, как это отмечено ранее при использовании *O*₂ и *F1*₂ в селекции на качество зерна. Исследование мутантов (*bm*₁, *bm*₂, *bm*₃, *bm*₄) выяви-

ло их иммуногенетическую неоднородность к основным фитопатогенам (табл. 45). Так, bm_2 мутант восприимчив к пузырчатой, bm_2 (Мо 576) – к пыльной, bm_1 (К 134) – к фузариозной и угольной стеблевым гнилям, а bm_4 , bm_3 – наиболее устойчивы к ним (Ключко и др., 1977; Иващенко и др., 1981). Сходные данные об устойчивости получены при переводе на генетическую основу мутаций bm_1 - bm_4 различных наборов самоопыленных линий (Сметанко, 1978; Ключко и др., 1981).

Изучение характера наследования устойчивости к стеблевым гнилям низколигниновых аналогов показало, что она определяется исходным уровнем поражаемости конкретного донора и реципиента, с тенденцией снижения устойчивости аналогов в процессе беккроссирования недостаточно устойчивым донором. Согласно нашим данным, наиболее сильно снижалась прочность стеблей при переводе линий и сортов на генетическую основу мутаций bm_1 , по результатам исследований других авторов (Nicholson et al., 1976; Zuber et al., 1977) – на основу bm_3 .

Таблица 45. Реакция мутантов с коричневой жилкой листа на поражение возбудителями фузариозной стеблевой гнили (1975-1976 гг.)

Гомозиготные линии, переведенные на основу bm_1 - bm_4									
bm_1	bm_1	bm_1	bm_2	bm_2	bm_2	bm_2	bm_3	bm_3	bm_4
		К-134		Мо576		К175	Мо 3		
В	В	В	УУ	УУ	УВ	УВ	УВ	УУ	У

Примечание: У – устойчивость, УУ – умеренная устойчивость, УВ – умеренная восприимчивость, В – восприимчивость

Дальнейшими исследованиями (Nesticky, Huska, 1985) показана возможность повышения устойчивости к ломкости стеблей при использовании гена bm_3 . Имеющиеся различия объяснимы как вследствие использования реципиентов разного уровня устойчивости к гнили, так и видовым составом возбудителей, различающихся способностью к разложению лигнина. Например, превалярующий на юге Украины вид *F. moniliforme Sheld var. lactis* (Иващенко, 1970) является, по данным Фишера (Fisher, 1953, цит. по Tapp, 1975), наиболее активным разрушителем лигнина.

Возрастание восприимчивости к болезням и вредителям при введении мутантных генов в генотип ряда самоопыленных линий и гибридов отмечалось в отечественной и зарубежной литературе. Так, опейковые формы склонны более сильно поражаться пыльной (Можара, Романченко, 1979) и пузырчатой головней (Галеев, Таова, 1976), болезнями початков (Sivasankar et al., 1975; Галеев, Таова, 1976), стеблевыми гнилями (Kovacs, 1973).

Линии и гибриды переведенные на генетическую основу lg_1 , lg_2 , lg_3 значительно сильнее поражаются пузырчатой головней (Piovarci, Vidovic, 1975; Фрунзе, 1981). В тоже время карликовый гибрид на основе br отличал-

ся большей устойчивостью к ломкости стеблей (Солоненко, 1981). Нашими исследованиями установлено (Иващенко, и др. 1981), что при передаче генов, контролирующих синтез лигнина и образование лигулы (bm_2 , lg_1 , lg_2) повышается восприимчивость к пыльной и пузырчатой головне; синтез лигнина (O_2 , fl_2) – к фузариозу початков, северному гельминтоспориозу и, нередко, стеблевым гнилям; генную мужскую стерильность (ms_1 , ms_2 , ms_{10}) – к снижению повреждаемости кукурузным мотыльком и изменению устойчивости к пузырчатой головне и стеблевым гнилям. Таким образом, широкое использование спонтанных мутаций в различных селекционных программах показало необходимость предварительного изучения иммунологами селекционных учреждений их комбинационной способности по устойчивости к наиболее вредоносным болезням.

Устойчивость (выносливость) к абиотическим факторам

Развитие методов агрометеорологических прогнозов урожая сельскохозяйственных культур показало, что в основу прогностических расчетов величины урожая положены количественные зависимости от уровня трех факторов, которые в конкретной почвенно-климатической зоне лимитируют урожай. Так, в степной зоне это показатели влагообеспеченности или запасы влаги; в условиях достаточной влагообеспеченности (северные районы) в качестве предиктора выступает температура. На примере кукурузы было показано, что наибольший прирост растительной массы обеспечивает солнечная радиация более 0.6 кал/см^2 , влажность – на уровне полевой влагоемкости, температура – в пределах $21-27^\circ\text{C}$, и при снижении температуры прирост биомассы уменьшается (Чирков, 1970). Различная требовательность к теплу существенна только в период всходы – появление метелок и определяются сортовыми различиями по числу листьев, причем для появления очередного листа скороспелым и позднеспелым сортам требуется одинаковое время (Балюра, Щагина, 1968). Поскольку время прохождения клеточного цикла обусловлено генетически и достаточно постоянно, повышение продуктивности при лимите тепловой энергии возможно либо в результате повышения стабильности работы фотосинтетического аппарата в варьирующих условиях среды, либо при усилении аттрагирующей способности меристем. Поскольку митотическая активность исходных форм как фактор отбора в селекции исключается, необходимы другие подходы, в частности, подбор пар для скрещиваний на основе детального изучения их онтогенеза в различных условиях, то есть нормы реакции (Батыгин, 1986). К наиболее важным из них следует отнести генотипическую изменчивость реакций проростков на температуру (Giauffret, Derieux, 1991) и длину дня (Балюра, 1967).

Выявлено по меньшей мере 7 фотопериодических групп растений и роль этого явления в экологии определяется его прикладным значением, в частности, сведения о фотопериодизме приобретают все большее значение

для селекции, велико их потенциальное значение в защите растений от вредителей (Аксенова и др. 1973). Этот вопрос является предметом многочисленных исследований на международном уровне. Так, установлено (Lomberg, Vig, 1986), что удлинение фотосинтеза с 10 до 24 часов, на 10 – 15% повышало количество цветков в початке, а температуры с 18 до 28 ° С - на две недели сокращало период формирования початка, но количество цветков в початке уменьшалось на 30%, содержание сухого вещества в 2 раза увеличивалось, а высота стебля и количество листьев возрастали на 30 и 25% соответственно. Показано также (Tollenaar, Hunter, 1983), что температура влияет на число листьев в период формирования 5-6 го листа, а длина дня – от 4 до 7 листьев, причем повышение температуры и длины дня в эти периоды увеличивает конечное число листьев (эффекты этих факторов суммируются). Несколько ранее (Stevensen, Goodman, 1974) показали, что при пониженных температурах метелки могут формироваться на более ранней стадии развития проростков. Особую значимость проблема адаптации кукурузы приобретает на северо-западе России, где рост и развитие кукурузы проходят в условиях короткого безморозного периода и длинного дня, что требует создания адаптированного исходного материала.

Холодостойкость семян F1 простого гибрид (скорее – холодовыносливость, примеч. авт.), как показано Халгасон (1953), (цит. по: Югенхеймер, 1979, была тесно связана со средней холодостойкостью родительских инбредных линий, что определяет выбор в качестве материнской формы простого гибрида, полученный от скрещивания двух холодостойких линий. О важной роли материнской формы свидетельствуют следующие коэффициенты корреляции: между густотой стояния простого гибрида и материнской формы $r = +0.49$; между густотой стояния двойного гибрида и его материнских инбредных линий $r = +0.69$ (Ринке, 1953). В обзоре опытов по проращиванию семян при низких температурах автор подчеркивал высокую всхожесть инбредных линий A21 и A34, в то время как линии A95 и A109 отличались низкой всхожестью.

Необходимо отметить 2 аспекта использования свойства холодостойкости: 1. - расширение ареала возделывания кукурузы (т.н. «осеверение»); 2. - ускорение вызревания в конкретной агроклиматической зоне.

Исследования по первому направлению направлены преимущественно на улучшение природы устойчивости путем отбора линий по признакам холодо – и болезнестойкости. Так, наряду с признанием исследователями множества переменных, влияющих на холодостойкость (условия окружающей среды, механические повреждения, различия по группам спелости, повреждение заморозками), есть доказательства особой важности почвенных плесневых грибов рода *Pythium* и пример эффективности предложенного Р. Хоппом (1956) метода оценки, получившего название рулонного, который нашел применение при испытании фунгицидов, генетической устойчивости

инбредных линий, адекватности промышленного протравливания семян и ухудшения качеств семян при старении.

В рамках второго направления следует отметить возможность отбора хороших холодостойких линий в пределах приспособленных популяций, не используя для этого неадаптированные раннеспелые генотипы (Мок, Эберхарт, 1972); перспективным оказался способ отбора на ускоренное высыхание зерна в початках, связанное с разрыхлением оберток и ускоренной отдачей влаги зерном (Тройер, Амброз, 1971). Приемлемый уровень наследуемости признака скорости отдачи влаги зерном активно используется при интеграции в F1 родителей из разных групп спелости, причем материнской формой является значительно более позднеспелая (и более продуктивная) форма.

Менее разработанным является третье направление, в котором используются явление фотопериодизма, точнее осуществляется отбор фотопериодически нейтральных линий в зонах с коротким безморозным периодом.

Создание таких форм позволяет реализовать преимущества более ранних сроков сева. Как отмечает J. Pendleton (1968) при ранних сроках сева растения прикрепление початка ниже, выше устойчивость к полеганию опыление до наступления засушливых дней конца лета, опыление и налив зерна в течение длинных световых дней; отмечается меньшее испарение почвенной влаги вследствие раннего затенения почвы, более сухие семена и возможность более ранней уборки.

Холодостойкость как способность линий кукурузы к нормальному росту при относительно низких температурах в холодных и сырых почвах — одно из важнейших свойств, обеспечивающих формирование заданной густоты стояния растений и реализации продуктивности гибрида в зонах с ограниченными тепловыми ресурсами или возвратами весенних похолоданий. Как отмечает Р. Югенхеймер (1979) «В отсутствие возбудителей гнили семян подобную способность можно назвать весенней холодостойкостью. Наличие таких же свойств у растений в присутствии почвенных патогенов фактически можно считать болезнеустойчивостью, но это состояние часто неотличимо от холодостойкости».

Нам представляется (Иващенко, 1992), что различия между холодостойкостью и болезнеустойчивостью у линий выявляются при посеве протравленными семенами в сравнении с непротравленным контролем. Наиболее высокие показатели полевой всхожести и темпов первоначального роста линии при протравливании и без него характеризуют проявление обоих признаков. Об этом свидетельствуют результаты работ, проводимых ранее во ВНИИ кукурузы (Ивахненко, 1976). Многолетний отбор образцов рабочих коллекций на холодостойкость, высеваемых без протравливания в условиях Западной Сибири был в программах селекции ТОС «Север» результативным (Ильин, 1990).

Жаро- и засухоустойчивость – свойства, определяющие нормальный рост и развитие в послевсходовый период. Высокая температура и низкая относительная влажность воздуха могут вызвать отмирание листьев и метелок и сказаться на урожайности. Инбредные линии сильно различаются по устойчивости к жаре и засухе, эта устойчивость наследуется. Путем раннего посева можно уменьшить вредные последствия стрессов, но наиболее надежным средством является выведение и использование устойчивых линий. Это показано на примере простых гибридов, созданных с участием 10 инбредных линий, различающихся по устойчивости к ожогу листьев (Jugenheimer, 1939). Установлено также (Jensen, Williams, 1972), что наиболее важными характеристиками для отбора являются степень ожога листьев и задержки появления рылец, по которым выявлены высоко достоверные различия у линий и гибридов.

В районах с частыми периодами жары и засухи необходимы линии, отличающиеся сильной изменчивостью сроков появления рылец и метелок у отдельных растений. Опыты показали, что у большинства гибридов опыление завершается в течение более короткого периода, чем у адаптированных свободноопыляющихся сортов. В жарких и засушливых условиях широко практикуется посев смеси двух или более желательных гибридов или сортов, различающихся по срокам созревания (Jugenheimer et al., 1940).

В процессе широкого экологического изучения самоопыленных линий мы пришли к заключению, что анализ развития сопряженных болезней был бы неполным без учета реакций генотипа на абиотический стресс или в сравнении с биотическим. Показано (Удовенко, 1980), что устойчивые и неустойчивые к стрессу формы растений различаются не типом и характером физиологических реакций на него, а скоростью и амплитудой вызванных стрессом метаболических отклонений от нормы. Рассматривая в этой связи бесплодие растений как “ неспецифический ответ на любой вид стресса ” (Селье, 1960), необходимо подчеркнуть его четкое генетическое происхождение на “стресс нагруженном” фоне. Так, массовое бесплодие растений от повреждения тлями на фоне хорошей обеспеченности влагой было свойственно линиям Чк 3, Чк 112, Чк 10/86, ЮВ 98, ЮВ 106, ЮВ 126, Ом 105, Ом 183, Ом 292; в отсутствии тли, но развитии засухи сходное бесплодие характерно для линий Бг 104, Ма 21/85, Чк 42, Чк 90, ЧК 984, W 629 А. И только одна инбредная линия (Чк 52) имела сходное фенотипическое проявление – бесплодие на фоне био – и абиотического стрессов.

Уровень метаболических отклонений от нормы определяется, на наш взгляд и взаимодействием абиотического и биотического стрессов, ускоряющих темпы старения, особенно недостаточно устойчивых к стеблевым гнилям гибридов (Ивашенко, 1981). Аналогичный подход к проблеме устойчивости к патогенам с эколого-генетических позиций обсуждается и другими авторами (Балашова, 1987; Балашова и др., 1988).

Понятие о сортовом идеале было введено Н.И. Вавиловым в 1935 г. За прошедший период многими исследователями разработаны методология и методики создания идеальной модели сортов и гибридов сельскохозяйственных культур. Первая селекционная модель продуктивной гибридной кукурузы для возделывания на силос в северных областях СССР включала и важные для зон семеноводства признаки устойчивости к стеблевым гнилям и паразитарной ломкости стеблей (Галеев, Сотченко, 1979). Однако широкое эколого-генетическое изучение генофонда кукурузы, в том числе по устойчивости к вредным организмам, было проведено в 80-е годы в рамках творческого объединения селекционеров «Север», когда под руководством академика ВАСХНИЛ Г.С. Галеева на Кубанской опытной станции ВИР и в других научно-исследовательских учреждениях СССР был получен ряд высокопродуктивных, скороспелых гибридов кукурузы, обеспечивших расширение ареала возделывания этой культуры на север и восток страны.

Селекционная модель скороспелого гибрида силосного типа. Особую значимость проблема адаптации кукурузы приобретает на северо-западе России, в частности, в Ленинградской и Калининградской областях, характеризующихся длиной дня в июне-июле 19 и 18 часов соответственно.

Основным путем решения этой проблемы является создание ультраранних, холодостойких гибридов, успевающих в большинстве лет отцвести и, до перехода среднесуточных температур через 10-градусную отметку, сформировать зерно молочной, молочно-восковой спелости. Отбор таких гибридов и их родительских форм осуществлялся в рамках широкого экологического изучения, проводимого учреждениями-соисполнителями ТОС "Север". По результатам 8-летнего изучения экологических сортоиспытаний в пригородном сельскохозяйственном регионе (г. Пушкин), в 1986, 1988, 1989 и 1991 годах сложились благоприятные условия для роста и развития гибридов Коллективный 100 (районирован с 1988 г. по Ленинградской обл.), Коллективный 95 и Нордика. Они образовали зерно молочно-восковой спелости благодаря накоплению за июнь-август эффективных температур 580, 650 и 680°C соответственно (табл. 46).

Анализ данных показывает возможность достижения гибридами фазы цветения при разной сумме эффективных температур (330-500°C), и с проявлением различий в интенсивности роста и развития растений (габитус - от 30 до 250 см высоты). При температурах от 13,2 до 15,3°C ростовые процессы были подавлены, продолжительность периода всходы-цветение составила 91 день и сформировались гибриды карликового и полукарликового типа (1987 г.). Напротив, в 1990 г. при 15-17,2°C и практической той же сумме эффективных температур (367°C), продолжительность периода всходы-цветение сократилась до 68 дней, а высота растений возросла до 190- 240 см.

Таблица 46. Особенности роста и развития скороспелых гибридов кукурузы в Ленинградской области (сроки сева: 18.05 – 1.06)

Годы	Всходы - цветение, дней	Сумма эффективных температур за период:		Фаза развития растения и зерна* на 10-15.09	Высота растений, см
		всходы - цветение	1.0610.09		
1984	76	326	525	нмс-мс	60–150
1985	78	364	504	цм-нмс	70–150
1986	76	412	582	мс-вс	130–220
1987	91	355	396	цм-нмс	30–70
1988	60	502	685	мс-мвс	150–250
1989	68	499	728	мс-вс	180–220
1990	68	367	457	цм-нмс	190–240
1991	59	476	579	нмс-мс	175–215

Прим.: цм – цветение метелок, нмс – начало молочной спелости зерна, мс – молочная, мвс – молочно-восковая, вс – восковая спелость зерна;

* – дата перехода температур ниже 10° С

Только при 15,5–18,5°С скороспелые гибриды достигают на длинном дне высоты 220–250 см, формируя в наиболее благоприятные годы (1988, 1989 гг.) зерно молочно-восковой и восковой спелости, то есть силос требуемого качества.

Программа селекции ультраранней кукурузы для условий северо-западного региона (Калининградская, Ленинградская, Новгородская, Псковская) и Омской области предполагает обстоятельное изучение экологических особенностей зоны предполагаемого районирования и адаптивных возможностей исходного материала в селекции, изучаемого в этих зонах и отбираемого для них.

Цель селекции, сформулированная ранее на 1991–2000 гг. не потеряла актуальности и сегодня, она включала: создание гибридной кукурузы (F1), вызревающей до восковой или молочно-восковой спелости зерна с урожайностью 70–75 ц/га в зонах с коротким безморозным периодом (на широте 54–56° с.ш.) и суммой эффективных температур менее 800°С после появления всходов. Многолетнее сравнительное изучение идентичного, коллекционного и гибридного материала на коротком (Краснодарский край) дне и длинном (Ленинградская область) в период с 1984 по 1991 гг., анализ взаимосвязей и данных литературы позволил (Ивашенко, 1992) предложить для целенаправленной селекции модель гибрида с нижеследующими характеристиками:

- способность к прорастанию при температуре 7–8°С и высокими температурами начального роста при 9–12°С;
- высокое отношение скорости роста при низкой и оптимальной температуре и устойчивость листьев к низкотемпературным повреждениям в период кратковременного снижения температуры ниже 12°С;

– способность при температуре 13-15°C не только к удовлетворительному листообразованию в ранней фазе (3-5 листьев), но и к наливу зерна на завершающих этапах органогенеза початка;

– высокая скорость морфогенеза с одновременным накоплением большой биомассы, в отличие от ультраранних сортов типа Московка, Белоярое пшено, не накапливающих достаточной биомассы в зонах с длинным днем (17–19 час.);

– цветение початков и восковая спелость зерна должны наступать на 5 – 10 дней раньше, чем у районированных ранее скороспелых гибридов группы Нордика или Коллективный 95;

– достигать молочно-восковой, восковой или полной спелости зерна (в зависимости от года) при сумме эффективных температур 700, 800 и 850°C соответственно за 100, 90 и 80 дней после появления всходов;

– одновременное цветение мужских и женских соцветий, высокая пыльцеобразовательная способность и продолжительное цветение метелки, обеспечивающих нормальное оплодотворение в условиях частого выпадания осадков;

– склонность к двухпочатковости и устойчивость к загущению, обуславливающие ежегодное образование початков при густоте стояния 80–100 тыс./га растений и ширине междурядий 70 и 50 см соответственно;

– родительские формы и гибрид F1 должны быть фотопериодически нейтральны и, в годы с температурой июня-июля в пределах 17 – 20°C и длиной дня 17-19 часов, зацветать при равной или меньшей сумме эффективных температур, чем на коротком дне;

– плотный, хорошо выполненный початок с короткой ножкой, небольшим числом оберток, превышающих длину початка на 3 – 7 см; при созревании поникающей, с быстро разрыхляющимися обертками;

– устойчивость гибрида в зоне районирования к прикорневому полеганию, северному гельминтоспориозу листьев и шведским мухам;

– устойчивость материнской формы в зоне ведения семеноводства гибрида к прикорневому полеганию, болезням листьев, головным грибам, фузариозу и бели початков, кукурузному мотыльку, шведским мухам; для отцовской формы гибрида достаточен средний уровень устойчивости к стеблевым гнилям, но более короткий период – “цветение-созревание”.

Таким образом, возможности значительного улучшения качества силоса и объемов его заготовок за счет создания ультраранних и раннеспелых гибридов определяются тем, будут ли созданы ультраскороспелые и скороспелые линии и гибриды на их основе, образующие зерно восковой и молочно-восковой спелости там, где раньше рост растений прекращался до или в период цветения. Задача определяется необходимостью интеграции в генотипе гибрида линий, несущих факторы устойчивости к шведским мухам и северному гельминтоспориозу (для зон с коротким и безморозным периодом), головным грибам, болезням початков и стеблей, кукурузному мо-

тыльку и хлопковой совке (для зон сосредоточения семеноводства). Иными словами, селекция на скороспелость как бы объединяет круг проблем по созданию гибридов зернового и силосного типов, что предполагает высокую пластичность родительских форм, устойчивость к высоко и низко температурным стрессам, нейтральную фотопериодичность, продуктивность и устойчивость к широкому спектру экологических популяций вредных организмов. При этом различная природа факторов и их вкладов в проявлении скороспелости в зонах семеноводства и районирования предполагает более четкое разделение задачи идентификации генотипов в рамках программы экологической селекции.

Становилось реальным расширение в 90-е годы зоны районирования гибрида Коллективный 100 СВ, давшего в совхозе “ Ленинец ” (ПО Гатчинское) 350-400 ц/га силосной массы, что на 100-150 ц/га выше урожайности возделываемых здесь сортов и гибридов в X-XI пятилетках. После ослабление в 90-е годы работ по проблеме расширения ареала кукурузы в Северо-Западном и других регионах, интерес к этой культуре в XXI веке вновь возрастает.

Так, если за период с 1940 по 2013 годы коллективом отдела селекции кукурузы Краснодарского НИИСХ им. П.П. Лукьяненко – одного из ведущих учреждений России в области селекции и семеноводства – создано и передано в Государственное испытание более 140 гибридов, из них 88 гибридов были внесены в разные годы в Госреестр селекционных достижений России, то на 2008 г. лишь по программе селекции гибридов на зерно – силосного направления– было районировано 40 гибридов, в том числе 10 раннеспелых, 8 среднеранних.

Главной задачей коллектива отдела селекции и семеноводства кукурузы является создание высокопродуктивных, устойчивых к болезням и вредителям гибридов кукурузы от раннеспелых (ФАО 100) до позднеспелых (ФАО 600), для всех почвенно-климатических зон страны. Среди них скороспелый двойной гибриды РОСС 195 МВ, районированный на 2013 г. и РОСС 199 МВ, районированный ранее в различных регионах России на зерно и силос (knish@knish.ru), Краснодарский сахарный 250 СВ, Краснодарский лопающийся 400, Краснодарский высокомасличный 208 МВ и др. (Супрунов, 2008).

Гибриды кукурузы, созданные в отделе, широко используются для посева на зерно и на силос в Краснодарском крае и в 10 регионах Российской Федерации, где возможно возделывание кукурузы.

Успешно осуществляется селекция во Всероссийском НИИ кукурузы, где за 25 лет работы создано и районировано в разные годы в регионах Российской Федерации более 60 гибридов различных групп спелости (ФАО 150-500). В Госреестр селекционных достижений, допущенных к использованию с 2012 г., внесено 50 гибридов селекции института и совместной селекции с отечественными и зарубежными партнерами. Созданные институтом ранне-

спелые гибриды Машук 150 МВ, Катерина СВ, К 180 СВ, Машук 170 МВ, Машук 175 МВ, Машук 180 МВ, среднеранние Ньютон и Машук 250 СВ внедрены в производство и пользуются большим спросом.

Отраслевая целевая программа «Производство и переработка зерна кукурузы в Российской Федерации на 2013-2015 годы» призвана стать одним из инструментов планирования деятельности Минсельхоза России, субъектов Российской Федерации и землепользователей для реализации государственной политики и достижения стратегической цели устойчивого развития зернового подкомплекса, как составной части АПК России.

Целью программы является устойчивое развитие производства и переработки конкурентоспособного зерна кукурузы.

Для достижения поставленной цели необходимо решить задачи по увеличению объемов производства зерна, конкурентоспособных семян гибридов кукурузы отечественной селекции и переработки зерна кукурузы.

Государственная поддержка намечаемых программных мероприятий обеспечит снижение уровня импортной зависимости с целью обеспечения потребности животноводства в кормовом белке и в сырье для пищевой и перерабатывающей промышленности.

В этой связи необходимо отметить из года в год расширяющийся ареал и урожайность гибридов НПО «КОС – МАИС», представленных ФАО 100-400 и допущенных к использованию в различных регионах: от Северо-Кавказского до Северо-Западного, и от Беларуси до Западной Сибири. В их числе Кубанский 101 СВ – самый раннеспелый гибрид в России, Обский 140 СВ, допущенный к использованию в Северо-Западном, Центральном, Волго-Вятском, Центрально-Черноземном, Средневолжском, Уральском и Западно-Сибирском регионах и ряд других гибридов зернового, силосного и пищевого направлений, характеризующихся холодостойкостью, выносливостью к засухе и экологической пластичностью, достаточным уровнем устойчивости к вредным организмам (<http://kosmais.narod.ru>).

Серьезную конкуренцию отечественным производителям семян кукурузы составляет фирма KWS – одна из ведущих в мире фирм по селекции и производству семян, успешно работающая на российском рынке. Каталог её сортов и гибридов на 2013 г. содержит 21 гибрид (ФАО 179-410), 16 из которых с признаком "Stay green", то есть созревают при зеленом стебле и листьях, обладают комплексной устойчивостью к болезням, а 13 из 21 – характеризуются устойчивостью к засухе. В группе ФАО 170 гибрид универсального назначения Корифей (до 82 ц/га зерна) имеет раннее цветение и рекомендован в 2012 г. для Северо-Западного и Центрально-Черноземного регионов.

Анализ ряда направлений селекции важен и в связи с изменением фитосанитарной ситуации в агроценозах (табл. 48).

Таблица 48. Направления селекции кукурузы во второй половине XX века и тенденции изменения фитосанитарной ситуации в агроценозах

Направления селекции кукурузы на генетерозис.	Изменение биологических характеристик растений, их архитектоники в посеве, влажности под листовым пологом.	Некоторые результаты и следствия иненсификации.
Селекция на продуктивность, адаптивность, скороспелость, качество продукции.	Рост урожайности кукурузы обусловлен увеличением числа и длины початков, количества и массы зерен с 1 растения, продолжительности налива зерна и жизни листьев, увеличением интенсивности оттока метаболитов в початок, ростом густоты стояния и массы стебля, фотосинтетической поверхности и т.д. (Югенхеймер, 1979; Duvick, 1986; Derieux et al., 1986).	Рост урожайности на 20-30% (преимущественно за счет увеличению доли зерна в общей биомассе растения), повышение влажности в посеве и условий для репродукции патогенов.
Создание гибридов для интенсивных технологий возделывания (загущение, обеспечение NPK, контроль вредной биоты).	Обеспечило формирование большего объема генеративных органов, продолжительное функционирование листьев и стеблей. После цветения резко возросла потребность синхронно развивающихся растений в элементах питания для реализации потенциала продуктивности, что способствовало усилению конкурентных отношений в посеве и подверженности растений стрессорам экзогенной и эндогенной природы.	Проявление фузариозной и угольной стеблевых гнилей, вызвавших обширные эпифитотии (1969 и 1971 гг. на юге Украины), в Краснодарском крае и Западной Европе (Иващенко, 1992).
Селекция на качество зерна и листостебельной массы (перевод на генетическую основу спонтанных мутаций O ₂ , fl ₂ , bm ₃ , Lg ₁ , shu, и др.	Селекция на улучшение питательной ценности зерна считавшаяся чрезвычайно перспективной в решении проблемы кормового белка, переваримости корма для животноводства привела одновременно к улучшению развития фитофагов и ряда фитопатогенов, в частности, к увеличению распространенности болезней початков (преимущественно фузариоза) и снижению посевных качеств семян.	При переносе генов, контролирующих синтез лигнина (bm ₂) и образование лигулы (lg ₁ и lg ₂) возросла восприимчивость к пыльной и пузырчатой головне; синтез лизина (O ₂ и fl ₂), su), накопления сахара в эндосперме – к фузариозу початков; синтез лигнина (bm ₃) – к стеблевым гнилям и ломкости стеблей.
Семеноводство, преимущественно на основе Т и М типов (ЦМС).	Сужение генетического разнообразия цитоплазм.	Эпифитотия расы Т южного гельминтоспориоза, перевод гибридов кукурузы на устойчивые к <i>B. maydis</i> типы цитоплазм.

Анализ данных таблицы 48 приводит к выводу об антропогенном характере трех эпифитотий, приведших к обесцениванию ранее созданных рабочих коллекций линий, в том числе вошедших в районированные гибриды, поскольку многочисленные задачи селекции – на продуктивность и качество, скороспелость и др. решались без сохранения устойчивости к болезням и вредителям, то есть без учета сопряженности с изменением природы растений и характера трофических связей патогенов с питающим растением. В широкой постановке проблемы антропогенная трансформация агроэкосистем и её фитосанитарные последствия рассмотрены в книге В.А. Павлюшина с соавторами (2008).

Глава 7. ФИТОСАНИТАРНЫЕ И ПРОГНОСТИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ ЗАЩИТЫ КУКУРУЗЫ ОТ ВОЗБУДИТЕЛЕЙ ОСНОВНЫХ БОЛЕЗНЕЙ

Агротехника и фитосанитария

Современное сельское хозяйство – это главное биологическое средство, с помощью которого человеческий род как общественный организм использует природные ресурсы для производства пищи, напитков, лекарств, стимуляторов и разнообразного промышленного сырья. Многие классические и академические труды по экологии исключают человека или видят в нем досадный источник неприятностей, нарушений или разрушения, но, обсуждая агроэкологию, мы не можем исключить себя как вид. Сельскохозяйственная экология изучает процессы производства и распределения органического вещества в биологических системах при целенаправленном регулировании взаимоотношений между популяциями и сообществами живых организмов и их средой. Одной из общих характеристик сельскохозяйственных экосистем (агроэкосистем) является их высокая биологическая эффективность и, в то же время, их недостаточная стабильность. Первичная продуктивность в правильно управляемых агроэкосистемах обычно намного выше, чем та, которую природа могла бы создать без вмешательства человека (Бантинг, 1977).

По оценкам экспертов ФАО (Гладков, 2001) численность населения стран – потребителей риса, уже сегодня составляющего значительную часть мирового населения, достигнет в 2050 году 4.5 миллиарда; численность населения стран-потребителей зерновых – 1.5 миллиарда; стран-потребителей клубневых культур и животноводческой продукции – 1.3 миллиарда человек (для каждой группы стран).

Особое значение имеет "зеленая революция". Ее результат – резкое увеличение производства зерновых культур и снижение мировых цен на них,

в первую очередь на пшеницу. Достаточно сказать, что с 1990 по 2003 г. мировое производство пшеницы увеличилось в три раза, а цена ее в реальном выражении упала тоже в три раза. Аналогичный процесс затронул и другие зерновые культуры, такие как рис, кукуруза и др. Это не только увеличило потребление пшеницы, риса, кукурузы непосредственно в пищу, но также значительно расширило кормовую базу животноводства. Отсюда быстрый рост производства продуктов животноводства, прежде всего мяса, и повышение их удельного веса в сельскохозяйственном производстве (тенденция, которую западные ученые окрестили "мясной революцией" (Катыс и др., 2003).

Решение проблемы обеспечения людей продовольствием непосредственно связано с ростом продуктивности сельскохозяйственного производства, его интенсификацией. Вместе с тем, интенсификация и специализация сельскохозяйственного производства привела к ломке многих традиционных методов возделывания сельскохозяйственных культур, что затрудняет проведение важных предупредительных мер борьбы с вредителями, болезнями и сорняками. Так, нарушились многопольные севообороты, повысилась их насыщенность ведущими культурами, наметился переход от многоотраслевых хозяйств к специализированным, имеется тенденция к уменьшению паровой обработки, во многих хозяйствах зяблевая вспашка с оборотом пласта заменена безотвальной обработкой (Фадеев, Новожилов, 1984).

Стратегия фитосанитарной оптимизации растениеводства, интегрирующая опыт использования и анализ эффективности интегрирующей защиты растений на основе детального анализа агробиоценозов (Фадеев, Новожилов, 1984), как и её дальнейшая разработка и развитие в направлении фитосанитарных принципов конструирования саморегулирующихся агроэкосистем и агроландшафтов (Новожилов и др., 1995; Павлюшин, 2011), включает базисные методы агротехнической профилактики и устойчивые сорта, а также химической и биологической защиты на основе объективной оценки уровней экономического ущерба от фитофагов, патогенов и сорных растений.

Новый технологический сдвиг заставляет покупателей со скромным достатком выбирать одно из двух зол - опасность вреда от ядохимикатов при обычном массовом земледелии или неопределенность последствий использования ГМ культур. Состоятельные потребители предпочитают так называемое натуральное земледелие, поставляющее на рынок экологически чистые, обычно сертифицированные продукты, при производстве которых не используются чудеса современной агротехники - ядохимикаты, гормоны, генетическая инженерия и во многих случаях даже минеральные удобрения. Обычно такие продукты в 2-3 раза дороже высокотехнологичных аналогов, но зато лишены, или почти лишены вредных составляющих. В каком-то смысле это шаг назад (или в сторону) в технологическом прогрессе земледелия. Но не исключено, что это не возврат к прошлому, а новый виток разви-

тия, если наука достигнет повышения продуктивности при сохранении экологической чистоты производства, например путем замены химических средств борьбы с вредителями сельского хозяйства биологическими (Амартья Сен, 1998).

В этом ключе оценка состояния и перспектив использования агротехнического и других методов защиты колосовых культур от болезней подтвердила необходимость осмысления фитосанитарного воздействия каждого агроприема и технологии в целом. Я. Ван Дер Планк (1972) указывает, что тактика борьбы с болезнями растений является частью науки о популяции возбудителя. Поэтому агротехнические мероприятия могут быть успешными в борьбе с патогенами лишь тогда, когда результатом их явится снижение численности популяции патогена или задержка последующего его размножения. Для массовой вспышки или, наоборот, депрессии болезни решающее значение в конкретной обстановке могут иметь один агротехнический фактор, популяция возбудителя и растение-хозяин.

Исключительная важность повышения экологической стабильности агроэкосистем на основе оптимального агроклиматического районирования и возделывания устойчивых сортов предполагает определение возможностей саморегуляции их роста и развития, в том числе при развитии патологий различной природы.

Прирост продуктивности агроценоза вследствие оптимизации условий роста и развития растений, служит показателем эффективности интенсивной технологии, успешности трансформации экологических, генотипических и технологических ресурсов в конечный хозяйственный урожай. В результате разделения генетической и хозяйственной компоненты при использовании гибридов с 1930 по 1970 гг. W.A. Russell (1974) пришел к выводу, что 60-80% полученного прироста происходит за счет генетических изменений. К аналогичному заключению пришел D.N. Duvick (1977). Более глубокая ретроспектива показала (Югенхеймер, 1979; Жученко, 1980; Duvick, 1986; Derieux et al., 1986 и др.), что рост урожайности кукурузы в последние 70 лет определяется интенсификацией селекционно-генетических исследований и земледелия, и более 50% этого прироста приходится на долю улучшения генотипа. Согласно экспертным оценкам участников конференции «Технологии защиты кукурузы», урожайность кукурузы в США в последние 50 лет увеличивалась примерно на 1.9 бушелей на акр в год (99.48 кг/га), то есть на 1.5%, при практически равных вкладах в эту величину генетического улучшения кукурузы и совершенствования технологий её выращивания (Elmore, Abendroth, 2008). Поскольку половина вкладов в величину роста урожайности обусловлена достижениями в области традиционной селекции, а половина – совершенствованием технологий возделывания, дальнейшие перспективы роста уходят корнями в агроэкологию и агротехнику (оптимизацию глубины сева, равномерности распределения семян в ряду, площади питания, степени уплотнения и способов укрытия семени, скорости движения посев-

ного агрегата и т.д.), создающих условия для уменьшения средовых воздействий на формирование всходов и снижения конкуренции в посеве (Elmore, Abendroth, 2008).

Таким образом, проведенная учеными разновременная и независимая оценка экспертная оценка позволяет и впредь надеяться на возможность 50%-й реализации агротехнологической компоненты в урожайности кукурузы независимо от способа создания её гибридов (традиционной селекцией или в её генно-модифицированной версии).

Агротехнический метод регулирования численности вредных организмов в агроценозах реализуется как обязательными технологическими приемами различных звеньев системы земледелия, так и дополнительными приемами, выполняющими непосредственно фитосанитарные функции. Перечень этих приемов составляет основу фитосанитарии, они призваны предупреждать поражение (повреждение) здоровых растений и сдерживать распространение вредных организмов в уже поврежденных (пораженных) посевах.

Агротехнический метод рассматривается как комплекс профилактических мероприятий, эффективность которых апробирована мировой исторической практикой становления и развития растениеводства. Стратегия профилактики болезней включает: 1- контроль за семенами культурных растений (фитоэкспертиза семян, уровни допустимой зараженности семян) и сорных (снижение численности); 2 – контроль за растительными остатками (определение минимально допустимого уровня растительных фрагментов, остающихся на поверхности почвы); 3 – контроль за возбудителем в сапрофитной стадии его жизненного цикла - сроки и объемы формирования сумчатых плодоношений, начало рассеивания и объемы первичного инокулюма, инфекционный потенциал возбудителей к периоду наибольшей восприимчивости растений, прогнозирование эпифитотийных ситуаций.

Как нельзя отделить рост и развитие растений от почвы, так и невозможно формировать систему защиты растений без агротехнического метода, включающего мероприятия, направленные на уменьшение возможности попадания возбудителя на растение, предотвращение заражения и на уменьшение предрасположенности растений к болезням. Этому в значительной мере способствует севооборот.

Предшественники. По мнению многих ученых, одним из лучших предшественников кукурузы, возделываемой на зерно, является озимая пшеница. В Саратовской области, по данным А.П. Царева и др. (2000), озимая пшеница по пару как предшественник кукурузы, возделываемой на зерно, занимает третье место после многолетних трав и кукурузы второго года. В Нижнем Поволжье, по данным Г.П. Диканева и др. (1997), озимая пшеница также один из лучших предшественников кукурузы. Лучший предшественник она и в Ростовской области (Ермоленко, 1999). В зоне неустойчивого увлажнения Ставропольского края озимая пшеница по ценности, как пред-

предшественник кукурузы, занимает второе место после гороха (по данным Г.И. Румянцева, 1956-1957 гг.). После озимой пшеницы растения кукурузы выше, накапливают больше сухого вещества и формируют более высокий урожай зерна, в связи с этим озимая пшеница – как предшественник лучше, чем яровой ячмень (Багринцева, 2005).

Накопленный ранее опыт исследований показал, что фузариоз колоса и корневые гнили пшеницы, фузариоз початков и стеблевые гнили кукурузы – группа болезней, взаимосвязанных в севообороте с короткой ротацией или бессменной их культуре общностью видового состава возбудителей, сохраняющихся на послеуборочных остатках (Тупеневич, 1936; Горленко, 1951; Иванченко, 1960; Иващенко, 1977, 1992). В группе культур - накопителей инфекционного начала фузариоза колоса кукуруза занимает особое место; еще в первой половине XX века отмечалась связь в развитии стеблевых гнилей кукурузы и фузариоза колоса пшеницы (Hoffwer et al., 1918). Показано, что из более чем полутора десятков типов стеблевых гнилей кукурузы наибольшую значимость имеет гиббереллезная, возбудитель которой (*F. graminearum*) был основным, наиболее стабильным патогеном второй половины XX века в США (Hooker, White, 1976).

Изучение распространенности *F. graminearum* - возбудителя стеблевой гнили кукурузы - выявило резкий подъем его численности во влажные, прохладные годы: 1977-1979 в Одесской, 1984 и 1989 - в Черкасской области и в 1987-1989 - в Краснодарском крае. Увеличение распространенности гиббереллезной гнили стеблей до 32-42% на Украине и до 38% в Краснодарском крае, надо полагать, не случайно и было обусловлено накоплением источников инфекции в пшенично-кукурузных севооборотах при благоприятных для гриба экологических условиях (Иващенко, 1992).

Так, в Канаде в засушливом 1983 г. отмечено слабое поражение пшеницы фузариозом, однако после кукурузы распространенность болезни была в 6-7 раз сильнее, чем после сои, ячменя или овса (Teich, Nelson, 1984). Даже на территориально соседствующих полях с разными способами обработки почвы поражение колосьев различалось в 4.5 раза (Назаровская, 1997). Кроме того, автором показано, что распространенность и развитие болезни после кукурузы или сорго в 3 раза выше, чем после озимой пшеницы.

В настоящее время определены группы предшественников по их влиянию на развитие фузариоза в Краснодарском крае. В первую группу (наибольшее влияние) входит кукуруза на зерно, вторую (умеренное воздействие) – кукуруза на силос и зеленый корм, озимая пшеница, горох, сахарная свекла, ячмень; третью (слабое влияние) – многолетние бобовые травы, подсолнечник, бахчевые и овощные культуры, картофель и соя. Парам отводится роль улучшателя фитосанитарного состояния почвы (Зазимко, 1991, 1995). В первую группу фузариозоопасных предшественников следует отнести и сорго (Иващенко, Назаровская, 1990; Назаровская, 1997).

Анализ причин развития фузариоза колоса пшеницы и ячменя на востоке и среднем западе США в 1993-1997 гг. позволил также выявить вклад предшествующей культуры в развитие болезни; наибольшее развитие болезни отмечено после кукурузы или пшеницы, наименьшее – после сои. Самая высокая распространенность фузариоза колоса также отмечалась после кукурузы как предшественника, особенно во влажные годы (Dill-Macky, Jones, 1997). Однако следует принимать во внимание, что посев озимой пшеницы после кукурузы снижает развитие корневой гнили в 2 раза (Грисенко, Карпенко, 1978).

Обработка почвы. В трактате «О растениях» Альберт Великий еще в XIII в. писал «Когда то, что находится на поверхности, благодаря весу и просачиванию влаги непрерывно стремится вниз, в недра земли, то почва, лежащая на два-три фута глубже, оказывается более жирной, чем на поверхности. И потому следует нижние слои поднимать выше, а верхний углублять путем вспашки или вскапывания, чтобы сила земли, уравновешенная и объединенная в одну (общую) силу, двигала бы и оплодотворяла корни растений (Агрикультура в памятниках..., 1936).

Зяблевая вспашка, летне-осенняя обработка почвы под посев яровых культур весной следующего года в Восточной Европе применялась ещё в Киевской Руси, где, как предполагают, преобладала система краткосрочных переделов, когда участок земли использовали под посевы до критического падения урожайности из-за истощения почвы, а затем забрасывали на 10-15 лет для «отдыха» (Агрикультура в памятниках..., 1936; Краснов, 1968, 1987). Одно из наиболее значительных событий в развитии европейского земледелия – изобретение и распространение трехполья и севооборотов. Произшедшее увеличение продукции привело к почти десятикратному росту численности населения Европы. Кроме того, трехполье впервые поставило успешность сельского хозяйства в прямую зависимость от интенсивности использования земли. При этом главной составляющей интенсификации было поддержание и увеличение плодородия почвы, её удобрение. Развитие скотоводства, луговодства, травосеяния позволило лучше удобрять почву. С XIV века навоз все чаще становится объектом купли-продажи; постепенно налаживается импорт навоза в деревни из городов. В тех странах, где не происходил переход к более прогрессивным системам земледелия, сельское хозяйство становилось нерентабельным; в результате «высоко экстенсивного» использования деградировали огромные площади земель (Краснов, 1968, 1987).

В России М. В. Ломоносов в работе «О слоях земных» (1763) первым высказал идею значительной роли растений и их остатков в образовании почвы. Только в 1840 г. Юстус Либих выдвинул свою теорию минерального питания (в книге «Химия в приложении к земледелию и физиологии»), что послужило основой возникновения агрохимии. В.В. Докучаев в монографии «Русский чернозём» (1883) впервые рассматривает почву как самостоятель-

ное природное тело, формирующееся под воздействием 5 факторов: живых организмов, свойств породы, рельефа, климата и времени развития.

Истории сельского хозяйства известны технологии, часто определяемые как революционные. Последняя из них, широко применяемая в сельскохозяйственном производстве, включает умеренную вспашку почвы или ее крайнюю форму – нулевую обработку. Как и всякая технология, она имеет недостатки и несет в себе вредные непредвиденные последствия, так как на зерновых культурах может увеличиться популяция вредных видов, сказаться последствие на растение гербицидов, удобрений и других факторов (Hinkle, 1983). Например, при плоскорезной обработке почвы озимая пшеница сильнее поражается корневыми гнилями и фузариозом колоса (Грисенко, 1981). Минимальная обработка почвы, замедляя процесс разложения соломы, удлиняет период выживания в стерне *F. graminearum* в сравнении со вспашкой (Summerell, Burgess, 1988). Глубокая осенняя вспашка с тщательной заделкой растительных остатков снижает поражение сои и злаков фузариозом, кукурузы – красной гнилью початков и розовой плесенью зерновок, риса – фузариозом стеблей (Жуковская, Овчинникова, 1980).

Применение систем земледелия с сохранением на поверхности почвы стерни зерновых предшественников, способствует усилению развития как корневых гнилей (Хруставчук, 1986), так и фузариоза колоса (Зазимко, 1995). Сходные зависимости отмечены при изучении серой пятнистости листьев кукурузы; оставление на поверхности почвы более 35% растительных остатков приводит к развитию болезни независимо от количества осадков (Nazareno et al., 1993). Как показывает опыт Канады, введение консервативной обработки почвы привело к резкому увеличению растительных остатков; наибольшее их количество оставалось после кукурузы в варианте без вспашки и меньше всего – после сои. Установлено (Miller et al., 1998), что зараженность фузариями семян пшеницы, выращиваемой на полях с запахиванием растительных остатков, составило 20%, а без вспашки – 79%.

Показано (Монастырная, Мандрыка, 2002), что при глубокой пахоте с оборотом пласта количество инфицированных растительных остатков в почве на 1 м² снижалось ко времени появления всходов в 15 раз, без оборота пласта – в 10 раз по сравнению с поверхностной обработкой почвы, где сохранялось в среднем 525 остатков растений (в основном стерни – нижней части соломины с остатками корневой системы). Отмечается, что при вспашке плугом в зерне пшеницы накапливается 1.8 мг/кг DON, при обработке почвы культиватором – 3.5, а при прямом посеве по стерне – 6.1 мг/кг (Krebs et al., 2000). Авторы полагают, что отказ от плуга сильно изменяет фитопатологическую и экологическую ситуацию, а это требует изменений в подборе резистентных сортов и системе защиты растений. В этой связи более эффективной считается система биологического земледелия, позволяющая уменьшить уровень развития болезни и накопления DON, чем традиционная система (Birzele et al., 2002).

В настоящее время в рамках сформировавшейся концепции управления растительными остатками рассматриваются и количественные характеристики культур, определяющие содержание углерода в почве, её плодородие. Считается (Одум, 1977), что для поддержания почвенного плодородия в "экологически предусмотрительном земледелии" надо оставлять примерно половину годовой продукции органической массы необранной или возмещать ее в эквивалентном количестве. Надо полагать, что этот принцип является основополагающим при разработке и применении комплекса агротехнических приемов, обеспечивающих высокий уровень реализации продуктивности культивируемых растений.

Напротив, уборка с поля растительных остатков по технологии получения биотоплива приводит к снижению урожайности кукурузы (от 0.07 до 0.08%) на каждый процент уменьшения растительных остатков (Gregg and. Izaurralde., 2010). Установлено, что количество кукурузных остатков, необходимых для поддержания в почве углерода, участвующего в поддержании благоприятными её свойств составляет 5.25-12.5 т/га (или 0.5-1.2 кг/м², прим. авт). Это экологически более значимо для продуктивности таких почв, чем для защиты от водной и ветровой эрозии (Wilhelm, 2007).

Исследования в этом направлении показали, что при запахивании растительных остатков зерновых колосовых их разложение происходит в 1.7-2.6, а кукурузы – в 4.5 раза быстрее, чем на поверхности почвы. Внесение азотного удобрения несколько ускоряет процессы минерализации (Todd et al., 2000). При этом глубокая зяблевая вспашка и заделка растительных остатков уменьшают распространение стеблевых гнилей (Parker, Barrows, 1957; Грисенко, Сиденко, 1967; Czaplinska, 1977; Naylor, Leonard, 1977), тогда как поверхностная обработка увеличивает плотность популяций *Fusarium* и увеличивает опасность развития эпифитотии (Fisch, 1983; Смицкая и др., 1986). Установлены также различия в реакции гибридов на улучшение обеспеченности элементами питания и выявлены наиболее отзывчивые – Машук 170 МВ, Машук 360, МВ, Машук 480 СВ.

Оценка влияния доз азотных удобрений и плотности посева показала, что густоту стояния растений следует рассматривать в качестве важного специфического фактора, определяющего продуктивность посева даже в большей мере, чем количество внесенного азота (Bugobur et al., 1980), и, что не менее важно, одновременно с ростом потенциального урожая возрастает пораженность стеблевыми гнилями и ломкость стеблей (Palaversic et al., 1975). Сходная зависимость отмечена нами на юге Украины в 1981 г. (Иващенко, 1992).

Анализ фитосанитарной обстановки не выявил тенденции к накоплению в почве видов *Fusarium* при бессменном возделывании и разной насыщенности севооборотов кукурузой (Rintelen, 1967; Warren, Kommedahl, 1973; Попов, Беремски, 1980). Отмечен рост урожайности кукурузы после сои, раз-

ложение растительных остатков которой происходит с образованием веществ, стимулирующих рост кукурузы (Williams, Schmittenner, 1963).

Ускоренное прорастание в ризосфере кукурузы телиоспор *U. maydis*, микросклероций *V. dahliae* позволяет использовать её в качестве предшественника под хлопчатник и в повторном (пожнивном) посеве (Stanek, 1963; Уразматов, Рождественский, 1983). В последнем случае – при условии использования устойчивых к головневым грибам гибридов. Положительный в целом опыт исследований отдельных агротехнических приемов выявил и негативное их влияние на фитосанитарную обстановку: повышение доз азота и плотности растений в посеве, бесменная культура, короткий севооборот и нулевая обработка - обуславливают увеличение развития пузырчатой, пыльной головни и стеблевых гнилей (Brefeld, 1895; Борггардт, 1932; Борисенко, 1954; Ивахненко, 1955; Немлиенко, 1957; Левада, 1990 и др.). Дальнейшими исследования подтверждено, что увеличение доз азотных удобрений сопровождается ростом поражения стеблевыми гнилями, а калийных – их уменьшением (Parker, Barrows, 1957; Thayer, Williams, 1960; Kruger, 1970; Siebold, 1974; Sarco et al., 1980; Balaz, Starcevic, 1983 и др.).

Источники инфекции. Анализ отечественной и зарубежной литературы по фузариозу колосовых показал, что кукуруза рассматривается только как субстрат для колонизации грибом, а не в рамках проблемы устойчивости районированных гибридов к стеблевым гнилям, в том числе к гиббереллезной. Если послеуборочные растительные остатки слабо поражаемых гибридов представляют лишь субстрат для последующей колонизации, то у неустойчивых гибридов – до 50-80% остатками пораженных стеблей. Они (в том числе порядка 30% полеглих) имеют к периоду уборки хорошо сформированное конидиальное и даже сумчатое плоноошение.

Значение сумчатой стадии в поддержании необходимого резерва генетической изменчивости экологических популяций *F. graminearum* известно давно, однако лишь в 60-х – 70-х годах было показано, что способностью к образованию перитециев в природе и культуре обладают изоляты группы 2, ответственные за развитие преимущественно стеблевых гнилей, фузариоза початков кукурузы, фузариоза колоса пшеницы и других зерновых (Fransis, 1977). При этом установлено, что на растительных остатках кукурузы гриб образует перитеции и не только сохраняется, но, по-видимому, образует более агрессивные формы (Teich, Nelson, 1984; Wilcoxson et al., 1988).

Время их образования связано со скороспелостью и устойчивостью кукурузы; на раннеспелых и восприимчивых гибридах образование перитециев начинается в сентябре – начале октября, а при раннем эпифитотийном развитии стеблевых гнилей – с конца августа.

Обстоятельные многолетние исследования канадских ученых (Windels, Kommedahl, 1984) показали, что 99% изолятов гриба *F. graminearum* выделенных из пораженных стеблей кукурузы формировали

зрелые перитеции. Выживание гриба в стеблях к весне составило 61, а через год – 31%.

Этими обстоятельствами и определяется тот постоянный интерес к поиску путей подавления источников первичной инфекции в севообороте, поскольку именно продолжительное возделывание восприимчивых сортов и гибридов и оставление растительных остатков на поверхности почвы определяют объем первичного инокулюма для развития эпифитотий фузариозов (Sutton, 1982).

Установлено, что частота встречаемости стеблей с плодоношениями *G. zeae* у устойчивого к стеблевой гнили гибрида Р 3978 в 12 раз ниже, чем у Буковинского 3, восприимчивого к болезни. Зависимость образования телеоморфной стадии гриба от уровня пораженности болезнью выражается уравнением регрессии: $y = 0.516X - 1.42$, $r = 0.977$, т.е. на каждые 10% прироста пораженности гибридов, частота встречаемости сумчатого плодоношения увеличивается на 2.5% (Ивашенко, 1992).

Полученные результаты показывают важность устойчивости гибридов к гиббереллезной гнили не только как фактора уменьшения вредоносности болезни на кукурузе, но и уменьшения источников первичной инфекции для развития фузариоза колоса и других колосовых в севообороте с их чрезмерным насыщением. Столь тесная зависимость образования *G. zeae* от поражаемости районированных гибридов гиббереллезной гнилью определяет необходимость выполнения двух условий: подбора гибридов, устойчивых к стеблевым гнилям (гиббереллезной и фузариозной и др.); своевременной уборки и тщательной заделки растительных остатков кукурузы и сорго как субстрата для дальнейшей осенней колонизации и второй “волны” весеннего формирования перитециев в посевах озимых колосовых и кукурузы. Принимая во внимание эффективность использования в севообороте устойчивых к фузариозу колоса сортов пшеницы, способных уменьшать число генераций *F. graminearum* в сравнении с восприимчивыми сортами, разработку принципов и методы создания сортов пшеницы, устойчивых к болезням (на примере фузариоза колоса), доказана на практике их роль в в фитосанитарной стабилизации агроэкосистем (Аблова и др., 1998; Аблова и др., 2003; Аблова, 2008).

Таким образом, уменьшение потенциала инокулюма и вредоносности *F. graminearum* в зерновом севообороте предполагает использование традиционных агротехнических приемов (заделка растительных остатков, предшественники, бактеризация семян). Весьма эффективным средством уменьшения объемов *G. zeae* в осенний период является возделывание устойчивых гибридов кукурузы и сорго.

Согласно экспериментальным данным, одно лишь запахивание растительных остатков кукурузы приводит к ускорению их минерализации в 1.7-4.5 раза (Todd et al, 2000), снижению распространенности фузариоза колоса - в 4.5 (Назаровская, 1997) и зараженности семян - в 4 раза (Miller et al., 1998),

а выбор предшественника – в 6-7 раз (Teich, Nelson, 1984). В то же время, оставление на поверхности почвы более 35% растительных остатков приводит к усилению развития фузариоза колоса независимо от количества осадков (Fernando et al., 1993). От поверхностных источников инфекции осуществляется независимая от семени колонизация различных органов стареющих растений. Причем оба источника инфекции (семя - растение; растение – растительные остатки) формируют тот инфекционный фон, в условиях которого происходит рост и развитие пшеницы на следующий год.

Рассматривая зерновой севооборот как целостный агробиоценоз и возможность свободного обмена аэрогенной инфекцией конидиального и сумчатого спороношений грибов рода *Fusarium* между его составляющими (ценозами пшеничного, ячменного, кукурузного и др. полей) можно полагать, что ключевая роль в ограничении болезни должна отводиться параллельной селекции на устойчивость к общим возбудителям, а также методам эффективного подавления источников первичной инфекции. В их числе необходимо учитывать не только растительные остатки зерновых колосовых и кукурузы, но также сорго, восприимчивость которого к гиббереллезной стеблевой гнили обуславливает накопление значительных количеств сумчатого плодоношения возбудителя. Из сорных растений – накопителей *G.zeae* следует упомянуть сорго, просо куриное, овсюг южный, костер безостый, а в слабой степени – лопух и подсолнечник (Ивашенко и др., 2004).

Эффективность использования в производстве устойчивых гибридов кукурузы. Оценивая перспективность селекции на групповую и комплексную устойчивость (Ивашенко 1977; Шапиро и др. 1986; Павлюшин В.А., 2011), но нереальность совмещения в одном гибриде устойчивости ко всем болезням с требуемыми хозяйственно-ценными признаками, следует согласиться с тем, что к наиболее вредоносным болезням нужна высокая устойчивость, а к менее вредоносным – умеренная (Hooker, 1973).

Благодаря использованию методов оценки, адекватных проявлениям природы долговременной устойчивости (в том числе и полевой), методов параллельного отбора адаптивных, продуктивных генотипов, вполне реальна возможность достижения достаточного уровня групповой (комплексной) устойчивости уже в процессе создания исходного материала. Сохранение в процессе селекции неспецифической устойчивости кукурузы ко многим патогенам и фитофагам привело к достаточно стабильному проявлению зональной вредоносности головневых грибов, болезней початков и листьев. В значительной мере это облегчало анализ вредоносности возбудителей отдельных болезней и в комплексе с фитофагами, и позволяло избегать ситуаций с завышением суммарной вредоносности. Инфекционно-инвазионные фоны использовались нами для оценки потенциала устойчивости и дифференциации генотипов по уровню ее проявления, а провокационные и естественные – для проявления всех типов устойчивости в условиях зональных технологий возделывания кукурузы.

Для определения величин сохраненного урожая, обусловленного вкладом факторов устойчивости к патогенам и кукурузному мотыльку, расчет недоборов урожая проведен в зависимости от уровня устойчивости гибридов (табл. 49).

Биологическая эффективность возделывания устойчивых гибридов оценивается по величине сохраненного урожая, обусловленной устойчивостью к вредному виду, группе видов или их основному комплексу (комплексная устойчивость). Сравнительная биологическая эффективность оценивается по разности величин урожая, сохраненного комплексно устойчивым и комплексно умеренно-устойчивым гибридом (или стандартом), устойчивость которого хорошо изучена. Рассматривая биологический урожай как сумму величин фактического урожая и недобора от вредных видов при разном уровне устойчивости, можно определить степень реализации потенциала продуктивности.

Таблица 49. Величины недобора урожая у гибридов разного уровня устойчивости к вредным объектам

Уровень* устойчивости	Балл поражения, (повреждения)	Недобор урожая от вредных организмов, %					
		Стеблевые гнили и ломкость	Кукур. мотылек	Пущыч. головня	Пыльная головня	Фузариоз початков**	Комплекс вредных организмов
Устойчив	1	2.6	0.9	0.16	0.5	1.3	5.5
Умеренно-устойчив	3	8.5	4.0	0.6	1.5	2.1	16.7
Умеренно-восприимчив	5	15.0	15.0	3.6	6.0	3.4	43.0
Восприимчив	7	21.0	26.4	8.6	12.0	3.8	71.8
Очень восприимчив	9	> 21.0	> 26.4	> 8.6	> 12.0	> 3.8	> 71.8

*Шкалы пораженности приводятся в соответствующих методических руководствах (список литературы); ** практически устойчив (в связи с повреждаемостью фитофагами)

Так, у устойчивого гибрида сохраняется за счет меньшей (или более слабой) поражаемости на 11.2% больше урожая зерна, чем у умеренно-устойчивого. У умеренно-устойчивого - на 26.3% больше, чем у умеренно-восприимчивого. Экономическое выражение сохраненного урожая зависит от цены на товарное или гибридные зерно. В 2008 г. они составляли 3-6 и 35-80 тыс. рублей за тонну соответственно.

Экономическая эффективность устойчивости наиболее четко прослеживается в годы значительного или эпифитотийного развития болезней. В основном она рассматривается совокупно, вместе с устойчивостью к засухе, выносливостью к похолоданиям, к кислотности или засолению почв и др. неблагоприятным факторам. В целом, оценка вкладов устойчивости в про-

дуктивность сложна и трудоемка, требует закладки многофакторных опытов. Расчет экономической эффективности использования устойчивых гибридов (в сравнении с умеренно-устойчивыми и умеренно-восприимчивыми) проведен с учетом статистических данных о средней урожайности кукурузы на зерно по РФ в 2008 году - 46 ц/га. Сохраненный урожай при возделывании устойчивого гибрида определяется на основе различий в величинах вредоносности болезней (табл. 49). Например, недобор урожая умеренно устойчивого к комплексу вредных видов гибрида составляет 7.7 ц/га, а устойчивого - 2.5 ц/га, то есть сохраненный за счет устойчивости урожай составляет 5.2 ц/га или 2080 руб. при средней цене 4000 рублей за тонну фуражного зерна.

Затраты на защиту растений включали: протравливание семян, внесение гербицида в почву (в смеси с инсектицидом против проволочников) и послеуборочное внесение смеси гербицидов против широкого спектра сорных растений; одну обработку посева инсектицидом против первого поколения кукурузного мотылька. Использовали пестициды, рекомендуемые Государственным каталогом....2008 г. Суммарная стоимость пестицидов составила 1818.6 руб./га, а стоимость сохраненного урожая варьировала от 268 до 6920 руб./га (табл. 50).

Таблица 50. Исходные данные для экономического обоснования использования семян гибридов кукурузы с различной степенью устойчивости к комплексу вредных организмов

Показатели	Единицы измерения	Варианты использования:		
		семян гибрида с комплексной устойчивостью	семян умеренно устойчивого гибрида	семян умеренно восприимчивого гибрида
1	2	3	4	5
I. Затраты на мероприятия фитосанитарного контроля				
1. Семена для посева (25 кг/га)	руб/га посева	1370**	1320*	1000
2. Протравливание семян		100	100	100
3. Применение гербицидов		650	650	650
4. Борьба с кукурузным мотыльком: всего		125	250	250
1-е поколение (трихограмма)		-	125	125
2-е поколение (трихограмма)		125	125	125
Итого затрат		2245	2320	2000
II. Биологи ческий урожай	ц/га	46	46	46

1	2	3	4	5
III. Недобор урожая, всего		2.29	5.15	10.12
в т.ч.: стеблевые гнили, ломкость		1.20	3.91	6.90
кукурузный мотылек		0.414	1.0	1.72
пузырчатая головня		0.074	0.276	1.656
фузариоз початков		0.60	0.966	1.564
IV. Фактический урожай	ц/га	43.712	39.848	34.16
	руб/га	17485	15939	13664

Примечание: стоимость семян устойчивого (**) и умеренно устойчивого (*) гибрида увеличена на 37 и 32% соответственно, что обусловлено их большей экологичностью, большими интеллектуальными и физическими затратами в процессе селекции.

Согласно приведенным в таблице 50 данным, возделывание гибридов, устойчивых и умеренно-устойчивых к комплексу вредных видов обуславливает рентабельность порядка 150 и 100% соответственно. Стоимость сохраненного за счет устойчивости урожая (9.55 и 5.69 ц/га) полностью окупает затраты на защиту растений даже при условии более высокой стоимости семян таких гибридов. Рентабельно также возделывание гибридов с комплексной и групповой устойчивостью к основным болезням.

Таблица 51. Экономическая эффективность использования комплексно устойчивых и комплексно умеренно устойчивых к болезням гибридов кукурузы на Северном Кавказе

Технологическая схема	Изменение затрат на фитосанитарный контроль, руб/га	Изменение урожайности и доходности		Экономический эффект, руб/га	Рентабельность, %
		ц/га	руб/га		
1. Выращивание устойчивого гибрида вместо умеренно устойчивого	- 75	3.86	1546	1621	72.2
2. Выращивание устойчивого гибрида вместо умеренно восприимчивого	+ 245	9.55	3821	3576	154.1
3. Выращивание умеренно устойчивого гибрида вместо умеренно восприимчивого	+ 320	5.69	2275	1955	97.7

Важно отметить, что при более низкой жизненности и урожайности родительских форм гибридов (особенно самоопыленных линий) семеноводческие посевы требуют мер защиты вегетирующих растений от более широкого комплекса вредителей и возбудителей болезней: на юге России это в основном шведские мухи, подгрызающие совки, южный серый долгоносик, кукурузный мотылек, хлопковая совка; в центральной и северо-западной частях РФ возрастает значимость шведских мух и болезней всходов, на Дальнем Востоке – гельминтоспориозов листьев. Формирование высоких посевных качеств семян в большой степени зависит от продолжительности контроля численности кукурузного мотылька и хлопковой совки, вредная деятельность которых обуславливает развитие болезней початков. Согласно данным изучения совместной вредоносности хлопковой совки, кукурузного мотылька и фузариоза початков (Иващенко, Сотченко, 2002) в Ставропольском крае недобирается каждый четвертый-седьмой початок в урожае зерна, не считая ущерба от других болезней и вредителей.

Таким образом, интенсивная защита растений в сочетании с внесением удобрений обеспечивает реализацию потенциала продуктивности, что повышает рентабельность семеноводства за счет большей цены реализации гибридных семян (50-80 тыс. руб./т в 2008 г.). Даже при более низкой стоимости семян (35 тыс. руб./т), увеличении вдвое затрат на защиту растений (до 4490-4640 руб./га) и меньшей урожайности кукурузы на участках гибридизации (например, 23 ц/га), стоимость сохраненного урожая (2.5-5 ц/га) составит 8650-17500 руб./га, что в 1.5-3 раза превышает затраты на семена и защиту посевов от болезней и вредителей. Наиболее полно преимущества групповой и комплексной устойчивости (в том числе экономические для семеноводческих фирм) проявляются в системе семеноводства, что позволяет существенно увеличить долю устойчивых гибридов в структуре посевных площадей и повысить устойчивость агроценозов к биотическим стрессам.

Совершенствование методики сортоиспытания гибридов на устойчивость к паразитарной ломкости стеблей. Независимо от технологии возделывания кукурузы на зерно, ранне- и среднеспелые гибриды, кроме высокой урожайности, должны обладать её стабильностью в экологически контрастные годы. Одним из главных слагающих стабильности является устойчивость к ломкости стебля, вызываемой поражением стеблевыми гнилями и повреждением кукурузным мотыльком.

В практике работы научно-исследовательских учреждений и госсортосети, как правило, основной признак, определяющий преимущества испытываемого гибрида, - урожайность и продолжительность вегетационного периода. Анализ же связи продуктивности и устойчивости к болезням и вредителям не придается должного значения, фактические потери урожая от патогенов не находят отражения в характеристике гибрида при подсчете прибавки урожая к стандарту по критерию НСР при уборке ПСИ, КСИ и

ЭСИ (предварительных, конкурсных и экологических сортоиспытаний соответственно).

Например, результаты двух- и трехлетнего испытания показали, что только в 1980 и 1981 годах уровень проявления болезни был достаточным, чтобы выбраковать восприимчивые гибриды. Однако как двух-, так и трех-летнее испытание не позволяет определить максимальные потери урожая, отмечаемые в эпифитотийном 1981 году, так как величина их в экологически контрастные годы усредняется и часто не выходит за допустимые для умеренно устойчивых гибридов пределы.

По нашим данным, при оценке гибридов в конкурсном испытании НСР₀₅ варьирует в пределах 5 – 8 ц / га, предварительном – 6-10, тогда как потери от ломкости стебля достигают 11 – 40 ц /га, в зависимости от уровня устойчивости стандартов.

Учитывая влияние экологических условий, устойчивость гибридов к стеблевым гнилям, особенно скороспелых и среднеспелых, предложено оценивать не по усредненному многолетнему показателю, а по вредоносности болезни в годы умеренной и сильной эпифитотий, сопоставляя потери от ломкости стебля у стандарта и испытываемого гибрида. По наиболее перспективным гибридам такую работу необходимо проводить (в селекционных учреждениях) при значительно большей, чем принято в каждой зоне, плотности посевов. Это усиливает конкурентные взаимоотношения, предрасположенность растений к поражению возбудителями стеблевых гнилей и проявляет в фенотипе уровень генотипической устойчивости и ломкости стебля даже в годы со слабым развитием болезни. Однако эффективность отбора лучших номеров в основных испытаниях повысится только в случае замены восприимчивых стандартов практически или умеренно устойчивыми, даже при равной их биологической урожайности. Целесообразность таких мер очевидна как с точки зрения повышения результативности селекции на иммунитет, так и стабилизации валовых сборов зерна.

Сопоставление величин прибавки и потерь урожая зерна позволит избежать неопределенных формулировок типа " в среднем", " примерно" и т.д. и, главное, выбраковывать по НСР достоверно более восприимчивые гибриды (табл. 52).

Для этой цели мы предлагается тест-таблица, с помощью которой по соотношению прибавки урожая лучших номеров к стандарту и их потерь от ломкости стебля можно определить фактическое, а не биологическое превышение урожая зерна гибридов и обосновать целесообразность передачи их на государственное испытание. Если выделившийся номер по устойчивости достоверно не отличается от стандартов, но превосходит его по урожайности, то величину превышения можно рассматривать как чистую прибавку. Например, наименьшую прибавку урожая зерна (1 ц/га) имеет гибрид N 1 с потерями, равными стандарту, а наибольшую (20 ц/га) – гибрид N10, у которого потери от ломкости стебля на 10 ц/га меньше, чем у стандарта.

Таблица 52. Тест-таблица для определения реальной прибавки урожая гибридов кукурузы в предварительном, конкурсном и государственном испытаниях

Испытываемый гибрид	Прибавка урожая зерна к стандарту, ц/га при НСР _{0,05}	Уменьшение потерь от ломкости стеблей по отношению к стандарту (ц/га)									
		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
		Реальная прибавка урожая (ц/га)									
1	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
2	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12
3	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
4	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14
5	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15
6	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16
7	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
8	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18
9	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19
10	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20

Передача на государственное испытание более урожайных, но менее устойчивых к ломкости стебля, чем стандарт, гибридов вряд ли экономически целесообразна. При высоком выносе из почвы элементов питания они теряют и большую часть сформированного урожая. Таким образом, при возделывании восприимчивых и умеренно восприимчивых гибридов неэффективно используются удобрения, гербициды, энергетические и трудовые ресурсы.

Семеноводство и жизнеспособность семян

Биотические факторы как динамичная составляющая структуры агробиоценозов, тесно связаны с экологией прорастания семян, развития растений и нового семени. Кроме того, что семя несет в себе генетическую информацию, оно является наследником всех влияний, которые оказывали на него условия окружающей среды непосредственно или опосредованно, через материнское растение.

Растение и формирующиеся на нем семена испытывают влияние не только паразитарных, но и непаразитарных болезней, которые развиваются под влиянием неблагоприятных климатических условий, механических и химических повреждений, несбалансированности элементов минерального питания.

Описывая природу силы семян В. Хайдекер (1978) отмечает, что растение не может быть лучше семени из которого оно развилось. Любое снижение силы семян обычно сопутствует получившемуся растению в течение всей его жизни.

Воздействие микобиоты отражается не только на всхожести; на отрицательное её влияние растения реагируют снижением темпов роста и образования очередных органов, нарушением соотношения надземных органов и корней, уменьшением их массы и ослаблением корневой системы. Поэтому нельзя основывать оценку качества семян только на их лабораторной всхожести – наименее чувствительном показателе их качества.

Как показывают многочисленные исследования, проведенные специалистами по проблемам растениеводства, внедрение здорового посевного материала может обеспечить повышение урожайности на 20-40%.

Недостаточное внимание, уделяющееся в исследованиях промежуточному периоду – между стадией проростка и развитием взрослого растения не позволяло оценить в должной мере роль биотических факторов в формировании разнокачественности семян, их модификационной изменчивости. Весь спектр таких изменений в семеноведении приписывали роли генетических факторов и среды, взаимодействие которых и определяло размах изменчивости анализируемых признаков (Сечняк и др., 1981).

С точки зрения фитосанитарии и необходимости обработки семян для уничтожения патогенов важно знать локализацию инокулюма в семенах, их заспоренность и зараженность полевой микофлорой, соотношение зачатков наиболее опасных грибов. Актуальной в этой связи является информация о пороговых уровнях инфекции для разных патогенов и использование результатов фитозэкспертизы для прогноза полевой всхожести и рационального использования фунгицидов или их смесей.

Учитывая, что при проведении фитозэкспертизы в принятые в семеноводстве сроки (4-й день – энергия прорастания, 7-й день – всхожесть) не все патологии успевают проявиться (Хорошайлов, 1972), важен прогноз проявления патологий разной этиологии. Так, установлено, что силу семян определяют 6 факторов (Хайдекер, 1978), а фитозэкспертиза выявляет преимущественное воздействие микробиологического фактора, причем в условиях холодного теста распознается способность прорастающих семян и появляющихся проростков выживать при субоптимальных температурах в условиях, характеризующихся воздействием почвенных и передающихся через семена микроорганизмов. А. Шурел (1956) и Д. Айзли (1957) составили список условий, оказывающих влияние на силу семян: а) погода во время созревания и уборки; б) послеуборочная обработка семян (обмолот, сушка, очистка и другие операции; в) продолжительность и особенно условия хранения; г) наличие и активность переносимых с семенами микроорганизмов и, возможно, насекомых; д) разумное или неразумное применение химических препаратов (фунгицидов и т.п.); е) генетические свойства семян.

Для початка кукурузы характерна хорошо развитая система конституциональных иммуногенетических барьеров, особенно от аэрогенной инфекции, но практически неэффективная против вредителей, что позволяет рассматривать их в качестве первопричины нарушения структурной целостности растений, как пусковой механизм возникновения раневых инфекций, патологий роста и развития, в том числе – накопления микотоксинов.

В зависимости от способа, места внедрения, этапа органогенеза початка и инфекционной нагрузки формируется значительное разнообразие симптомов поражения. При проникновении гриба по рыльцам наблюдается поверхностная колонизация верхушки початка (у хорошо озерненных образцов) и точечная колонизация плодовой оболочки отдельных зерновок в области микропиле. В результате повреждения початка гусеницами кукурузного мотылька очаг инфекции формируется вначале на стержне (в зоне повышенной влажности), затем происходит колонизация зародыша зерновки, но признаки поражения становятся заметны лишь после обмолота початка.

Установлено, что результаты полевой и амбарной апробации не выявляют всех явных проявлений патологии семян. Согласно данным лабораторной фитозэкспертизы, даже при условии слабого развития фузариоза (1-2 зерновки, пораженные *F. verticillioides* и, в случае обнаружения, удаляемые при сортировке) скрытое заражение может достигать 5-7 рядов зерен вокруг очага визуально различимого поражения. Это инфекционное начало локализовано главным образом в основании зерновки и обнаруживается (встречаемость 70-98.6%) лишь посредством биологического анализа. Общее количество невосхожих (пораженных) зерен после обмолота початков в 2-3 раза выше, чем при визуальном осмотре необмолоченных початков.

По данным L.A. Tatum, M.S. Zuber (1943), при обработке семян кукурузы с влажностью 14% поврежденность составляла 3-4%, а с влажностью 8% она возрастала до 70-80%. По-видимому, эти цифры отражают наличие хорошо заметных наружных трещин. Из практики известно, что семена кукурузы, сои хлебных и других культур меньше всего повреждаются при уборке, если их влажность составляет 16-18%, однако этот уровень влажности неприемлем с точки зрения безопасности хранения.

При хорошей разработанности мер профилактики, биологической и химической защиты кукурузы от вредных организмов, необходимо отметить заниженные оценки распространенности семенных инфекций вследствие визуально невыраженной симптоматики.

ГОСТ Р 52325 - 2005 и инструкция предусматривают обязательное проведение амбарной апробации, проводимой после переборки семенных початков. При этом сортовая типичность по данным полевого обследования для семян гибридов первого поколения должна быть не менее 98%, а амбарной апробации не менее 99%, количество ксенийных зерен должно быть не более 300 шт. и 100 шт. на 100 початков соответственно. Такое ужесточение показателей говорит об обязательном проведении переборки початков.

В 2007 году в письме департамента растениеводства Минсельхоза России сообщалось что можно не проводить амбарную апробацию в связи с тем, что семеноводческие хозяйства стали использовать технологию «поле-завод» при которой початки с поля доставляются сразу на семенной завод. При этом в соответствии с требованиями ГОСТ Р 52325 - 2005 и «Инструкции по апробации сортовых посевов» амбарная апробация должна проводиться непосредственно на семенных заводах после переборки початков. К сожалению, в регионах многие производители семян и представители контролирующих органов понимают технологию «поле-завод» как технологию при которой можно уборку в початках не производить, а семенной материал в зерне сдавать на семенной завод. В результате из процесса подготовки семян выпал важный технологический процесс – переборка початков, а контролирующие органы фактически перестали контролировать сортовую чистоту семян на этапе его подработки. В этих условиях «нечистоплотные» производители семян получили возможность сдавать на семенные заводы некачественный семенной материал (вплоть до фуражного зерна). Необходимо подчеркнуть, что исключение амбарной апробации не отменяло проведение такой технологической операции как переборка початков кукурузы, во время которой удаляются початки, относящиеся к другому типу, початки с большим количеством ксенийных зерен, недозревшие, больные и поврежденные вредителями.

Известно, что сортирование початков на сортировальных транспортерах кукурузо-калибровочных заводах, где вручную отбирают все нетипичные, больные, неспелые и поврежденные початки — трудная и ответственная операция. Однако, даже при постоянном контроле агрономами и работниками лаборатории, при визуальном осмотре выявляется менее 50% початков, с поражением 1-2 зерновок, поскольку состояние обратной (прилегающей к полотну транспортера) стороны початков ускользает от внимания оператора. Кроме того, значительный резерв невыявляемой фузариозной инфекции может сохраняться после внедрения гусениц кукурузного мотылька в стержень початка с верхушки или через его ножку.

Исследования показали, что при удалении явно пораженных зерен в семенной партии остается “резерв” инфицированных семян в 2.5 раза превышающий количество выбракованных. Из таких нормально всхожих семян формируются растения с наиболее ранним и сильным проявлением стеблевых гнилей (Иващенко, 1976, 1992). Установлено (Иващенко, Сотченко, 2006), что при повреждении оберток початков кукурузным мотыльком у 40% растений и развитии мелкого фузариозного очага (примерно 10 зерен) всхожесть семян снижается на 1.8%, очага среднего размера (30 зерен) – на 5..3%.

Принимая во внимание значительную распространенность скрытых инфекций у визуально здоровых семян (не учтенных в нормативных документах прежних ГОСТов и не пересмотренных со второй половины XX века) содержание зерновок кукурузы, пораженных нигроспорозом, серой и крас-

ной гнилью, фузариозом и белью, в сумме на 100 початков при амбарной апробации не должно превышать 100 шт. в оригинальных и элитных семенах, а не 300, как принято ранее внутриотраслевым стандартом (ВОСТ 01.09.ГК). Это позволит достичь полевой (а не лабораторной) всхожести порядка 95%. В наибольшей мере это относится к семеноводческим посевам, где отбору должны подлежать початки без визуально регистрируемых поражений и повреждений, партии семян для экологических и государственных сортоиспытаний, что обусловлено как необходимостью наиболее полной реализации потенциала гетерозиса по урожайности, так и недостаточной эффективностью протравителей в отношении эндокарпической семенной инфекции.

Учитывая ранее установление паразитических взаимоотношений в системе хозяин-паразит (с начала формирования зерновки), и еще более раннее – в системе кукуруза-фитофаг-патоген, эффективность защиты материнского растения и формирующихся на нем семян определяется степенью защиты кукурузы от повреждений в такой последовательности: початок, семя, проросток, растение.

Фузариоз початков, фузариоз всходов и стеблевые гнили кукурузы необходимо рассматривать как комплекс взаимосвязанных заболеваний, последовательно развивающихся в онтогенезе кукурузы в единой инфекционной цепи: инфицированное семя – зараженный проросток – зараженный стебель. Повышенные требования в области фитосанитарного оздоровления семеноводческих посевов обусловлены исключительной важностью проблемы семеноводства, поскольку формирование инфекционной цепи начинается с семени – носителя инфекционного начала.

Россия, прошедшая в 20 веке путь становления сортового и семенного контроля качества семян на основе собственного и зарубежного опыта имела отлаженную и разветвленную систему селекционных и семеноводческих организаций, контрольно-семенных инспекций. В 1990 г. высевалось 18.4 млн га кукурузы на силос и з/корм и более 2.9 млн га на зерно (Бабич, 1991), причем гибридами и сортами собственной селекции, при урожайности в IX-XI пятилетках 28.3-32.5 ц/га, что вдвое выше чем у остальных зернофуражных культур (15.8-16.3 ц/га). Спустя 20 лет ситуация сходна лишь по уровню продуктивности, но с сокращением поголовья КРС сократились площади посева, а с уходом профессиональных кадров, развала системы семеноводства – снизилось качество семян в силу объективных причин, субъективных непрофессиональных решений, закрепленных законодательно.

Как отмечает А.М.Малько (2005) «... требования стандартов СССР, к сортовым и посевным качествам семян были существенно выше, чем в других странах. Завышенные нормы, как правило, не выполнялись и зачастую приводили к стремлению искусственно завысить реальные показатели качества специалистами и руководителями. Поэтому в нормативных документах (стандарты, законы, рекомендации, указания и т.п.) развитых стран всхо-

жесть семян зерновых, зернобобовых и некоторых других культур устанавливается на уровне 85-90%, а в ряде стран – 80-75%. Но это минимальные нормы, а реально на зарубежном рынке партий семян с такими показателями практически не встречается. Для увеличения объемов реализации семян в условиях жесткой рыночной конкуренции большинство семеноводческих фирм добровольно принимают на себя повышенные требования к качеству (Березкин, Малько, 1998).

Вскоре, в национальный стандарт (ГОСТ Р 52325-2005) были изменены нормативные показатели всхожести семян кукурузы: семена гибридов F1 (РСт-90% для посева), элита и 1-я репродукция родительских линий (ЭС и РС- 92%). При обосновании таких «новаций» обсуждалась сложившаяся ситуация, включающая:

- чрезмерно завышенные действующие требования по всхожести семян - 90-95%;

- болезни, невызреваемость семян в ряде зон и в отдельные годы, подверженность их травмированию при уборке и послеуборочной обработке, не позволяют иметь в необходимых для страны объемах семенной материал со всхожестью выше 85-90%;

- фактическое состояние качества семян в России, свидетельствующее о росте доли высева некондиционных семян в последние годы;

- учет существенно пересмотренной роли лабораторной всхожести семян в формировании урожая, свидетельствующей, что семена со всхожестью до 80-75% не снижают свои урожайные свойства (Фоканов А.М., 1989; Ларионов Ю.С., 1992 и др.);

- организационно-экономические изменения в семеноводстве, перевод его на рыночные отношения;

- износ и резкое выбытие из строя с.-х. техники повлекшие снижение качества семян и на треть - объемов их производства в стране;

- зарубежный опыт нормирования качества семян, показывающий, что чрезмерное завышение показателей всхожести ведет к отрицательному эффекту в производстве;

- в новом стандарте в определенной мере учтен зарубежный опыт нормирования всхожести. Как известно, в большинстве зарубежных стандартов всхожесть ограничивается только минимальным уровнем. Для семян зерновых культур это, как правило, 85%, что объясняется исключительно высокой культурой семеноводства и развитости рыночных отношений в процессе поступательного развития отрасли на протяжении почти ста лет;

- в современных же условиях России резкое снижение норм по всхожести вызвало бы адекватное снижение требований к подготовке семенного материала со всеми вытекающими последствиями. Поэтому в национальном стандарте предлагается двухуровневое ее нормирование: минимальные требования — в пределах 82-87% (в зависимости от культуры) для категории РСт и на 5% выше для остальных категорий.

Изложенное А.М.Малько (2005) обоснование – это шаг назад и по многим положениям спорно.

Считается (Н.Н. Кулешов, 1936; В.Я.Лобанов, 1964; Т. Рёмер, 1958; М.К. Фирсова, 1955), что пониженную лабораторную всхожесть семян нельзя компенсировать соответствующим увеличением норм посева, невозможно восстановить и заменить низкое качество семян. Можно добиться нужного числа растений на единице площади, но не полной мощности их роста и развития. Это в полной мере относится к кукурузе, гибридная мощность которой реализуется при высокой жизнеспособности семян. Кроме того, изреживание не компенсирует уровень продуктивности гибридов; уже несколько десятилетий идет отбор современных одностебельных форм, формирующих максимальный урожай при загущении; изреживание снижает конкурентные преимущества кукурузы в сравнении с сорными растениями.

Гибридная сила семян кукурузы первого поколения – комплекс генетических свойств определяющих первоначально силу роста и всхожесть, одним из проявлений которого является более экономичная интенсивность дыхания в расчете на клетку, чем их родителей (Гёринг, 1967).

Болезни, невызреваемость семян, подверженность их травмированию при уборке и послеуборочной обработке следует рассматривать и как нарушение технологий – защиты, уборки, размещения зон семеноводства. Как отмечает Н. Кирпа (2012), после обработки на небольшом семенном мини-заводе полевая всхожесть семян гибридов кукурузы повышалась на 6%, урожайность – на 16% по сравнению с семенами, полученными по типовой заводской технологии. Улучшение посевных и урожайных свойств семян достигается в результате применения мягких режимов сушки, соблюдения сортовой чистоты, снижения травмирования зерна.

Это понижение роли целой отрасли растениеводства, низведение её на уровень 30-х годов 20 века (в историю развития семенного контроля). На фоне хронического недофинансирования отрасли «семеноводы» с типично нерыночными подходами проникали (благодаря ослаблению нормативов качества семян) на рынок семян с фальсификатом.

Корректно ли обосновывать необходимость снижения всхожести в «рыночной» России до 85%, на примере исключительно высокой культуры семеноводства и развитости рыночных отношений в европейских странах (с минимальной всхожестью 85%), где их становление шло в процессе поступательного развития отрасли на протяжении почти ста лет?

Узаконенное для семян гибридов F1 норма всхожести 82-87% – это существенный откат к F2 (Рст1), дискредитация гетерозиса и возможностей его реализации, занижение их природно более высокой (чем у оригинальных линий) всхожести, адаптивности агробиоценоза, это официальный допуск для проникновения фальсификата, на фоне которого преимущества зарубежных гибридов очевидны, а отвоёванные у России площади для их посева огромны.

По экспертным оценкам, доля поддельных семян на российском рынке с каждым годом увеличивалась и в сезон сева 2009 года превысила 50% использованных на посев отечественных семян кукурузы. Выход из создавшейся тупиковой ситуации ожидается благодаря созданию Общероссийской ассоциации производителей семян кукурузы, что было обусловлено объективной необходимостью изменить ситуацию, сложившуюся в отрасли семеноводства кукурузы в последние годы. По словам президента Ассоциации Игоря Лобача, «внесение в законопроект статьи (либо нескольких статей), регламентирующих роль саморегулируемых организаций, могло бы примирить две идеологии – либеральную и государственническую. Первая предполагает всякое отсутствие контроля над бизнесом, вторая – возвращение государству контрольных функций в ключевых отраслях, каковой, безусловно, является семеноводство».

В большинстве западных стран, которые сегодня считаются лидерами на рынке семян, государство передало все (или почти все) контрольные функции в семеноводстве саморегулируемым организациям*, то есть, отраслевым союзам и ассоциациям семеноводов» (ж. " Кукуруза и сорго" № 6, 2009 г.).

Уже был пример, когда системный государственный контроль безопасности и качества всей зерновой продукции на всех стадиях их производства - от поля до прилавка - перестал осуществляться в России с упразднением Росгосхлебинспекции в 2004 году, и получили взамен - коллапс на зерновом рынке. Следует отметить, что отсутствие контроля со стороны государства при хранении и перемещении зерна внутри страны привело к резкому снижению качества зерна. Общие выявления некачественного и опасного зерна на внутреннем рынке до 2004 г. составляли менее 1% от проверенного, через 2 года при отсутствии государственного контроля они составили более 19% и не только не снижаются, а имеют тенденцию к повышению. В 2010 году выявления составили более 3.6 млн т, или 30% к проверенному объему, привел цифры директор ФГБУ А.В.Хатунцов.

У государств-партнеров России по Таможенному союзу (Казахстана и Беларуси), в отличие от нас, существуют национальные системы контроля качества и безопасности на внутреннем рынке, которые обеспечивают соответствующие уполномоченные государственные органы. Национальные законодательства этих стран обеспечивают необходимый уровень безопасности и качества зерна и продуктов его переработки.

*Насколько эффективно будет поддерживаться высокое качество семян в закрытых саморегулируемых организациях семеноводов сказать трудно, возможно, потребуются те же 100 лет для достижения исключительно высокой культуры семеноводства и развитости рыночных отношений, как в европейских странах (прим. авт.).

Прогностические аспекты защиты кукурузы от возбудителей основных болезней

Прогноз ожидаемого недобора урожая зерна или снижения его качества.

Стеблевые гнили. Генотипически предопределенные скорость роста, развития и старения созревающих растений кукурузы разных групп спелости определяют и возможности деструктивного воздействия возбудителей гнилей, что проявляется в форме паразитарной ломкости. Практически функциональная зависимость ломкости от предшествующей пораженности растений позволяет прогнозировать возможные потери урожая в зависимости от динамики нарастания болезней у различающихся по устойчивости гибридов (таблица 53).

Таблица 53. Темпы нарастания пораженности стеблевыми гнилями и паразитарной ломкости у гибридов и линий кукурузы

Пораженность растений в фазе полной спелости зерна, %		Суточный прирост пораженности и ломкости, %		Пораженность и ломкость суммарно, %	
Градации пораженности	В среднем для группы	1-15 день	16-30 день	Через 15 дней	Через 30 дней
Гибриды					
0-10	5.3 - .2	1.1 - 0.4	1.0 - 0.8	22.5 - 6.2	38.0 - 17.6
10.1-20	14.4 - 1.1	1.4 - 0.6	0.8 - 0.9	35.4 - 10	46.7 - 23.5
20.1-30	24.5 - 2.5	1.2 - 0.7	0.8 - 0.8	42.1 - 13.6	54.1 - 25.5
30.1-40	33.9 - 3.2	0.9 - 0.8	1.0 - 0.8	47.7 - 15.4	62.1 - 26.6
Линии					
0-10	3.0 - 0.2	0.7 - 0.1	0.8 - 0.4	13.9 - 2.2	26.4 - 8.3
10.1-20	14.4 - 0.6	1.5 - 0.4	1.2 - 0.9	37.0 - 6.7	55.2 - 20.1
20.1-30	22.9 - 1.3	2.1 - 0.9	1.2 - 1.4	54.1 - 14.6	71.8 - 14.1
30.1-40	34.6 - 4.6	0.8 - 1.4	1.4 - 1.6	46.0 - 24.9	66.8 - 49.4

Примечание: слева – пораженность, справа - ломкость

Оптимальное районирование гибридов на зерно предполагает максимальное использование ФАР (фотосинтетически активной радиации) в течение вегетации и 10-15 – дневного перестоя созревших растений, в процессе которого происходит наиболее быстрая отдача влаги зерном.

Выбор наиболее целесообразного времени учета определяется видом оцениваемого материала и его скороспелостью, целевым назначением гибрида и зоной испытания. При рассмотрении стеблевых гнилей как болезней стареющих растений необходимо четко представлять, что наиболее важны генотипические различия темпов старения в период молочная – полная спелость зерна, то есть различия возникающие в онтогенезе растений, поскольку

ку речь идет об иммунитете – системе защиты живых систем. С практической точки зрения необходимо провести естественное подсушивание зерна в початках на корню, не допуская в процессе перестоя сильного поражения початков и стеблей грибами, повреждения кукурузным мотыльком, хлопковой совкой, зерновой молью. С учетом вышеизложенного, продолжительность перестоя 10-15 дней на юге России является достаточной для уборки в технологической цепи поле – хлебоприемный пункт. При этом важно учитывать, что перенос сроков уборки сортоиспытаний, а особенно семеноводческих посевов, сопряжен с прогрессирующим увеличением недоборов урожая и качества семян в условиях роста численности вредителей и влажности воздуха, способствующих активной колонизации фузариевыми грибами и плесневения, практически не устранимыми последующими переборками на токах. Более того, комбайновую уборку крупных семеноводческих посевов целесообразно вести при влажности 16-18% (для снижения травмируемости), проводить немедленную сушку и обмолот при мягких режимах, а оригинальные и элитные семена – вручную, во избежание меньшей повреждаемости вредителями и при обмолоте початков. Как показала практика уборки сортоиспытаний гибридов разных групп спелости (на дату созревания более поздних гибридов), качество семян раннеспелых форм снижается в значительно большей степени вследствие продолжительного периода колонизации початков представителями полевой микофлоры.

Семена кукурузы склонны к травмированию, как ни одна культура (Строна, 1972). По данным автора, травмированность семян кукурузы достигает 90-95%. В целом, посевной материал кукурузы, прошедший обработку в условиях промышленного семеноводства, имеет 66-95% семян с механическими повреждениями. Несмотря на это, показатель травмированности семян в настоящее время не нормируется стандартами и поэтому не определяется семенными инспекциями.

При уборке семеноводческих посевов по технологии поле-завод початки в самые короткие сроки должны поступить на предприятие, где их очищают от оберток, удаляют нетипичные, больные, недозрелые початки и загружают в сушилку».

Следует отметить, что удаляются при качественном проведении такой процедуры (имеется в виду подготовленный профессионально персонал) лишь часть визуально различимых до обмолота пораженных зерен, тогда как большая часть их выявляется лишь после обрушивания початков, не говоря уже о скрытой инфекции (см. шкалу на рис.28).

Согласно принятому внутриотраслевому стандарту (ВОСТ 01.09.ГК) «при опоздании с уборкой, в связи с сильной обрушиваемостью убираемых початков, особенно при череззернице, возможна уборка семенной кукурузы в обертках. В этом случае на кукурузоуборочных комбайнах отключают початкоочистители и устанавливают скатные платформы.

Требование пункта 5.7.4. (ВОСТ 01.09.ГК) гласит, что «в поступающих в сушильные камеры початках не должно быть присутствия:

- початков, пораженных грибными и бактериальными болезнями, а также початков со стержнем, пораженных гнилью (нигроспорозом);

- початков, у которых более половины зерен имеют механические повреждения». (А до половины зерен початка ?) Прим. авт.

Пункт второй – свидетельство не вполне профессионального подхода при написании основных положений стандарта, поскольку при посеве семян с мелкими микротравмами эндосперма и зародыша урожайность снижается на 1.9-11.3%, с сильными травмами в области зародыша – на 16.1-34.7%. (Гречанюк, 1984). Таково влияние лишь одного фактора.

Фузариоз початков. Одним из важных слагаемых вредоносности фузариоза початков является наличие скрытых форм инфекции (Ивашенко, 1977), которая может сохраняться в семенах 2-3 года (Ивашенко, Никоноренков, 1991) и обуславливать возникновение патологий роста и развития. Отмечалось, что распространенность скрытой инфекции семян вдвое превышает явные проявления болезни (Кобелева, Бляндур, 1977).

Считается, что совершенствование методов фитоэкспертизы желательно направлять на совмещение анализов, одновременно устанавливающих показатели качества семян (всхожесть и энергию прорастания) и определение зараженности семян возбудителями различных болезней. Не менее важным является разработка путей прогнозирования показателей качества семян на основе учетов полевой пораженности початков возбудителями фузариоза (в предуборочной период или в процессе переборки початков).

Предложенные ранее исследователями шкалы оценки устойчивости к фузариозу початков основаны на учете визуально проявившихся очагов поражения на початках, то есть без анализа скрытой зараженности семян. Это не в полной мере характеризует состояние здоровья семян линий в первичном семеноводстве, а гибридов - на участках гибридизации, поскольку не известен уровень их скрытой зараженности. Чтобы в какой то мере восполнить этот пробел и расширить возможности, объем и информативность фитопатологических оценок на этапе предварительного изучения устойчивости создаваемого и интродуцируемого материала кукурузы необходимо было разработать комбинированную шкалу (Ивашенко, Сотченко, 2006).

В качестве исходной мы использовали размерные границы пораженности 3-балльной шкалы, предложенной Всесоюзным НИИ кукурузы (Немлиенко, 1959). Дальнейшая разработка шкалы проводилась по типам поражения и проявлению реальных соотношений фракций семян с признаками визуальной пораженности до обмолота (по початку - с симптомами поражения видимой, преимущественно верхней части зерновки) и после обмолота (по зерну, имеющему признаки поражения верхней, боковой части зерновки и в области зародыша).

Для селекции на иммунитет и семеноводства (при проведении поле-

вой и амбарной апробации) предложена 5-балльная шкала (рис.28), учитывающая оба типа поражения: локальное (1 крупный очаг), и рассеянное (несколько мелких).

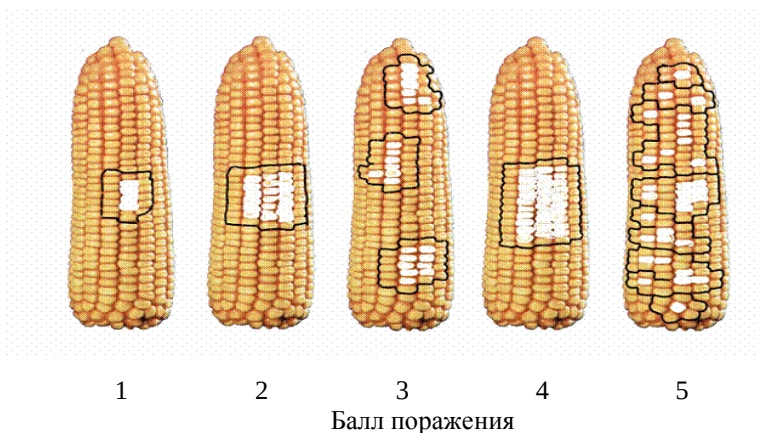


Рис. 28. Шкала для оценки устойчивости к фузариозу початков и учета пораженности семян при полевой и амбарной апробации.

- 1 балл – устойчивость (поражено от 5 зерен и до 15 – в области зародыша);
- 2 балла – умеренная устойчивость (поражено локально до 20 зерен в явной форме и столько же в области зародыша);
- 3 балла – умеренная устойчивость (поражено вразброс до 20 зерен в явной форме и вдвое больше в области зародыша);
- 4 балла – умеренная восприимчивость (поражено локально до 30 зерен в явной форме и столько же в области зародыша);
- 5 баллов – восприимчив (поражено вразброс до 30 зерен в явной форме и в 3,0 – 3,5 раза больше в области зародыша).

Как видно из рисунка 1, при локальном типе поражения (баллы 1, 2 и 4) на початке дополнительно поражается в области зародыша столько же семян, сколько регистрируется их визуально при первичном осмотре до обмолота. При рассеянном типе поражения количество пораженных в области зародыша семян в 2-3.5 раза больше, что позволяет судить о большей вредности болезни и меньшей устойчивости образцов кукурузы, имеющих такой тип поражения.

Наряду с явной пораженностью, вокруг очага инфекции формируется несколько рядов зерен со скрытой зараженностью. Результаты биологического анализа семян на скрытую зараженность преимущественно *F. verticillioides* (син.: *F. moniliforme*) приведены в табл. 54.

Таблица 54. Прогнозируемая доля невсхожих зерен при разной степени и интенсивности поражения кукурузы фузариозом початков (на примере *F. verticillioides*)

Пораженных початков в выборке, %	Пораженных* (невсхожих) зерен при балловой оценке, % Зараженных зерен при балловой оценке, %				
	1	2	3	4	5
5	0.32/0.46	0.57/0.5	0.93/0.86	0.95/0.88	1.97/1.02
10	0.64/0.93	1.05/1.1	1.87/1.72	1.90/1.76	3.94/2.04
15	0.96/1.40	1.62/1.7	2.80/2.58	2.85/2.64	5.91/3.06
20	1.28/1.86	2.10/2.2	3.74/3.44	3.80/3.52	7.88/4.08
25	1.60/2.32	2.76/2.7	4.67/4.30	4.75/4.40	9.85/5.10
30	1.92/2.79	3.24/3.3	5.60/5.16	5.70/5.28	11.82/6.12
35	2.24/3.25	3.72/3.9	6.53/6.02	6.65/6.16	13.79/7.14
40	2.56/3.72	4.20/4.5	7.48/6.88	7.60/7.04	15.76/8.16
45	2.88/4.18	4.77/5.0	8.41/7.84	8.55/7.92	17.73/9.18
50	3.20/4.65	5.52/5.5	9.35/8.60	9.50/8.80	19.70/10.2
55	3.52/5.11	6.09/6.1	10.28/9.46	10.45/9.68	21.67/11.2
60	3.84/5.58	6.57/6.7	11.20/10.3	11.40/10.5	23.64/12.2
65	4.16/6.04	7.14/7.3	12.13/11.1	12.35/11.3	25.61/13.2
70	4.48/6.51	7.62/7.9	13.06/12.0	13.30/12.3	27.58/14.2
75	4.80/6.97	8.28/8.4	14.02/12.9	14.25/13.2	28.55/15.3
80	5.12/7.44	8.40/9.0	14.96/13.7	15.20/14.0	31.52/16.3
85	5.44/7.90	8.97/9.6	15.89/14.6	16.15/14.9	33.49/17.3
90	5.76/8.37	9.45/10.	16.83/15.4	17.10/15.8	35.46/18.3
95	6.08/8.83	9.93/10.	17.77/16.3	18.05/16.7	37.43/19.3
100	6.40/9.30	10.5/11.	18.7/17.20	19.0/17.60	39.40/20.4

(*) в числителе – пораженных (невсхожих) семян, в знаменателе – зараженных, всхожих при лабораторной оценке.

Представленные в таблице 54 данные позволяют оценить всхожесть партий семян по результатам оценки пораженности посевов или при амбарной апробации початков. Даже при минимальной интенсивности поражения (балл 1) и распространенности фузариоза початков 81% (как было в 2001 г.)

партия семян будет содержать 5.1% невсхожих семян и 7.4% семян со скрытой инфекцией, что часто не позволяет получить семена 1 класса по всхожести. Негативное влияние скрытой инфекции на всхожесть проявляется в условиях холодной весны или похолоданий после посева.

Как показал опыт изучения влияния фузариозной и цефалоспориозной инфекции на жизнеспособность семян кукурузы (Иващенко, Никоноренков, 1991; Иващенко, Сотченко, 2002), зараженные семена имели полевую всхожесть на 34-35% ниже здоровых, растения заметно отставали в росте, имели пониженную продуктивность. Сходные данные получены в Северном Каме-руне (Foko, 1991): заражение семян сорго *F. moniliforme* приводило к снижению всхожести до 57-85% в сравнении с контролем. Отмечалось до- и после-всходное угнетение роста.

Использование комбинированной шкалы оценки устойчивости к фузариозу початков и учета пораженности семян, приемлемой как для иммунологической оценки, так и учета пораженности и зараженности семян при полевой апробации, расширяет возможности использования результатов первичного изучения самоопыленных линий и гибридов в интродукционном и инфекционном питомниках. Определение скрытой зараженности семян по предлагаемой шкале позволяет определить долю невсхожих зерен до обмолота початков в зависимости от величины и количества очагов поражения. Полученная информация позволяет прогнозировать состояние здоровья семян линий в первичном семеноводстве, а гибридов - на участках гибридизации и в производстве.

О целесообразности применения химических и биологических средств защиты растений

Характер защитных мероприятий в значительной степени зависит от биологических особенностей патогена, таких как способ перезимовки, пути распространения или круг хозяев. Для эффективной защиты от быстро распространяющихся патогенов могут потребоваться химические средства или выведение устойчивых сортов, тогда как для медленно распространяющихся достаточно иногда фитосанитарных мероприятий; если же и к первым применимы фитосанитарные меры, то обычно они должны быть более строгими (Tapp, 1975).

Использование фунгицидов в борьбе с листовыми патогенами (в том числе южный и северный гельминтоспориозы), болезнями початков и семян проводится в США в очень небольшом объеме и там, где это экономически целесообразно. Аналогичный подход используется и в борьбе с переносчиками вирусных и бактериальных болезней, но практически все семена протравливают перед посевом против комплекса болезней. Основу интегрированной борьбы с вредными организмами составляют сортоустойчивость и

агротехника возделывания (Ullstrup, 1979). Сходные принципы и подходы в защите растений приняты и осуществляются в России и СНГ.

На основе многолетнего мониторинга вредных видов в агробиоценозах кукурузы, результатах изучения этиологии болезней, сведений изложенных в публикациях фитосанитарной направленности, а также на представлениях о возможных путях совершенствования системы защиты, в таблице 55 рассматривается применение мер защиты в зависимости от уровня значимости болезней.

Таблица 55. Этиологическая, экономическая и эпифитотическая** компоненты при выборе или отказе от применения мер защиты кукурузы

Основные болезни	Агро-технич. меропр.	Протравливание семян	Устойчивые линии и гибриды	Применение фунгицидов	Применение биопрепаратов
Головня					
Пыльная	+++	+++	+++		
Пузырчатая	+++	+	++	(+)*	(+)*
Болезни фузариозной этиологии					
Гнили стеблей	+++	+++	+++		
Фузариоз початков	+++		+++	(+)*	(+)*
Гельминтоспориозы листьев					
Северный гелм.	+++	+++	+++	(+)	
Южный (раса Т)	+++	+++	+++	+++	
Южная гелм. пятн.	++	+++	+++	(+)	
Семенные инфекции*					
Фузариозная, гиббереллезная	+++	+++			
Нигроспоровная,	+++	+++			
Пенициллиозная и др.	+++	+++	+++		
Бактериальная	++	+++			

(+)* -применение инсектицидов и фунгицидов для защиты с/элиты и элиты в семеноводстве; (+) – применение фунгицидов экономически оправдано при раннем (до цветения) пороговом уровне развития болезней; +++, ++, + – высокая, умеренная и слабая значимость проведения мероприятий соответственно.

(**) – в зонах стабильной вредоносности фитофагов выше ЭПВ, эпифитотическая ситуация с болезнями початков и паразитарной ломкости изменяется сопряжено с их численностью и требует ежегодного прогнозирования фитосанитарной ситуации и корректировки мероприятий по защите растений.

Опыт научных исследований и практики защиты позволяет отнести пыльную головню к болезням, не требующих применения комплекса защитных мероприятий. При возделывании кукурузы в севообороте достаточно устойчивых линий (семеноводство), гибридов (производство) и протравливания (для исключения переноса в новые районы). Причем протравливание предполагает защиту от всего комплекса почвенной и семенной инфекции, а при умеренной устойчивости к болезни – и к возбудителю пыльной головни.

Применение комплекса защитных мероприятий требуется для защиты от чрезвычайно быстро размножающихся агрессивных патогенов (*B. maydis*, раса Т), а также защиты семеноводческих посевов с/элиты и элиты от возбудителей болезней початков.

Требуют применения комплекса (агротехнические + химические) болезни прорастающих семян и всходов.

При возделывании гибридов устойчивых к возбудителям пузырчатой головни и фузариозной стеблевой гнили достаточно проведения агротехнических мероприятий.

В связи с обнаружением в 2011 г. в Ростовской области западного кукурузного жука *D. virgifera*, а в 2014 г. возбудителя опасного карантинного заболевания – вилта кукурузы, вызываемого *Pantoea stewartii* (к которым нет устойчивых сортов), а также реальностью дальнейшего расселения по территории РФ этих карантинных объектов, потребуется разработка систем защиты от них. Факт обнаружения этих карантинных объектов в России – свидетельство развития либеральных тенденций в сортоизучении и семеноводстве, когда государственная регистрация и районирование ряда зарубежных гибридов осуществлялось по информации заявителя, то есть без предварительного изучения в карантинных питомниках.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По данным ФАО кукуруза занимает третье место в мире по площади посева и первое по урожайности зерна (FAO Bulletin of Statistics, 2001). Селекционные преобразования растений в XX веке привели, главным образом, к увеличению доли зерна в общей биомассе растения, практически не затронув его вещественно-энергетический потенциал. Этому в значительной степени способствовало внедрение гетерозисных межлинейных гибридов, при этом в период с 1930 по 1970 гг. 60-80% полученного прироста урожайности произошло за счет генетических изменений (Russell, 1974; Duvick, 1977), что обусловлено интенсификацией селекционно-генетических исследований и земледелия. Более 50% этого прироста приходится на долю улучшения гено-типа.

Ранее урожайность сортов и гибридов возрастала за счет увеличения плодонагрузки на растение при сравнительно константной их плотности.

Превышение порогового индекса продуктивности привело к ускоренному старению тканей и предрасположенности к развитию стеблевых гнилей. За более чем полувековой период селекции на гетерозис произошло изменение морфотипа растений, достигнуто значительное увеличение индекса урожайности при одновременном снижении адаптивности растений и устойчивости к стеблевым гнилям, эпифитотии которых отмечались в США, Европе и Азии в 50-70-е годы прошлого века, особенно сильно в группе скороспелых гибридов. Снижение плодонагрузки на растение, но её увеличение на гектар посева было достигнуто путем реализации стратегии селекционно-иммунологического компромисса – создания линий, сохраняющих устойчивость при значительном загущении растений и большему (порядка 34%) депонированию метаболитов в запасующих органах, что снижает скорость старения, особенно у ремонтантных линий, созревающих при зеленом стебле и листьях. Однако недостаточный уровень устойчивости к стеблевым гнилям в исходном материале не позволяет реализоваться устойчивости к другим патогенам и фитофагам повышением урожайности, поскольку большая часть урожая теряется вследствие паразитарной ломкости.

Разработка эколого-продукционной концепции фитопатогенеза стеблевых гнилей и раскрытие механизмов предрасположенности позволили нам сформулировать новые представления о выносливости к ним в селекции на гетерозис и адаптивность, выявить новые возможности для использования среднеустойчивых гибридов в зонах с коротким безморозным периодом.

Показано, что преобладание в 2-й половине XX века методов разложения полевой устойчивости к пузырчатой головне, гнилям стеблей и початков на структурную и физиологическую и достижение при инокуляции большого размаха пораженности стеблей и початков (не наблюдаемой в полевых условиях) пришло в противоречие с данными предшествующего негативного отбора и обусловило необходимость сравнительного анализа отношений в простой (растение-хозяин – паразит) и сопряженной (растение-хозяин – фитофаг - паразит) системах. При известности случайного распределения на растениях аэрогенных инфекций и неслучайного заселения растений фитофагами, проникновение инфекционного начала возбудителей ряда вредоносных болезней в трехвидовых ассоциациях приобретает закономерный характер и становится прогнозируемым. Их широкая распространенность предполагает рассмотрение проблем фитосанитарии на уточненной методологической основе – стабильности консортивных межпопуляционных связей, а также их положительной сопряженности, при которой увеличение численности фитофага вызывает увеличение численности патогена. Это предполагает уточнение пороговых значений показателей поврежденности – пораженности и расчетов суммарной вредоносности.

В настоящее время предложена очередность проведения скрининга (эстафетная селекция), позволяющая отобрать исходный материал и избежать его обесценивания. Необходимо учитывать, что создание

комплексно устойчивых гибридов требует линий, каждая из которых резистентна одновременно к основным патогенам и фитофагам. Их интеграция в генотипе гибрида практически компенсирует негативные последствия промежуточного наследования факторов устойчивости.

В результате многолетних исследований разработана технология отбора устойчивого к болезням исходного материала и создания гибридов кукурузы, основанная на отдельных технологических решениях (патентоспособных и опубликованных в открытой печати). Рассматривается этапность отбора по устойчивости к отдельным патогенам и критерии отбора наименее поражаемых образцов. Приведена методика определения экономической эффективности использования гибридов с групповой и комплексной устойчивостью, стоимости сохраненного благодаря устойчивости урожая и уровня рентабельности при возделывании гибридов в производстве. Предложены пути практического использования технологических решений в селекции кукурузы на скороспелость и выносливость к засухе.

Вредоносность как функция сортоустойчивости выражена зональными недоборами 25-31% урожая, в том числе: от стеблевых гнилей – 13.8-15.0, фузариоза початков – 2.5-6.4, головневых грибов – 0.8-2.3, кукурузного мотылька – 5.2-10.9%. Суммарные потери урожая у восприимчивых гибридов выше, чем у устойчивых: на юге Украины в 5-6 раз, в лесостепной зоне – 6.4, в Краснодарском крае – 5.4 раза.

Средняя распространенность пыльной и пузырчатой головни (0.1-5.5 и 0.1-4.8, соответственно) в севооборотах юга, лесостепной зоны Украины и восточной части Краснодарского края позволяет судить, что уровень устойчивости отбираемого для скрещиваний исходного материала достаточен для поддержания величин недобора урожая ниже порога вредоносности. Благодаря устойчивости, возможно уменьшение недобора урожая от отдельных болезней в 3-12 раз, от кукурузного мотылька – до 11 раз. При этом групповая и комплексная устойчивость обуславливает снижение суммарной вредоносности в 1.5 раза, что иллюстрирует большие возможности селекции на устойчивость как основы дальнейшей экологизации систем защиты растений.

Обсуждены принципы мониторинга, варианты скрининга, охарактеризованы типы устойчивости кукурузы к вредным организмам и предложены пути их использования. Показаны возможности снижения распространенности головни и болезней фузариозной этиологии посредством регуляции численности фитофагов на уровне трехвидовой системы организмов с ориентацией на расширение использования биометода. Причем использование энтомофагов, снижающих не только численность фитофагов, но и объем патологий грибной, бактериальной и вирусной природы, а также накопление микотоксинов, оправдано рассматривать как перманентно перспективный, но недооцененный этап фитосанитарии.

Агротехнический метод рассматривается как комплекс профилактических мероприятий, эффективность которых апробирована мировой исторической практикой становления и развития растениеводства. Стратегия профилактики болезней включает: 1- контроль за семенами культурных растений (фитоэкспертиза семян, уровни допустимой зараженности семян) и сорных (снижение их численности); 2 – контроль за растительными остатками (определение минимально допустимого уровня растительных фрагментов, остающихся на поверхности почвы); 3 – контроль за возбудителем в сапротрофной стадии его жизненного цикла - сроки и объемы формирования сумчатых плодоношений, начало рассеивания и объемы первичного инокулюма, инфекционный потенциал возбудителей к периоду наибольшей восприимчивости растений, прогнозирование эпифитотийных ситуаций.

Учитывая, что фузариоз всходов, стеблевые гнили и фузариоз початков это комплекс взаимосвязанных заболеваний, последовательно развивающихся в онтогенезе кукурузы в единой инфекционной цепи, разрыв (ослабление) её крайне необходим для контроля численности кукурузного мотылька, хлопковой совки в системе защиты семеноводческих посевов. В этой связи защита формирующегося початка как первичное и определяющее звено защиты семян, всходов, растений может рассматриваться как отдельная подсистема, фитосанитарное сопровождение которой позволяет сохранить потенциал продуктивности и целостность семян, без чего реализация эффекта гетерозиса невозможна.

Для эффективного функционирования материнского растения и здоровья формирующихся на нем семян, защита кукурузы от повреждений должна проводиться в такой последовательности: 1 – защита початков, 2 – семян, 3 – проростков, 4 – растений. Это обусловлено тем, что предпосевное протравливание семян, как обязательный прием их обеззараживания от поверхностной и защиты от почвенной инфекции, недостаточно эффективно в отношении семенной эндокарпической; ещё менее эффективно оно для защиты растений от аэрогенной инфекции, вызывающей основной объем патологий роста и развития растений, возникающих при естественной и раневой колонизации стеблей, оберток, стержней початков и непосредственно семян.

Таким образом, исследования (1969-2004 гг.) позволяют выделить 3 временных периода, когда происходило обесценивание рабочих коллекций в селекционных учреждениях б. СССР и современной России: конец 60-х – распространение обширных эпифитотий фузариозной и угольной стеблевых гнилей; 70-е – эпифитотийное развитие пыльной головни, конец 80-х – расы Т южного гельминтоспориоза; конец 90-х – многолетней засухи. Это явилось следствием неполных, порой и упрощенных представлений о природе, типах устойчивости, её эколого-генетической экспрессии, принципах отбора источников устойчивости в селекции на гетерозис и адаптивность, что привело к возникновению "рукотворных" эпифитотий, обусловленных решением преимущественно задач селекции гибридов на гетерозис по продуктивности

и качеству продукции, без предварительной иммунологической проработки исходного материала и поддержания должного уровня устойчивости гибридов, передаваемых на государственное сортоиспытание.

Известно, что кукуруза – одна из немногих культур, имеющих необходимый уровень горизонтальной устойчивости к *P. sorghi*, *P. polysora*, *U. maydis* и сохраняемый до настоящего времени благодаря правильно выбранной стратегии селекции. Согласно нашим данным, сходный тип неспецифической устойчивости проявляет кукуруза к *S. reilianum*, возбудителям стеблевых гнилей – *Fusarium spp.*, *M. phaseolina* и др. В соответствии с этой стратегией считается нецелесообразным сведение отношений полигенно-контролируемых признаков в системах паразит-хозяин к отношениям ген-на-ген, что было экспериментально подтверждено многочисленными данными второй половины XX века. Более обоснованной представляется нам оценка взаимоотношений фенотип-на-фенотип, поскольку признаки количественной устойчивости к большинству патогенов анализируется в связи с продуктивностью, или через продуктивность.

Несмотря на удвоение за последние полвека количества идентифицированных в России и СНГ возбудителей болезней, в настоящее время сохраняют статус опасных 3 группы: 1) пыльная и пузырчатая головня; 2) стеблевые гнили и болезни початков; 3) гельминтоспориозы листьев и ржавчина. Зональные комплексы вредных видов включают в большинстве регионов возделывания кукурузы на зерно группу головневых грибов, возбудителей болезней фузариозной этиологии и фитофагов, преимущественно проволочников, шведских мух и кукурузного мотылька. Произведение частот их встречаемости характеризует распространенность патогенных ассоциаций в выборке изучаемых образцов растений, служит основой мониторинга консументов и их ассоциаций второго трофического уровня (фитофаг или патоген, фитофаг+патоген, патоген+патоген, фитофаг+патоген → микотоксин). При этом численность вредителей в ассоциациях фитофаг+патоген выше допустимых ЭПВ значений должна регулироваться их хищниками и паразитами, что направлено не только против развития патологий грибной, бактериальной, вирусной природы и накопления микотоксинов, но и на уточнение прогнозов суммарной вредоносности, её расчетов.

Необходимость переосмысления данных применяемого сейчас раздельного мониторинга (поврежденности, пораженности) и расчетов суммарной вредоносности будет способствовать формированию более четких представлений о возможностях дальнейшей экологизации системы защиты посевов. Неиспользование такой информации сужает выбор способов защиты и их оптимизацию.

Ещё недостаточно изучены многие консортивные межпопуляционные связи фитофагов и патогенов, не в полной мере раскрыта их значимость в этиологии и диагностике болезней, в оценке комплексной вредоносности и выборе рациональных приемов защиты растений. Это определяет актуаль-

ность более углубленных исследований взаимоотношений в консортных системах с целью выявления первопричин патологий и их профилактики.

Биологизация системы защиты кукурузы, направленная на снижение численности первичных консументов (шведская муха, кукурузный мотылек, хлопковая совка) вправе стать определяющей в семеноводстве.

Фитосанитарное и управляющее значение гибридов кукурузы определяется их ролью в агробиоценозах; устойчивость и умеренная устойчивость к группе или комплексу вредных видов обеспечивает 94% и 84%-е сохранение биологического урожая, при 57% его сохранности у умеренно восприимчивых гибридов. Управление фитосанитарным состоянием агробиоценозов через устойчивость (регуляцию цепей питания) направлено на увеличение доли возврата сохраненного органического вещества (энергии ФАР в фитомассе непораженных растений) и, главное, – большей части этого вещества для биотрансформации (в конечном счете – гумусообразования), что объединяет цели земледелия и защиты растений, а разработка основ, создание и использование устойчивых гибридов в агротехнологиях – цели растениеводства и защиты растений.

Автор надеется, что книга будет полезной для селекционеров, фитоиммунологов и семеноводов, которые смогут полнее использовать возможности селекции кукурузы на устойчивость и адаптивность, продуктивность и экологичность.

Библиографический список

Абакуменко А.В. Сопряженность признаков устойчивости к мучнистой росе, бурой ржавчине и зимостойкости у озимой пшеницы // Тез. докл. VII Всес. сов. по иммунитету с.х. растений к болезням и вредителям. Омск, 1981. С. 70–71.

Аблова И.Б., Колесников Ф.А., Иващенко В.Г. Споропродуктивность гриба *Fusarium graminearum* Schwabe – возбудителя фузариоза колоса пшеницы // Рис России. Краснодар. 1998. Т. 6, N 1(15). С. 71–72.

Аблова И.Б. Достижения в селекции озимой пшеницы на устойчивость к фузариозу колоса в Краснодарском крае / И.Б. Аблова, Ф.А. Колесников, Л.А. Беспалова, Г.Д. Набоков // Вестник защиты растений. N 2. 2003. С. 32–37.

Аблова И.Б. Принципы и методы создания сортов пшеницы, устойчивых к болезням (на примере фузариоза колоса), и их роль в становлении агроэкосистем: автореф. ... докт. дис. Краснодар. 2008. 49 с.

Абрамов И.Н. Болезни сельскохозяйственных растений на Дальнем Востоке // Хабаровск, 1938. 286 с.

Азбукина З.М. О грибных и бактериальных болезнях кукурузы в Приморском крае // Тр. Приморского СХИ, 1962. С. 71–74.

Азбукина З.М., Онисимова З.Г. Болезни и вредители кукурузы в Приморском крае. Владивосток, 1956. 80 с.

Аксенова Н.П., Баврина Т.В., Константинова Т.Н. Цветение и его фотопериодическая регуляция. // Большая Советская Энциклопедия. М.: 1973, С. 6–25.

Александров И.Н. Методы идентификации видов и рас *Helminthosporium* на кукурузе // Методы диагностики карантинных болезней: Сб. науч. тр. М.: 1985, С. 3–16.

Алиев С. Фузариозная гниль кукурузы и борьба с ней // Социалистическое хозяйство Азербайджана. Баку, 1962, 8. С. 43–46.

Аллстрап А.Д. Кукуруза и ее улучшение // М.: И.Л., 1957. С. 408–515.

Альберт Великий ... в кн.: Агрикультура в памятниках Западного средневековья, [Сб. ст.], М.–Л.: 1936, С. 231–283.

Бабиц А.А. Тенденции развития кукурузоводства в США // Кукуруза и сорго, 1986, 4, С. 40.

Багринцева В.Н. Сроки сева кукурузы как способ преодоления засухи // Проблемы борьбы с засухой: Сб. научн. тр. Ставроп. ГАУ, Ставрополь, 2005. С. 133–136.

Багринцева В.Н., Борщ Т.И., Штайн С.Е., Чебыкина Л.А. Опасные вредители кукурузы // Защита и карантин растений. 2004, 5. 34 с.

Багринцева. Интерактивные рекомендации по защите растений , 2005. HTML-версия документа от 29.01.2014 [23:40:22]. Оригинал: <http://www.twirpx.com/file/1012351/>.

Балаур Н.С. Перспективы изучения биоэнергетических основ формирования продуктивности и устойчивости растений // Изв. АН. Молд. ССР, сер. биол. и хим. наук. 1988. 1. С. 70–77.

Балашова Н.Н., Лазу М.Н., Юрку А.И. Наследование устойчивости кукурузы к пузырчатой головне // Генетика, 1988. Т. XXIU, 4. С. 682–686.

Балюра В.И. Биологические особенности и селекция кукурузы в районах Нечерноземной полосы // Сб. Кукуруза в новых районах. М.: Сельхозгиз, 1955. С. 45–82.

Балюра В.И. Скороспелость и длина дня. // Кукуруза, 1967, 2, с. 21–23.

Балюра В.И., Щагина А.К. Температура и скороспелость кукурузы // Кукуруза, 1968. 1. С. 25–27.

Бантинг А.Г. Сельскохозяйственная экология в настоящем и будущем // В кн.: Стратегия борьбы с вредителями, болезнями растений и сорняками в будущем. Пер. с англ., М.: Колос, 1977. С. 24.

Бархатянская Н.Г. Особенности развития *Sorosporium reilianum* (Мс.) Alpine и факторы устойчивости кукурузы к данному возбудителю: автореф. канд. дис., Харьков. 1967. 19 с.

Бархатянская Н.Г. Дегенерация и гипоплазические изменения у возбудителей пыльной головни кукурузы // Тр. НИИ биологии Харьковского Госуниверситета, 1963, 37. 10. С. 102–108.

Барбье М. Введение в химическую экологию. М.: Мир, 1978. 229 с.

Батыгин Н.Ф. Онтогенез высших растений. М.: Агропромиздат. 1986. С. 82–83.

Бек С. Изучение устойчивости к европейскому кукурузному мотыльку // Гибридная кукуруза, М.: Колос. 1964. С. 426–436.

Березкин А. Н., Малько А. М. Организация семеноводства сельскохозяйственных культур в Канаде. М.: Изд-во МСХА. 1998. 76 с.

Бзиков М.А., Мисик Н.А., Белонова Л.И. Роль предшественников и удобрений в снижении потерь урожая кукурузы от пузырчатой головни // Кукуруза, 1980. 6. С. 28.

Бокай С.С. Оценка биоэнергетической эффективности гибридов кукурузы // Вестник с.-х. науки. 1988, 11 (387), С. 137–143.

Борггардт А.И. Современное состояние вопросов в области познания болезней кукурузы // Труды НИИ кукурузы, 1932. 28. 54. С. 53.

Борисенко С.И. Биологические особенности пузырчатой головни кукурузы // Сб. научных трудов, 1951-1953 гг., Харьков, 1954. С. 141-149.

Боровская М.Ф., Матичук В.Г. Болезни кукурузы. Кишинев, «Штиинца». 1988. 274 с.

Боровская М.Ф., Матичук В.Г. Новый вид гелиминтоспориозной пятнистости на кукурузе в Молдавии // Изв. АН Молдавской ССР. С. 25-38.

Бочкарева З.А. Результаты изучения корневых гнилей озимой пшеницы на Кубани и агробиологическое обоснование мер борьбы с ними // Корневые гнили хлебных злаков и меры борьбы с ними. М.: 1970. С. 5-359.

Бурговиц Г.К. Бактериальные болезни растений // М.-Л.: Наука, 1936. 338 с.

Бургин М.С. Технологический подход к системе наука-производство-потребление // Science and Science, 1997. 3-4. С. 16-25.

Бутенко Г.М., Войтенко В.П. Генетические и иммунологические механизмы возрастной патологии // Киев, 1983. "Здоровье". 142 с.

Вавилов Н.И. Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям // Изв. Петровской сельскохозяйственной академии. М.: 1919. вып. 1-4, 240 с.

Вавилов Н.И. Учение об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям (применительно к вопросам селекции) // Теоретические основы селекции растений. М.: Л., 1935. С. 893-990.

Ван дер Планк Я.Е. Устойчивость растений к болезням. М.: Колос, 1972. 254 с.
Вандерпланк Я. Генетические и молекулярные основы патогенеза у растений. М.: Мир, 1981. 236 с.

Веденеев Г.И. Селекция раннеспелых гибридов кукурузы в Поволжье // Автореф. докт. дисс., Одесса. 1990. 48 с.

Вербицкая Н.М. Производство раннеспелой кукурузы во Франции // Сельское хоз-во за рубежом. 1983, 12, С. 27-29.

Вердеревский Д.Д. Вопросы иммунитета и оздоровления растений. К.: Урожай, 1964. 372 с.

Вилкова Н.А., Иващенко В.Г., Фролов А.Н. и др. // Методические рекомендации по оценке кукурузы на комплексную устойчивость к вредителям и болезням. М.: 1989. ВАСХНИЛ, 1989. 43 с.

Вилкова Н.А., Шапиро И.Д. Иммунологическая защита растений от вредителей // В кн.: Научные основы защиты растений. М.: 1984. С.116-138.

Винджиев Н.Л. Механико-технологическое обоснование методов снижения потерь от травмирования зерна при уборке кукурузы и масличных культур // Автореф. ... докт. дис., Нальчик. 1999. 42 с.

Войтович К.А. Изучение биологических особенностей пузырчатой головни в условиях Молдавии, 1958.

Володарский, Н.И. Биологические основы возделывания кукурузы / Н.И. Володарский. 2-е изд. перераб. и доп. М.: Агропромиздат, 1986. 187 с.

Воронин К.Е., Вилкова Н.А., Афанасенко О.С., Иващенко В.Г., Исси И.В., Воронина Э.Г. Интеграция иммунитета растений и биометода как биоэкологическая основа стратегии совершенствования фитосанитарных технологий в агроэкосистемах // Вестник защиты растений, СПб. 1999. 1. С. 67-73.

Воронин М.С. О пьяном хлебе в Южно-Уссурийском крае // Ботанические записки, 1890-1892. С. 13-21.

Воронков Л.А. Об ингибировании ауксиноксидазной активности пероксидазы антоцианами листьев кукурузы, зараженных пузырчатой головней // Тр. V Всес. сов. по иммунитету растений, К.: 1969. 6.

Галеев Г.С. Методы селекции гибридной кукурузы // Кукуруза М.: Сельхозгиз, 1960, С. 80–96.

Галеев Г.С. Селекционное использование мировой коллекции кукурузы // Бюлл. ВИР, 1974, 43. С. 9–11.

Галеев Г.С. Современное состояние и перспективы селекции кукурузы в СССР и странах СЭВ // IV съезд ВОГиС, М.: 1982. С. 103–104.

Галеев Г.С., Сотченко В.С. Селекционная модель продуктивной гибридной кукурузы для возделывания на силос в северных областях СССР // Материалы IX заседания секции кукурузы и сорго ЕУКАРПИИ; Краснодар: КНИИСХ. 1979. ч. II. С. 243–252.

Галеев Г.С., Иващенко В.Г. Эколого-генетическая экспрессия устойчивости кукурузы к стеблевым гнилям и ее использование в селекции на скороспелость и продуктивность // Тез. докл. IX Всес.сов. по иммунитету растений к болезням и вредителям. Минск, 1991. С. 80–81.

Галеев Г.С., Таова Л.А. Селекция высоколизиновой кукурузы на Кубанской опытной станции ВИРю/В сб. Селекция высоколизиновой кукурузы, Краснодар, 1976, вып. XI. С. 14–17.

Галеев Г.С., Сотченко В.С., Никоноренков В.А., Иващенко В.Г. Вредоносность стеблевых гнилей кукурузы и характер ее проявления в условиях Краснодарского края // Информ.бюлл. по кукурузе. Мартонвашар, 1985. 4. С. 61–78.

Георгиев Т.М., Бери Ф.И., Лоеш П.И., Паес А.В. Взаимосвязь некоторых физических признаков семян нормальной кукурузы и опейк-2 и реакция на грибные заболевания // Матер. IX заседания ЕУКАРПИИ, Краснодар, 1979. С. 454–466.

Гешеле Э. Э., Виноградова Н. И. Заболевания кукурузы в Западной Сибири и меры борьбы с ними // Труды Омского сельскохозяйственного института. 1957. 22. 1. С. 117–124.

Гешеле Э.Э. Головные окрестности Синельникова // Мат. по микологии и фитопатологии. Екатеринослав, 1927. 1, С. 92–95.

Гешеле Э.Э. Основы фитопатологической оценки в селекции. М.: Сельхозгиз, 1941.

Гешеле Э.Э. Основы фитопатологической оценки в селекции. М.: 1964. 199 с.

Гешеле Э.Э. Полевая устойчивость растений к заболеваниям и методы её определения // Сельскохозяйственная биология. 1969, 4. 5. С. 673–682.

Гешеле Э.Э. Методическое руководство по фитопатологической оценке зерновых культур. Одесса. 1971. 179 с.

Гешеле Э.Э. Основы фитопатологической оценки в селекции растений. М.: 1978, 206 с.

Гешеле Э.Э., Иващенко В.Г. К вопросу о методике испытания кукурузы на устойчивость к фузариозной стеблевой гнили // Бюлл. ВСГИ, 1971. 14 С. 46–49.

Гешеле Э.Э., Иващенко В.Г. Заселение стебля пшеницы грибами фузариум // Научно-техн. бюлл. ВСГИ, Одесса 1975. 25. С. 56–59.

Гешеле Э.Э., Иващенко В.Г. Оценка кукурузы в процессе селекции на устойчивость к инфекционным заболеваниям // Научн. тр. ВСГИ, 1973. 10. С. 211–225.

Гёринг Н. Гибридная сила. В кн.: Жизнеспособность семян // Пер. с англ. Н.А. Емельяновой; под ред. и с предисл. М.К.Фирсовой. М.: Колос, 1978. С. 213.

Глазко В.И., В.Ф.Чешко. Август – 48. Уроки прошлого (научное киллерство, к истории советской генетики, к феномену распада СССР), Монография, М.: Изд-во РГАУ–МСХА им. К.А. Тимирязева. 2009.

Гойман Э. Инфекционные болезни растений. М.: Изд-во ин. лит., 1954. 608 с.

Гладков И. С. Продовольственное обеспечение населения планеты // МЭ и МО, 2001, 3. С. 15–21.

Гончар И.Д., Разуваева Н.Ф., Иванникова В.И. Некоторые итоги и перспективы селекции на скороспелость и холодостойкость // Селекция и семеноводство, 1983. 4. С. 4–10.

Горбачева А.Г. Селекционные и генетические аспекты использования цитоплазматической мужской стерильности кукурузы: автореф. ... докт. дис. СПб.: 2007. 48 с.

Горленко М.В. Болезни кукурузы в Московской области // Селекция и семеноводство. 1952. 5. С. 79–80.

Горленко М.В. Болезни пшеницы. М.: Сельхозгиз, 1951. 254 с.

Горленко М.В. Стеблевые гнили кукурузы и сорго // Защита растений, 1961. 8. С. 45–46.

Гречанюк А.М. Снижение отрицательных последствий травмирования семян кукурузы приемами обработки пленкообразующими препаратами: автореф. ... канд. дис. Днепропетровск, 1984. 25. С. 45–46.

Лекомцева С.Н. Грибные болезни сельскохозяйственных растений. Зерновые и крупяные культуры. СПб.: 2006, вып. 1. 28 с.

Грисенко Г. В., Дудка Е. Л. Приемы агротехники как составная часть интегрированной системы защиты кукурузы // Агротехнический метод защиты полевых культур. М.: 1981. С. 21–25.

Грисенко Г. В., Дудка Е. Л. Методика фитопатологических исследований по кукурузе. Днепропетровск. 1980. 61 с.

Грисенко Г. В., Дудка Е. Л. Особенности развития пыльной головки кукурузы *Sorosporium reilianum* (Kuehn) McAlp. в полевых условиях // Микол. и фитопатол., 1979. т. 13. 1. С. 37–42.

Грисенко Г. В., Дудка Е. Л. Эколого-географические популяции *Sorosporium reilianum* (Kuehn) McAlp. и их патогенность на кукурузе // В сборнике «Экологические аспекты вредоносности болезней зерновых культур». Л.: 1987. ВИЗР. С. 52–58.

Грисенко Г.В. Влияние комбинированных протравителей на поражаемость кукурузы стеблевой и корневой гнилью // Химия в сельском хозяйстве. 1969. 3. С. 29–32.

Грисенко Г.В. Збудники кореневої гнилі кукурудзи та вплив на розвиток захворювання деяких агротехнічних прийомів // Вісник с.-г. науки. 1967. 5. С. 43–49.

Грисенко Г.В. О формах паразитизма факультативных патогенов на кукурузе // Микология и фитопатология. 1977. 5. С. 251–257.

Грисенко Г.В. Стеблевые гнили кукурузы // Защита растений. 1964. 10. С. 19–20.

Грисенко Г.В. Формирование паразитизма и особенности борьбы с факультативными патогенами, поражающими кукурузу: автореф. докт. дис., Киев, 1970, 44 с.

Грисенко Г.В. Фузариозная стеблевая гниль кукурузы // Докл. ВАСХНИЛ, 1966, 1, с. 13–17.

Грисенко Г.В., Дудка Е.Л. Патолого-морфологические изменения у кукурузы в зависимости от формы проявления пыльной головки // Проблемы онкологии и терапии растений. Л., 1975, с. 427–430.

Грисенко Г.В., Дудка Е.Л. Изменчивость *Sorosporium reilianum* Mc. Alpine и её роль при создании инфекционного фона в селекции кукурузы на устойчивость к пыльной головне // Методы фитопатол. исслед. в селекции растений, М., 1977, с. 70–75.

Грисенко Г.В., Дудка Е.Л. Особенности развития пыльной головки кукурузы в зависимости от гидротермических факторов. // Бюлл. ВНИИ кукурузы, 1971, 4(21), с. 51–54.

Грисенко Г.В., Дудка Е.Л. Патолого-морфологические изменения у кукурузы в зависимости от форм проявления пыльной головки // Проблемы онкологии и тератологии растений. Л., 1975, с. 427–430.

Грисенко Г.В., Дудка Е.Л. Эколого-географические популяции *Sorosporium reilianum* (Kuehn) McAlp. и их патогенность на кукурузе // Микология и фитопатология, 1976, 10, 5, с. 385–390.

Грисенко Г.В., Карпенко Л.А. Влияние хлорхолинхлорида на поражаемость озимой пшеницы корневыми гнилями в условиях орошения // Микология и фитопатология, 1978, 2, 64, с. 305–309.

Грисенко Г.В., Навроцкая Н.Б., Инглик П.В. Методы определения устойчивости кукурузы к стеблевым гнилям // Сб. Новые приемы борьбы с вредителями и болезнями кукурузы. Днепропетровск, 1979, с. 86–95.

Грисенко Г.В., Сиденко И.Е., Сотула Т.Л. и др. Изучение иммунитета, экологических и других факторов, влияющих на устойчивость кукурузы к болезням // Проблемы повышения продуктивности кукурузы и озимой пшеницы в степи УССР. Днепропетровск. 1974. С. 115–122.

Грушка Я. Монография о кукурузе. М.: Колос. 1965. 348 с.

Гулецкая Е.Г. Главнейшие болезни кукурузы в условиях Белоруссии и разработка мер борьбы с ними: автореф. ... канд. дисс., Минск. 1958. 22 с.

Гупало П.И. Возрастные изменения растений и их значение в растениеводстве. М.: Наука. 1969. 252 с.

Гурьев Б.П., Гурьева И.А. О генетическом потенциале зародышевой плазмы кукурузы и путях его использования в гетерозисной селекции // Селекция и семеноводство. К.: 1967. 34. С. 19–29.

Гурьев Б.П., Гурьева И.А. Генетическая и селекционная ценность мировой коллекции кукурузы // Сб. ВНИИ кукурузы. Днепропетровск. 1976. С. 34–40.

Гутнер Л.С. Головневые грибы (по материалам А.А. Ячевского). Огиз. Сельхозгиз. Москва. 1941. Ленинград. 383 с.

Двуражна М., Гайда З. Комплексная устойчивость к стеблевой ржавчине выбранных гибридов яровой пшеницы // Мат. СЭВ. Одесса. 1982. С. 75–76.

Диканев Г.П. Влияние предшественников на продуктивность зерновой кукурузы в Нижнем Поволжье // Кукуруза и сорго. 1997. 3. С. 2–3.

Диканева Л. А. Устойчивость самоопыленных линий кукурузы к пузырчатой головне // Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 1973. 51. 1. С. 184–186.

Диканева Л.А. Изучение устойчивости сахарной кукурузы к основным болезням в условиях Волго-Актюбинской поймы: автореф. ... канд. дисс. Л.: 1973. 19 с.

Долженко В.И. Фитосанитарная безопасность страны // Третий Всероссийский съезд по защите растений (16–20 декабря 2013 г., СПб.) Фитосанитарная оптимизация агроэкосистем: материалы съезда в трёх томах. СПб.: 2013. т.1. С. 138–143.

Докучаев В.В. Русский чернозём. СПб.: 1883 (докторская диссертация).

Донцов В.В. Влияние влажности почвы на корневую систему кукурузы в различные этапы онтогенеза // Биологические основы повышения продуктивности и охраны растительных сообществ Поволжья. Горький. 1982. 7. С. 104–109.

Дорожкин Н.А., Горленко С.В., Ремнева З.И. Наиболее распространенные болезни кукурузы в БССР // Кукуруза в БССР. Минск. 1957. С. 372–376.

Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. М.: Колос. 1965. 423 с.

Драгавцев В.А., Шкель Н.М., Нечипоренко Н.Н. Задачи идентификации генотипов растений по фенотипам // Матер. СЭВ. Теор. и прикл. аспекты селекции и семеноводства пшеницы, ржи, ячменя и тритикале. Одесса. 1981. С. 152–153.

Дувик Д.Н. Изменение урожайности, спелости и устойчивости к болезням и вредителям, наступившие в кукурузных гибридах за 45 лет в США // X заседание ЕУКАРПИИ. Варна. 1979.

Дудка Е.Л. Влияние гидротермических и биотических факторов на развитие пыльной головки кукурузы и обоснование приемов борьбы с заболеваниями: автореф. ... канд. дисс., К.: 1973. 21 с.

Дудка Е.Л., Матюха Л.А., Ковтун Н.В. Влияние гербицидов на поражаемость кукурузы головневыми заболеваниями // ВНИИ кукурузы, Днепропетровск, 1988, 1(68). С. 50–55.

Дунин М.С. Иммуногенез и его практическое использование // Труды. с.-х. академии им. Тимирязева. 1946. 40. 144 с.

Дунин М.С. Некоторые особенности патогенеза пузырчатой головки кукурузы // Известия ТСХА, М.: 1956. 1. С. 43–60.

Душкина Л.И., Котова Г.П., Потапов А.П. Устойчивость самоопыленных линий и простых гибридов кукурузы к головневым болезням // Новое в селекции и семеноводстве сельскохозяйственных культур. 1987. С. 120–124.

Дьяченко В.Ф., Ерохина С.А., Березкин Ю.Н. Прогноз развития вредителей, болезней и сорняков кукурузы на 1987 и 1988 гг. // Кукуруза и сорго. 1987. 2. С. 34–36; 1988. 2. С. 41–44.

Дьяченко В.Ф., Ерохина С.А., Березкин Ю.Н. Прогноз развития вредителей, болезней и сорняков // Кукуруза и сорго. 1989. 1. С. 43–45.

Ерохина С.А. Южный гельминтоспориоз // Кукуруза и сорго. 1990. 3. С. 45–48.

Жаворонков И.П. Некоторые наблюдения над *Helminthosporium turcicum* Pass // Матер. по микологии и фитопатологии. 1915. 1. 1. С. 42–50.

Жарасбаева О. Эффективность комбинированного применения ТМТД с микроэлементами против пыльной головки кукурузы // Защита полевых культур, пастбищ и сенокосов от вредителей, болезней и сорняков. Алма-Ата. 1981 (1982). С. 84–87.

Жариков Я.П., Бзиков М.А. Пыльная головня кукурузы // Орджоникидзе. 1972. С. 42–43.

Жуковская С.А., Овчинникова А.М. Возбудители грибных болезней сои // В кн.: Возбудители болезней с.-х. растений Дальнего Востока. М.: 1980. С. 5–50.

Жученко А.А. Адаптивный потенциал культурных растений // Кишинев. Штиинца. 1988. 323 с.

Жученко А.А. Экологическая генетика культурных растений. Кишинев. Штиинца. 1980. 587 с.

Зазимко М.И. Новая концепция защиты озимой пшеницы от болезней и вредителей // Зерновые культуры. 1991. 4. С. 20–21.

Зазимко М.И. Экологическая система защиты колосовых культур от болезней и вредителей на Северном Кавказе: автореф. ... докт. дис., СПб.: 1995. 40 с.

В.А. Захаренко. Проблема резистентности вредных организмов к пестицидам – мировая проблема // Вестник защиты растений. 2001. 1. С. 3–17.

Зиноватный Г.И. Фузариоз кукурузы и стимуляция роста растений гиббереллиноподобными веществами // Вопросы земледелия на юге Украины, К.: 1964.

Зозуля А.Л. Анатомо-морфологические способы оценок селекционного материала кукурузы // Селекция и семеноводство. К.: 1983. 55. С. 27–30.

Ивахненко М.Я. Фузариоз колоса пшеницы и его вредоносность в условиях Северо-Осетинской АССР // Тр. Северо-Осетинского с.-х. института. 1960. 21. С. 83–94.

Ивахненко А.Н. К изучению головневых болезней кукурузы // Записки Харьковского СХИ. 1955. 11 (48). С. 121–138.

Ивахненко А.Н. Расширение отечественного генофонда скороспелых инбредных линий кукурузы // Вестник с.х. науки. 1989. 12 [399]. С. 71–76.

Ивахненко А.Н. Селекция кукурузы на раннеспелость и холодостойкость. // Матер. докл. IX заседания ЕУКАРПИИ. Краснодар. 1977. С. 253–262.

Ивахненко А.Н. К изучению головневых болезней кукурузы // Записки Харьковского СХИ. 1955. II [48]. С. 121–138.

Ивахненко А.Н. Оценка холодостойкости прорастающих семян кукурузы методом полевого опыта // Сб. тр. ВНИИ кукурузы Днепропетровск. 1976. С. 44–0.

Ивахненко А.Н. Природа гипертрофических разрастаний соцветий кукурузы, зараженных пыльной головней // Труды Харьковского СХИ. 1962. 38 [75]. С. 86–99.

Ивахненко А.Н., Борисов В.Н. Применение диаллельного анализа комбинационной способности линий кукурузы дл–я выделения доноров устойчивости к фузариозу // Сельскохозяйств. биология. 1986. 2. С. 57–60.

Ивахненко А.Н., Орлянский Н.А., Борисов В.Н. Изучение устойчивости новых инбредных линий кукурузы к фузариозу початков // Бюлл. ВНИИ кукурузы. Днепропетровск. 1984. 63. С. 9–13.

Ивахненко А.Н., Борисов В.Н., Дудка Е.Л. Фузариоз и плесневение зерна кукурузы // Сельское хозяйство за рубежом. 1983. 3. С. 24–28.

Ивахненко А.Н. Селекция кукурузы на раннеспелость и холодостойкость // Материалы IX заседания ЕУКАРПИИ, селекция кукурузы и сорго: В книге: Селекция и генетика кукурузы. Краснодар. 1979. С. 10–37.

Ивашенко В.Г. Стеблевые и корневые гнили кукурузы в Одесской области // Научно-техн. бюлл. ВСГИ. 1970. 12. С. 54–56.

Ивашенко В.Г. Стеблевые гнили кукурузы, этиология болезней и вопросы сортоустойчивости: автореф. ... канд. дисс. Одесса. 1972. 21 с.

Ивашенко В.Г. Изучение устойчивости кукурузы к стеблевым гнилям, пузырчатой головне и стеблевому мотыльку в южной степи УССР // Мат. Всес. Научно-техн. конф. молодых ученых по проблемам кукурузы. Днепропетровск. 1976. С. 128–129.

Ивашенко В.Г. Некоторые особенности анатомического строения стеблей кукурузы в связи с устойчивостью к полеганию и повреждению кукурузным мотыльком // Научно-техн. бюлл. ВСГИ. Одесса. 1976. 26. С. 56–60.

Ивашенко В.Г. Исходный материал в селекции кукурузы на устойчивость к болезням в Причерноморской степи УССР // Сб. Генетические основы болезнеустойчивости полевых культур. Рига. Зинатне. 1977. С. 86–90.

Ивашенко В.Г. О взаимосвязи корневых и стеблевых гнилей кукурузы и пшеницы в условиях юга УССР // Научно-техн. бюлл. ВСГИ. Одесса, 1977. 30. С. 44–47.

Ивашенко В.Г., Лан Н.Т. Фитотоксичность возбудителей корневых гнилей озимой пшеницы // Микол. и фитопатол. Л.: 1978. 12. 3. С. 256–258.

Иващенко В.Г., Вареник Б.Ф. Изучение устойчивости трехлинейных гибридов кукурузы к стеблевым гнилям в тестерных и реципрокных скрещиваниях // Научно-техн. бюлл. ВСГИ. Одесса. 1981 1[39]. С. 62–65.

Иващенко В.Г. Устойчивость кукурузы к фузариозной и угольной гнилям как функция физиологической реактивности растений // Тез. докл. VII Всес. совещ. по иммунитету с.-х. растений к болезням и вредителям. Новосибирск. 1981. С. 116–117.

Иващенко В.Г., Никоноренков В.А., Инглик П.В., Хроменко А.С. Анализ наследования устойчивости кукурузы к различным популяциям возбудителей стеблевых гнилей // Тез. докл. конф. “Проблемы и пути повышения устойчивости растений к болезням и экстремальным условиям среды в связи с задачами селекции” Л.: 1981. 4. 3. С. 204

Иващенко В.Г. Оценка комбинационной способности линий кукурузы по устойчивости к пыльной головне в диаллельных скрещиваниях // Тез. докл. IV съезда ВО-ГиС им. Н.И.Вавилова. Кишинев, 1982. 5. С. 67–68.

Иващенко В.Г., Вареник Б.Ф. Устойчивость к стеблевым гнилям простых и полученных на их основе двойных гибридов // Научно-техн. бюлл. ВСГИ. Одесса. 1982. 2[44]. С. 65–69.

Иващенко В.Г. Результаты изучения устойчивых к пузырчатой головне форм на участках гибридизации // Селекция и семеноводство. М.: 1983. 11. С. 20.

Иващенко В.Г., Никоноренков В.А., Инглик П.В., Хроменко А.С. Диаллельный анализ комбинационной способности самоопыленных линий кукурузы по устойчивости к стеблевым гнилям в различных условиях выращивания // Сельскохозяйств. биол., 1983. 5. С. 77–78.

Иващенко В.Г., Флоря Н.Б., Никоноренков В.А., Инглик П.В., Хроменко А.С. Исследование устойчивости кукурузы к различным популяциям возбудителей стеблевых гнилей и пузырчатой головни. // Доклады II Национального симпозиума по иммунитету растений. Пловдив, 1983. 1. С. 243–249.

Иващенко В.Г., Вареник Б.Ф. О взаимосвязи между зараженностью растений кукурузы возбудителями стеблевых гнилей в фазе проростков и пораженностью их в полную спелость // Научно-техн. бюлл. ВСГИ. Одесса. 1984. С 39–42.

Иващенко В.Г., Соколов В.М. Ломкость стеблей кукурузы и пути совершенствования методики испытания гибридов // Селекция и семеноводство. 1984. 1. С. 19–20.

Иващенко В.Г., Никоноренков В.А., Выносливость кукурузы к фузариозной стеблевой гнили как индукция патогеном положительных модификаций по продуктивности // Тез. докл. VIII Всес.сов. по иммунитету с.-х. растений к болезням и вредителям. Рига. 1986. 1. С. 66–67.

Иващенко В.Г. Методика оценки пораженности стеблевыми гнилями и краткосрочного прогноза потерь кукурузы на зерно // ВАСХНИЛ, ВИЗР. Л.: 1989. 18 с

Иващенко В.Г. Колонизация кукурузы возбудителями стеблевых гнилей распространенных на юге Украины // Микология и фитопатология. 1989. 23. 6. С. 572–576.

Иващенко В.Г., Никоноренков В.А. О вредоносности стеблевых гнилей в связи с селекцией кукурузы на гетерозис // Сельскохозяйств. биология. М.: 1989. 1. С. 99–102.

Иващенко В.Г. Вареник Б.Ф., Соколов В.М. Вредоносность стеблевых гнилей кукурузы на юге Украины // Селекция и семеноводство. М.: 1990. 5. С. 19–22.

Иващенко В.Г., Назаровская Л.А. Характеристика сумчатой стадии возбудителя фузариоза колоса различных культур в Краснодарском крае // Доклады ВАСХНИЛ. М.: 1990. 12. С. 11-14.

Иващенко В.Г. Грибные болезни стеблей и листьев кукурузы в различных эколого-географических зонах // Микология и фитопатология. Л.: 1991. 25. 5. С. 432–437.

Иващенко В.Г., Никоноренков В.А. Фузариозная и цефалоспориозная инфекция, её влияние на жизнеспособность семян и возможность переноса возбудителей // Бюлл. ВИЗР. 1991. 75. С. 33–39.

Иващенко В.Г., Матвеева Г.В. Самоопыленные линии кукурузы // Каталог мировой коллекции ВИР (оценка на устойчивость к стеблевым гнилям). Л.: 1991. 595. 24 с.

Иващенко В.Г. Устойчивость кукурузы к основным болезням и разработка методов ее повышения: автореф. ... докт. дисс. СПб., 1992. 38 с.

Иващенко В.Г., Никоноренков В.А. Анализ динамики пораженности стеблевыми гнилями и ломкости стеблей линий и гибридов кукурузы различной степени устойчивости // Сельскохозяйственная биология. 1993. 3. С. 67–71.

Иващенко В.Г., Шипилова Н.П., Назаровская Л.А. Принципы оценки инфекционного потенциала *Gibberella zeae* (Schw.) Petch – основного возбудителя фузариоза колоса зерновых культур // Микология и фитопатология. 1994. 28. 2. С. 45–49.

Иващенко В.Г., Гаркушка В.Г., Царегородцева О.Е. Эколого-генетические аспекты устойчивости кукурузы к южному гельминтоспориозу // Бюлл. ВИЗР. 1994. 77. С. 54–58.

Иващенко В.Г. Устойчивость кукурузы к гиббереллезной стеблевой гнили как фактор подавления осеннего образования перитециев *G. zeae* // Бюлл. ВИЗР. 1994. 77. С. 49–53.

Иващенко В.Г. Эпидемиологические аспекты фузариоза колоса пшеницы // Тез. докл. Всероссийского съезда по защите растений. 1995. С. 562–563.

Иващенко В.Г. Вредоносность основных болезней, кукурузного мотылька // Кукуруза и сорго. 1996. 3. С. 12–15.

Иващенко В.Г., Назаровская Л.А. Источники инфекции фузариоза колоса - зерновых культур в Краснодарском крае // Защита и карантин растений. 1998. 11. С. 30–31.

Иващенко В.Г. Продуктивность кукурузы, устойчивость к засухе и стеблевым гнилям // Кукуруза и сорго. 2000. 2. С. 17–22.

Иващенко В.Г., Сотченко Е.Ф., Шипилова Н.П. Фузариоз початков кукурузы // Микология и фитопатология. 2000. 34. 6. С. 63–70.

Иващенко В.Г., Шипилова Н.П., Левитин М.М. Видовой состав грибов рода *Fusarium* в азиатской части России // Микология и фитопатология. 2000. 34. 4. С. 54–58.

Иващенко В.Г., Сотченко Ю.В. Способ отбора гибридов кукурузы, устойчивых к засухе и стеблевым гнилям (патент на изобретение №2189736 от 27.09.2002).

Иващенко В.Г., Сотченко В.С., Горбачева А.Г., Сотченко Ю.В. Селекция кукурузы на устойчивость к вредным организмам и засухе // Вестник защиты растений, 2003, 2. С. 22–30.

Иващенко В.Г. Типы устойчивости кукурузы к болезням и пути их использования в селекционной практике // Типы устойчивости растений к болезням (Материалы научного семинара). 2003. С. 61–82.

Иващенко В.Г., Шипилова Н.П., Назаровская Л.А. Фузариоз колоса хлебных злаков. СПб.: 2004. 164 с.

Иващенко В.Г., Шипилова Н.П. Грибы рода *Fusarium* на семенах хлебных злаков в основных зерновых регионах России (ареалы, частота встречаемости, соотношение). Санкт-Петербург. 2004. 20 с.

Иващенко В.Г., Сотченко Ю.В., Сотченко Е.Ф. Совершенствование системы оценок кукурузы на устойчивость к засухе и фузариозу початков // Вестник защиты растений. 1. 2006. С. 16–20.

Иващенко В.Г. Распространенность основных болезней кукурузы в СССР и СНГ // Вестник защиты растений (приложение). Санкт-Петербург. 2007. С. 68–81.

Иващенко В.Г., Шипилова Н.П. Фузариоз колоса хлебных злаков в России: биоэкологический и эпифитотический аспекты // Лаборатория микологии и фитопатологии им. А.А.Ячевского, ВИЗР. История и современность (сб. науч. тр.). Вестник защиты растений (приложение). Санкт-Петербург. 2007. С. 47–59.

Иващенко В.Г. Технология отбора исходного материала и создания гибридов кукурузы с групповой и комплексной устойчивостью к болезням и засухе. Санкт-Петербург. 2009. 44 с.

Иващенко В.Г. Возбудители болезней кукурузы, оценка их опасности и возможности защиты // Иммунопатология, аллергология, инфектология. 2010. 1. С. 104–105.

Иващенко В.Г. Пузырчатая головня кукурузы: этиология, патогенез болезни и проблема устойчивости (уточнение парадигмы) // Вестник защиты растений. 2011. 4. С. 40–56.

Иващенко В.Г. Болезни кукурузы фузариозной этиологии: основные причины и следствия // Вестник защиты растений. Санкт-Петербург. 2012. 4. С. 3–19.

Иващенко В.Г. Семенные инфекции кукурузы: этиология, диагностика, особенности защиты // Вестник защиты растений. Санкт-Петербург. 2015. 1. С. 22–30.

Ильин Владимир Семенович. Селекция ранних гибридов кукурузы в Западной Сибири: автореф. ... докт. дисс. Новосибирск. 1990. 35 с.

Инглик П.В. Изучение устойчивости исходного материала кукурузы к фузариозной гнили в условиях Закарпатья: автореф. ... канд. дисс., Харьков, 1979. 19 с.

Иржи П., Черны В., Грушка Л. Формирование урожая основных сельскохозяйственных культур // Пер. с чеш. З.К. Благовещенской, М.: Колос, 1984. 367 с.

Кабалкина Н.А. Проблемы сортоиспытания на иммунитет // Тр. ВАСХНИЛ, М.: Колос, 1979. С. 128 – 133.

Калашник М.С., Мельник В.Я., Алдонина В.И. Фотопериодическая реакция растений сорго // Бюлл. ВНИИ кукурузы. Днепропетровск, 1983. 62, с.

Калашник М.С., Мельник В.Я., Алдонина В.И. Фотопериодическая реакция растений сорго // Бюллетень ВНИИ кукурузы. Днепропетровск. 1984. 1/63. С. 58 – 61.

Калашник Н.А. Двутестерный метод в генетике количественных признаков яровых пшениц // Сб. Теория отбора в популяциях растений. Новосибирск. Наука, 1976, С. 143–149.

Калашников К.Я., Шапиро И.Д. Вредители и болезни кукурузы. Л.: Издательство. с.-х. литературы., 1962. 189 с.

Калинин Ф.Л. Биологически активные вещества в растениеводстве (Теория и практика применения) // Киев, 1984. 319 с.

Калнина В.К. Болезни кукурузы и меры борьбы с ними в Латвии // Краткие итоги научных исследований. Рига. 1959. С. 50.

Калужный А.И., Литвиненко Е.А. Гричанюк А.М. Интенсивность начального роста протравленных семян кукурузы // Защита растений. М.: 1991. 4. С. 11–13.

Капустин В.П. Повышение качества полевых механизированных работ // Вестник с.-х. науки, 1989. 10. С. 26–27.

Каратыгин И.В. Исторические аспекты паразитизма у грибов // Микология и фитопатология, Л.:1986. 20. 4, С. 322–329.

- Каратыгин И.В. Возбудители головни зерновых культур. Л.: Наука, 1986, 112 с.
- Каратыгин И.В. Головневые грибы: онтогенез и филогенез. Л.: 1981. 202 с.
- Каратыгин И.В. Развитие в тканях *Zea mays* L возбудителя пузырчатой головни в связи с его жизненным циклом: автореф. ... канд. дисс. Л.: 1971. 25 с.
- Каратыгин И.В. Формирование футляра вокруг гиф *Ustilago maydis* (ДС) Cda при их внедрении в клетки *Zea mays* L как защитная реакция растения-хозяина // Тез. докл. V Всес. сов. по иммунитету с.х. растений, 1969.С. 94–97.
- Каратыгин И.В. Строение патогена и его развитие в тканях растений-хозяев как критерий устойчивости растений к грибной инфекции // Микология и фитопатология, Л.: 1968. 2. 5. С. 414–420.
- Каратыгин И. В. Формирование сорусов и дифференциация спор *Ustilago maydis* (DC.) Cda . на листьях // Докл. АН СССР. М.: 1968 , 183. 6, С. 1458–1460.
- Каратыгин И.В. Генетика головневых грибов // Генетические основы устойчивости растений к болезням. Л.: Колос, 1977, С. 95–109.
- Каталог гибридов и сортов 2013 г. (KWS ZAAE AG). Центр. офис в Липецке info@kws-rus.ru
- Каталог мировой коллекции ВИР // ВАСХНИЛ ВИР сост. В.Г.Иващенко, Г.В.Матвеева. Л.: 1991. 25 с.
- Катыс М., Блоков И., Тютельян В. В мире заметили проблему генно - модифицированных продуктов // Социально- экологический союз, сообщение UCS- INFO / 972, 13 февраля 2003.1. С. 53–59.
- Качество семян важнейших сельскохозяйственных растений в Российской Федерации. М.: изд. «ИКАР», 2005, 70 с.
- Кефели В.И. Регуляция роста высших растений и гормональные системы у микроорганизмов – общее и специфичное в связи с явлениями патологического роста. // Проблемы онкологии и тератологии растений. Л.: Наука, 1975. С.1722.
- Кефели В.И. Рост растений. М.: 1973. 118 с.
- Кефели В.И. Фотосинтез и температурный фактор // Физиология растений (хроника). 1989. 36. 1, С. 201–203.
- Киреев В.Н. Кукуруза в районах с ограниченными тепловыми ресурсами // Кукуруза и сорго, 1989. 1. С. 18-20.
- Кирилелашвили Н.С. Фузариоз кукурузы в Грузии // Вестник Груз. бот. об-ва, 1978. С. 80 – 83.
- Кирпа Н. О качестве кукурузы позаботятся семенные мини-заводы // Журнал "ЗЕРНО", 2012. 3.
- Клечковская Е.А., Ситникова К.А. Роль сорта озимой пшеницы в симбиотических отношениях с фузариозом // Научно-техн. бюлл. ВСГИ, Одесса. 1988. 7. 67. С. 60-64.
- Климашевский Э.Л. Роль сортов в снижении затрат энергии в растениеводстве // Вестник с.- х. наук, М.: 1984. 8. С. 67–76.
- Климашевский Э.Л. Физиолого-генетические аспекты корневого питания растений // Сиб. вестник с.-х. науки. 1983.4. С. 38–45.
- Клименко П.Д. Создание линий кукурузы устойчивых к пузырчатой головне. // Тез. докл. II съезда ВОГиС, М.: 1972. С. 5
- Ключко П.Ф., Асыка Ю.Я., Вареник Б.Ф. Зависимость между урожайностью, скоростью потери влаги зерном и устойчивостью к болезням одновременно созревающих гибридов кукурузы // Научно-техн. бюлл. ВСГИ, Одесса, 1984, 1. (51). С. 15–18.

Ключко П.Ф., Иващенко В.Г. Вареник Б.Ф. Изучение вредоносности стеблевых гнилей на ремонтантных и обычных линиях кукурузы. // Селекция и семеноводство. К.: 1984. 27. С. 59–62.

Ключко П.Ф., Иващенко В.Г., Сергеев В.В. Использование метода сестринских скрещиваний в селекции кукурузы на устойчивость к пузырчатой головне // Научно-техн. бюлл. ВСГИ, Одесса. 1976.27. С. 10–13.

Ключко П.Ф., Иващенко В.Г., Сергеев В.В. Некоторые вопросы селекции кукурузы на улучшение качества зеленой массы и устойчивость к болезням // Научно-техн. бюлл. ВСГИ, Одесса. 1977. XXX. С. 39–40.

Ключко П.Ф., Сергеев В.В., Иващенко В.Г., Пыльнева П.Н. Некоторые свойства низкоглигизиновых гибридов кукурузы //Селекция и семеноводство. К.: 1981. 47. С. 12–16.

Ключко П.Ф., Соколов В.М.: Мандренко А.Ф. Новый среднеспелый, простой модифицированный гибрид кукурузы Од Ма 310 // Научно-техн. бюлл. ВСГИ, 1987. 2. С. 3–7.

Кобелева Э.Н. Некоторые аспекты изучения устойчивости кукурузы к болезням // Генетические аспекты болезнеустойчивости полевых культур. Рига, "Зинатне", 1977, С. 49–54.

Кобелева Э.Н., Бляндур О.В. Селекция мутантных линий кукурузы на болезнеустойчивость // Кишинев, 1977. 128 с.

Коваль С.Ф. Комплексный отбор ценных генотипов на провокационном фоне у самоопыленных культур // Сельскохозяйственная биология, 1985. 3. С. 3–13.

Коварский А.Е., Чурсин Ю.П. Материнская наследственность при межсортовой гибридизации кукурузы // Сб. работ по изучению кукурузы в Молдавии, 1955.

Королев А.В. Опыт освоения систем земледелия в Ленинградской области // Л.: 1988. 31 с.

Коршунова А.Ф. Предпосевная обработка семян кукурузы в борьбе с загниванием проростков и всходов // Защита кукурузы от вредителей и болезней. М.: 1968. С. 125–127.

Коршунова А.Ф., Кабалкина Н.А. Методика оценки сортов пшеницы на устойчивость к корневым гнилям и болезням зерна. Л.: Колос. 1972. 10 с.

Костюченко В.А., Дзюбецкий Б.В., Рожанская Н.А. Искусственный и естественный инфекционные фоны в рекуррентном дивергентном отборе на стеблеустойчивость кукурузы // IX Всес. совещ. по иммунитету к болезням и вредителям. Минск, 1991. 2. С. 218–219.

Кравченко В.А. Вихідний матеріал для створення гібридів в кукурудзі, стійких против пухирчастої сажки. // Захист рослин, 1970. 12. С. 84–87.

Краснов Ю. А. Древние и средневековые пахотные орудия Восточной Европы. М.: Наука, 1987. 235 с.

Краснов Ю. А. Некоторые итоги и задачи изучения истории земледелия в советской археологии // КСИА, 1969. 118. С. 58–68.

Кривченко В.И. Состав генов устойчивости к болезням и селекция растений. // Сб. научных трудов ВИР, 1983. 60. с. 47–54.

Кривченко В.И., Одинцова И.Г. Современная стратегия селекции растений на устойчивость к болезням // Селекция и семеноводство. 1990. 1, С. 2–6.

Кузнецов Л.В., Максимова Н.И., Кашникова Л.Н. Внутривидовая дифференциация возбудителя пузырчатой головни кукурузы. // Тез. докл. VII Всесоюзного совещания по иммунитету, Омск. 1981. С. 30.

Кузнецов Л.В. О жизнеспособности гриба *Ustilago zeae* (Beckm.) Unger – возбудителя пузырчатой головни кукурузы // Вестник МГУ, 1963. 6. 2.

Кузьминская Т.П. Иммунологические особенности и наследование устойчивости к пыльной головне у разных форм кукурузы // Сб. Новые приемы борьбы с вредителями и болезнями кукурузы. 1979. С. 100–106.

Кузьминская Т.П. Изучение иммунологических свойств разных форм кукурузы к пыльной головне: автореф. канд. дис., К.: 1982. 22 с.

Кузютин А.В., Кобыльченко Е.С., Кривчиков Н.Т. Сравнение раннеспелых гибридов // Кукуруза и сорго, 1990. 5. С. 19 – 20.

КУКУРУЗА – современная технология возделывания. Под общей редакцией академика РАСХН В.С. Сотченко, издание 2-е, дополненное, М.: ООО НПО «РосАгроХим», 2012, 152 с.

Кулаева О.Н. Фитогормоны как регуляторы активности генетического аппарата и синтеза белка у растений // Новые направления в физиологии растений. М.: "Наука", 1985. С. 62–64.

Кулешов Н.Н. Пути к высокой всхожести. Иркутск, 1936. 62 с.

Кулешов Н.Н. Агрономическое семеноведение. М.: 1963.

Теоретические основы фотосинтетической продуктивности. М.: "Наука", 1972. С. 406–419.

Кун Р. Д. Кукуруза на корм. Производство и исследование. М.: Колос, 1983. 343 с.

Куперман Ф.М. Развитие короткодневных и длиннодневных растений в зависимости от спектрального состава и продолжительности фотопериода // Морфология растений. МГУ, 1961. 2. С. 411–417.

Куперман Ф.Н. Морфофизиология растений. М.: 1977. 228 с.

Куперман Ф.Н. Физиология кукурузы и риса // В кн.: Физиология с.-х. растений, М.: МГУ, 1969. 5. 416 с.

Купорицкая К.И. Иммулитет кукурузы к пузырчатой головне // Материалы научно-опытной конференции профессорско-преподавательского состава Кишиневского СХИ. Кишинев, 1962, С. 77–83.

Курсанов А.Л. Новые направления в физиологии растений //АН СССР, М.: 1985. С. 231–252.

Ларионов Ю.С. Вопросы семеноводства зерновых культур (некоторые аспекты теории и практики). Курган: ИПП «Зауралье», 1992. 160 с.

Левада С.А. Повышение эффективности защитных мероприятий против болезней кукурузы на орошаемых участках степи УССР: автореф. ... канд. дисс. Днепропетровск. 1990. 22 с.

Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. М.: Наука. 1981. 95 с.

Левитин М.М. Генетические основы изменчивости фитопатогенных грибов. Л.: Агропромиздат, 1986. 207 с.

Грибные болезни сельскохозяйственных растений (Современные названия) //Зерновые культуры, М.: 2005. вып.1. 22 с.

Леопольд А. Рост и развитие растений. М.: Мир, 1968. 489 с.

Лим К.Г., Горбачева А.Г., Иващенко В.Г. Метод оценки устойчивости кукурузы к южному гельминтоспориозу // Кукуруза и сорго. 1996. 4. С. 23–24.

Литвинов М.А. Определитель микроскопических грибов. Ленинград, Наука: 1967. 304 с.

Литтл Т., Хиллз Ф. Сельскохозяйственное опытное дело // Пер. с англ. М.: Колос, 1981. 319 с.

Литун П.П., Барсуков П.Н. Зависимость надежности идентификации генотипа по фенотипу от структуры изменчивости признаков селекционной популяции // Матер. IV съезда ВОГиС. Киев, 1981. С. 117–119.

Лихвар Д.Ф., Шур А.М. Ремонтантность и её возможное значение для возделывания кукурузы на зерно в новых районах кукурузосеяния // Вопросы семеноводства, семеноведения и контр. семенного дела. 1964, 2, С. 253–256.

Лобанов В.Я. Определение посевных качеств семян. М.: Колос, 1964. 112 с.

Лобик А.Н. Болезни зерна кукурузы, их экономическое значение, способы фитопатологической экспертизы // Бюлл. VII Всесоюзного съезда по защите растений, 1932, 8. С. 3–52.

Лопачев Н.А., Наумкин В.Н., Петров В.А. Теоретические основы биологизации земледелия // Агрохимический вестник. 1998. 5-6. С. 32–33.

Лукиянюк С.Ф., Иващенко В.Г. Изучение цитопатогенного действия фитотоксичности некоторых видов рода *Fusarium* и других грибов в культуре ткани люпина и кукурузы // Сб. докл. межд. совещ. 6-11 сент. 1976, Прага, 1977. С. 493–499.

Лэмб М. Биология старения. М.: Мир, 1980. 206 с.

Мазер К., Джинкс Д. Биометрическая генетика. Пер. с англ., М.: Мир. 1985. 463 с.

Майо О. Теоретические основы селекции растений. М.: Колос, 1984. 295 с.

Майр Э. Популяция, виды и эволюция. М.: Мир, 1974. С. 206.

Майсель М.Н. Витамины и микроорганизмы // Успехи биол. химии. 1950. 1. С. 441–474.

Майснер А.Д. Жизнь растений в неблагоприятных условиях // Минск, 1981. 96 с.

Маннингер И., Долинка Б. Выведение гибридов кукурузы, устойчивых к болезням и вредителям // Симпозиум по селекции и агротехнике кукурузы. Мартонвашар. 1979. С. 29–30.

Малько А.М. Качество семян важнейших сельскохозяйственных растений в Российской Федерации. М.: «ИКАР», 2005. 70 с.

Мандрыка С.З. Агротехника и гнили озимой пшеницы // Защита и карантин растений, 2003. 7. С. 14–15.

Марков М., Георгиев Т., Попов А. Испытание устойчивости самоопыленных линий и гибридов кукурузы к мозаике, пузырчатой головне и гельминтоспориозу // Растениеведни науки, 1971. 8. 7.

Мартынюк Т.Д. Возбудители грибных болезней кукурузы в Приморском крае: автореф. ... канд. дисс., 2002, 23 с.

Масудар Р. Методы интенсификации селекционного процесса // ВАСХНИЛ-ВСГИ. Одесса. 1990, С. 53–56.

Масудар Р., Драгавцев В.А. Новые подходы к прогнозированию гетерозиса у растений // Сельскохозяйственная биология, 1990, 1, С. 3–12.

Мелкова Е.Б., Федосов Н.И. Результаты опытно-производственной обработки кукурузы гиббереллином // Интегрированная защита растений, 1987. С. 139–144.

Меркис А.И. Передвижение индолилуксусной кислоты в целомом растения // Ауксин и рост растений. Вильнюс. 1982. С. 49–56.

Мессьян С. Болезни, вызывающие полегание (ломкость) кукурузы // Сельское хозяйство за рубежом, 1961, 8. С. 441–474.

Методика оценки пораженности стеблевыми гнилями и краткосрочного прогноза потерь кукурузы на зерно // ВАСХНИЛ, ВИЗР (сост. Иващенко В.Г. Л.: 1989, 18 с.).

Методика фитопатологических исследований по кукурузе // ВАСХНИЛ, ВНИИ кукурузы. Сост.: Г.В. Грисенко, Е.Л. Дудка. Днепропетровск, 1980. 62 с.

Методические рекомендации по оценке кукурузы на комплексную устойчивость к вредителям и болезням // ВАСХНИЛ, ВИЗР., сост. Н.А.Вилкова, В.Г.Иващенко, А.Н.Фролов и др., Л.: 1989. 43 с.

Мещерякова Р.И. Повышение устойчивости кукурузы к пузырчатой головне // Автореф. ... канд. дисс. Харьков. 1959. 20 с.

Мику В.Е. Генетические исследования кукурузы // Кишинев. 1981. 231 с.

Минкевич И.И., Захарова Т.И. Математические методы в фитопатологии. Л.: Колос. 1977. 47 с.

Минкявичус А., ИгнаТавичуте М. Пыльная головня кукурузы в Литовской ССР // Болезни сельскохозяйственных и лесных растений и меры борьбы с ними. Елгава, 1970. 1. С. 25–28.

Михалевская О.Б. Скорость роста, интенсивность дыхания, активность пероксидазы и полифенолоксидазы, содержание сахаров и свободных аминокислот в разных органах кукурузы, пораженной *Ustilago maydis* (DC.) Cda. // Микология и фитопатология, Л.: Наука, 1968. 2. 44. С. 324–328.

Михалевская О.Б. Патологический рост у проростков кукурузы при заражении возбудителем пыльной головни // Проблемы онкологии и тератологии растений. Л.: Наука, 1975. С. 434–441.

Мовчан Д., Гурьев Б. Сравнительная характеристика ремонтантных и обычных гибридов кукурузы // Селекция и семеноводство. К.: 1978. 39. С. 34–40.

Можара В. Н. Особенности патогенеза стеблевых и корневых гнилей кукурузы при облучении семян // Бюл. ВНИИ кукурузы, 1974. 34–3. с. 126–128.

Можара В.Н., Романченко В.В. Устойчивость высоколизиновой кукурузы к болезням // Сб. Новые приемы борьбы с вредителями и болезнями кукурузы. Днепропетровск. 1979. С. 95–99.

Мок Д. Фотосинтез, урожайность зерна и качество стебля у раннеспелой кукурузы // X заседание Еукарпии. Варна, 1979. С. 13–14.

Мокроносов А.Т. Онтогенетический аспект фотосинтеза. М.: Наука, 1981. 196 с.

Мокроносов А.Т. Фотосинтетическая функция и целостность растительного организма // Тимирязевские чтения. М.: Наука, 1983. 64 с.

Мороц Ш. Применимость культуры ткани в селекции кукурузы // Инф. бюлл. СЭВ. 1983. 2. С. 67–71.

Морщацкий А.А., Терещенко Б.А. Способ заражения кукурузы южным гельминтоспориозом в условиях теплицы // Бюлл. ВНИИК, 1(68). Днепропетровск, 1988. С. 46–49.

Мурашкинский К.Е. Новые болезни культурных растений в Западной Сибири // Труды Омского СХИ, 1935. 1(14-16), С. 3–30.

Мурей И.А. Кинетика фотосинтеза и дыхания после темнового период // Физиология растений. 1984. 31. 3. С. 433–441.

Муромцев Г. С., Глобус Г.А. О приспособительном значении способности к синтезу гиббереллинов для фитопатогенного гриба *G. fujikuroi* (Saw) Wg. // Докл. АН СССР. 1976. 226. 1. С. 204–206.

Муромцев Г.С., Агнестикова В.Н. Гормоны растений – гиббереллины. М.: Наука. 1973, 270 с.

Мусийко А.С., Гешеле Э.Э., Вальтер О.Ю. О некоторых вопросах биологии возбудителя пузырчатой головни кукурузы // Агробиология, 1969. С. 579–582.

Мустьяца С.И., Мистрец С.М.: Нужная Л.Н. Холодостойкость раннеспелых линий // Кукуруза и сорго. 1990. 5. С. 41–43.

Навроцкая ББ, Инглик П.Ф., Чизмар Б.Б. Особенности селекции кукурузы на комплексный иммунитет к болезням и вредителям // Селекция и семеноводство. 1986. 3. С. 22–24.

Навроцкая Н.Б., Инглик П.В. Селекция кукурузы на иммунитет к болезням и вредителям. Доклады ВАСХНИЛ. 1981. 10. С. 12–15.

Навроцкая Н.Б., Инглик П.В., Чизмар Б.Б., Ивашенко В.Г., Флоря Н.Б. Возбудитель антракнозной гнили // Кукуруза и сорго. М.: 1990, 3, С. 41–43.

Навроцкая Н.Б., Инглик П.В., Чизмар Б.Б. Селекция кукурузы на комплексный иммунитет к болезням и вредителям // Инф. бюлл. по кукурузе, Мартовашар, 1985, 4, С. 133–135.

Назаровская Л.А. Биологические особенности возбудителя фузариоза колоса пшеницы [*Gibberella zeae* (Schw.) Petch.] и вредоносность болезни Краснодарском крае: автореф. ... канд. дисс., С.-Петербург, 1997, 21 с.

Налобова В.Л.:Хлебородов А.Я. Подбор источников устойчивости огурца при селекции на иммунитет к грибным болезням в открытом грунте // Тез.докл. VII Всес.сов. по им-ту к болезням и вредителям, 1981. С. 287.

Наумов Н.А., Козлов В.Е. Основы ботанической микротехники. М.: Советская наука, 1954. 312 с.

Научно-производственное объединение «КОС-МАИС» // Каталог гибридов 2012. kos-mais”rambler.ru

Немлиенко Ф.Е. О селекции кукурузы на иммунитет к главнейшим болезням // Тез.докл. VII Всес. сов. по им-ту с.х. растений. Кишинев, 1965. С. 171–180.

Немлиенко Ф.Е. Болезни кукурузы. Сельхозгиз: 1957. 230 с.

Немлиенко Ф.Е. К методике учета пораженности кукурузы пузырчатой головней // Селекция и семеноводство. 1949. 4. С. 68–70.

Немлиенко Ф.Е. Калашников К.Я., Грисенко Г.В. Болезни кукурузы. // Труды ВИЗР, Л.: 1964. 2. С. 201–213.

Немлиенко Ф.Е. Основні заходи боротьби з головневими хворобами кукурудзи. К.: 193., 54 с.

Немлиенко Ф.Е., Грисенко Г.В. Устойчивость кукурузы к болезням и задачи селекции // Бюлл. ВНИИ кукурузы. Днепропетровск. 1969. 2 (7). С. 19–22.

Немлиенко Ф.Е., Грисенко Г.В., Кулик Т.А., Сиденко И.Е. Об иммунитете кукурузы к пузырчатой головне и стеблевой гнили // Бюлл. ВНИИ кукурузы. Днепропетровск. 1969. 1 (3). С. 49–54.

Немлиенко Ф.Е., Грисенко Г.В., Павук З.С. О связи стеблевой и корневой гнили с фузариозом початков кукурузы // Корневые гнили злаков и меры борьбы с ними. М.: 1970, С. 118–120.

Немлиенко Ф.Е., Кулик Т.А. Органотропная устойчивость кукурузы к пузырчатой головне // Кукуруза, 1962. 4. С. 57–59.

Немлиенко Ф.Е., Сиденко И.Е. О механическом и физиологическом иммунитете кукурузы к пузырчатой головне // Исследования по фитопатологии и иммунитету растений. 1969. 79. С. 67–72.

Немлиенко Ф.Е., Сиденко И.Е. Онтогенетическая устойчивость кукурузы к пузырчатой головне // Докл. ВАСХНИЛ. 1967. 12. С. 7–9.

Никоноренков В.А., Иващенко В.Г. Анализ устойчивости кукурузы к стеблевым гнилям на основе различных методических подходов // Бюлл. ВИР. 1989. 189. С. 19–22.

Новожилов К.В. Защита растений. Пути оптимизации // Защита растений, 1989, 3, С. 2–6.

Обухович Е.М. Защита сельскохозяйственных растений в условиях применения интенсивных технологий. // Научно-практическая конференция. Минск, 1987. С. 48–49.

Оксанич Н. И. «Место России в мировом рынке семян // Матер. конф. "Состояние и перспективы развития семеноводства в Российской Федерации" в рамках программы мероприятий 15-й Российской агропромышленной выставки "ЗОЛОТАЯ ОСЕНЬ", 10 октября 2013 г. <http://оксанич.pdf/attachments/073>

Отраслевая целевая программа «Производство и переработка зерна кукурузы в Российской Федерации на 2013-2015 годы» <http://optinfo.ru/firmnewsid/144258.html>.

Отчет ФГБУ "Россельхозцентр" по Приморскому краю, 2011 г.

Оценка и селекция на устойчивость сельскохозяйственных растений к болезням и вредителям. М.: ВАСХНИЛ. Сост.: Гешеле Э.Э, Грисенко Г.В., Сиденко И.Е. и др., 1975. 107 с.

Павлов И.Ф. Способы борьбы со шведской мухой и другими вредителями кукурузы // В кн.: Кукуруза в 1955 г. М.: Сельхозгиз, 1956, 2, С. 124–127.

Павлов И.Ф., Кожевников Л.М. Роль шведской мухи в распространении пузырчатой головни // Кукуруза, 1957, 7. С. 44–45.

Павлюшин В.А., Фасулати С.Р., Вилкова Н.А., Сухорученко Г.И., Нефёдова Л.И. Антропогенная трансформация агроэкосистем и её фитосанитарные последствия. СПб, 2008. 120 с.

Павлюшин В.А. Проблемы фитосанитарного оздоровления агроэкосистем // Вестник защиты растений. СПб.: 2011. 2. С. 3–9.

Павук З.С. Вредоносность фузариоза и серой гнили початков кукурузы // Бюлл. ВНИИ кукурузы, Днепропетровск. 1974., 1-2. С. 34–35.

Павук З.С. Устойчивость початков кукурузы к фузариозной и серой гнили на разных этапах онтогенеза // Тр.V Всес. сов. по иммунитету растений. Киев.: 1969. С. 25–29.

Палий А., Ротарь А., Чалык Т. Селекционно-биохимическая характеристика высоколизиновых форм кукурузы Кишиневской селекции // Генетика, селекция и семеноводство с.х. растений. Кишинев. 1977. С. 18–25.

Панфилов А.Э. Предуборочная и послеуборочная динамика влажности зерна кукурузы в связи с десикацией посевов /А .Э. Панфилов , ЕС. Иванова. // Кукуруза и сорго. 2007. 5. С. 10–14.

Первова А.Я. Морфологическая изменчивость вегетативных органов кукурузы пораженных пузырчатой головней. Вестн. МГУ, 1970. 5. С. 31–35.

Пианка Э. Эволюционная экология. М.: 1981, 400 с.

Пидопличко Н.М. Грибы - паразиты культурных растений. К.: Наукова думка: 1977. 2. 299 с.

Попушой И.С., Бухар И.Е., Бухар Б.И. О возможности ограничения заболевания озимой пшеницы фузариозом. // Кишинев. Штиинца. 1973. 3. С. 63–69.

Потебня А.А. Грибные паразиты высших растений Харьковской и смежных губерний // Харьков, 1915. 1. 250 с.

Притула Г.И., Шапиро И.Д. Об устойчивости растений кукурузы к стеблевому мотыльку и другим вредным агентам // Сельскохозяйственная биология. 1973. N 2. С. 279–283.

Райло А.И. Грибы рода фузариум. М.: Сельхозгиз, 1950. 415 с.

Рассел Г.Э. Гельминтоспориоз початков, стеблей и листьев // В кн. Селекция растений на устойчивость к болезням и вредителям. М.: Колос, 1982, с. 117–119.

Рёмер Т. В кн.: Шейбе А. (Ред.). Растениеводство. Пер. с нем. 1958. 560 с.

Рийспере У.Р. Некоторые теоретико-методологические проблемы фитопаразитологии // Паразитология. 1977. 3. С. 193–205.

Робинсон Р.А. Экологические аспекты устойчивости к болезням // В кн.: Борьба с болезнями растений, устойчивость и восприимчивость. М.: Колос. 1984. С. 225–249 (пер. с англ.).

Ролев В.С. Чей гибрид лучше // Кукуруза и сорго. 1988. 4. С. 43–44.

Рюмина М.А. Оценка устойчивости самоопыленных линий кукурузы к пузырчатой головне // Тр. по прикладной ботанике, генетике и селекции. Л.: 1972. 46. 3 С. 91–97.

Рюмина М.А. Поражаемость гибридов кукурузы пузырчатой головней // Тр. аспиранта и м.н.с. ВИРа, 1968. 9. С. 171–174.

Рюмина М.А. Устойчивость кукурузы к пузырчатой головне и разработка методов ее повышения: автореф. ... канд. дисс. Л.: 1970. 23 с.

Романенко Л.Г. Изучение исходного материала. Самоопыленные линии // В кн.: Основы селекции и семеноводства гибридной кукурузы. М.: Колос. 1968. С. 86–123.

Саване В.В. Взаимоотношения гриба *Sorosporium rellianum* Mc. Alpin с тканями питающего растения // Тез. докл IX Всес.сов. по иммунитету растений к болезням и вредителям. Минск: 1991. 2. С. 175–176.

Саломе А. Сельское хозяйство за рубежом. 1968. 5. С. 6–10.

Салунская Н.И. Какие органы кукурузы поражаются пузырчатой головней // Ботанический журнал. 1964. 49. 7–12. С. 1034–1035.

Салунская Н.И. Минливості популяцій гриба *Ustilago zeae* (Beckm.) Ung. – збудника пухирчастої сажки кукурудзи // Захист рослин. 1969. 7. С. 41–51.

Селекция. Семеноводство. Технология возделывания кукурузы // Материалы научно-практической конференции, посвященной 20-летию ГНУ ВНИИ кукурузы (под ред. В.С. Сотченко). Пятигорск. 2009. 320 с.

Селье Г. Очерки об адаптационном синдроме. М.: 1960. 254 с.

Методические указания по определению вредоносности болезней сельскохозяйственных культур. // ВАСХНИЛ, ВИЗР: сост.: Т.И.Захарова, И.И. Минкевич. М.: 1975. 15 с.

Сечняк Л.К., Киндрук Н.А., Слюсаренко А.К., Ивашенко В.Г., Кузнецов Е.Д. Экология семян пшеницы. М.: Колос. 1981. 349 с.

Сиденко И.В., Сотула Т.Л. Изменение интенсивности транспирации и содержания углеводов у кукурузы, зараженной *Ustilago maydis* (Dc.) Cda // Проблемы онкологии и тератологии растений. Л.: 1975. С. 450–453.

Сидоров А.А. Северный гельминтоспориоз кукурузы в Подмосковье // Защита растений. 1990. 3. С. 29.

Силаев А. И. Головневые болезни в Поволжье: распространенность, вредоносность и защита посевов // Докл. РАСХН, 2005. 6. С. 16–19.

Скрипчинский В.В. Эволюция онтогенеза растений. М.: 1977. 86 с.

Слепян Э.И. Проблема патологических новообразований у растений, ее аспекты и их значение для науки, народного хозяйства и медицины. // Проблемы онкологии и тератологии растений. Л.:Наука. 1975. С. 5–16.

Слепян Э.И., Гуревич Л.С. Дикарбоновые и трикарбоновые кислоты спор *Ustilago maydis* (DC.) Cda и *Sphacelotheca reiliana* (Kuehn.) Clint в связи с вопросами об индукции патологических новообразований у растений (обзор) // Микология и фитопатология. 1972. 6. 4. С. 370–374.

Слепян Э.И., Каратыгин И.В. Порядок головневые (*Ustilaginales*). // Жизнь растений. 1976. 2. С. 346–353.

Сметанко О.А. Наследование устойчивости у линий кукурузы к пузырчатой головне при введении различных генов // Бюлл. ВНИИ кукурузы. Днепропетровск. 1978. 2. С. 27–29.

Сметанко О.А. Характер наследования устойчивости к пузырчатой головне у линий кукурузы при введении в них разных генов // Сб.: Новые принципы борьбы с вред. и болезн. кукурузы. Днепропетровск. 1979. С. 105–109.

Смилякович Х., Драганич М. Европейская кооперативная программа по изучению устойчивости кукурузы к фузариозу. // Мат. IX заседания Еукарпии, секция кукурузы и сорго. Краснодар. 1979. С. 307–312.

Соколов В.М., Иващенко В.Г. Совершенствование методики сортоиспытаний гибридов кукурузы – важный фактор повышения урожайности и уровня стабильности // Тез. докл. III Всес. научно-техн. конф. молодых ученых по проблеме кукурузы. Днепропетровск, 1981. С.12.

Соколов Б.П., Романенко Л.Г. Самоопыленные линии – исходный материал для селекции // Кукуруза. 1962. 6. С. 56–58.

Солоненко Т.А. Влияние гена Br2 на урожай, морфологические и биологические характеристики гибридов кукурузы // Сб. Гибридная кукуруза в Молдавии. 1981. С. 112–119.

Сосиашвили И.И., Киримелашвили Н.С., Долидзе М.И. Материалы к изучению преждевременного усыхания стеблей и корней кукурузы в Грузии // Тр. ин-та защиты растений. 1965. т. XII. С. 171–182.

Сотченко В.С. Перспективы производства зерна кукурузы в Российской Федерации // Матер. научно-практ.конф. «Селекция семеноводство, производство зерна кукурузы». Пятигорск. Кавказская здравница. 2002. С. 5–16.

Сотченко Е.Ф. Фузариоз початков кукурузы в Предгорной зоне Ставропольского края: этиология болезни, сортоустойчивость // Автореф. канд. дисс.. Краснодар. 2004. 22 с.

Сотченко В.С. Состояние и перспективы производства зерна кукурузы в Российской Федерации // Кукуруза и сорго. 2005. 1. С. 2–8.

Сотченко В.С., Горбачева А.Г. Производство кукурузы и особенности ее семеноводства в России // Земледелие. 2011. 2. С. 3–5.

Сотченко В.С., Иващенко В.Г., Лим К.Г., Горбачева А.Г. Больше внимания южному гельминтоспориозу // Кукуруза и сорго. 1998. 5. С. 12–14.

Сотченко Е.Ф., Иващенко В.Г. Основные консументы первого порядка на початках кукурузы: динамика численности и особенности формирования консорциев консументов // Труды II Всероссийской конференции "Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам". Санкт-Петербург, ВИЗР. 2008. С. 237–239.

Сотченко В.С. Перспективы возделывания кукурузы для производства высокоэнергетических кормов. Селекция, семеноводство, технология возделывания кукурузы. Пятигорск. 2009. С. 12-22.

Сотченко В.С. Доклад на агрономическом совещании по семеноводству в МСХ РФ, Москва. 27.01.2014.

Спрэг Д.Ф. Устойчивость к болезням // Кукуруза и ее улучшение. М.: 1957. 557 с.

Стейплз Р., Теннисен Г. Значение фундаментальных исследований в управлении болезнями // Кн. Борьба с болезнями растений, устойчивость и восприимчивость. М.: Колос. 1984. С. 288–292.

Страхов Т.Д. О механизме физиологического иммунитета к инфекционным заболеваниям. Харьков. 1959. С. 67–79.

Стреллер Б. Время, клетки и старение. М.: Мир. 1964. 253 с.

Строна И.Г. Общее семеноведение полевых культур. М.: Колос. 1966. 463 с.

Строна И.Г., Шевченко В.М. Типы травмирования семян кукурузы и методика их определения // Республиканский межведомственный тематический научный сб. "Селекция и семеноводство". 1966. вып. 5. С. 117-124.

Трисвятский Л.А. Хранение зерна. Издательство: Агропромиздат. 1985. 351 с.

Строна И. Г. Травмирование семян и его предупреждение. М.: Колос. 1972. 157 с.

Стэкмен Э., Харрар Д. Основы патологии растений. М.: Изд. И.Л.:1959. 540 с.

Супрунов А.И. Селекция различных подвидов кукурузы в Краснодарском НИИ-ИСХ им. П.П.Лукияненко // Мат. IV Международного конгресса "Зерно и Хлеб России" 11-13 ноября 2008 г. с.45.

Супрунов А.И. Создание нового исходного материала для селекции различных подвидов кукурузы и его оценка в агроклиматических зонах России: автореф. ... докт. дис. Краснодар. 2009. 47 с.

Супрунов, А.И. Двадцать циклов рекуррентного отбора на раннее цветение в позднеспелых популяциях кукурузы // Кукуруза и сорго. 2002. N 1. С. 16–18.

Сусидко П.И., Биенко М.Д. Шведская муха в южных районах и меры борьбы с ней. // Кукуруза, 1966. 10. С.19.

Сухоруков К.Г. Физиология иммунитета растений. М.: АН СССР, 1952. 147 с.

Тараканов П.С. Использование экзотической зародышевой плазмы кукурузы в селекции // Сельское хоз-во за рубежом. 1984. 8.

Тарр С. Основы патологии растений. М.: Мир. 1975. 587 с.

Телятников Н.Я. Физиолого-биохимические процессы в растениях кукурузы, пораженных пыльной головней. // Тез.докл. IX Всес. сов. по иммунитету растений к болезням и вредителям. Минск, 1991. 2. С. 217–218.

Тесля Т.А. Возрастная устойчивость кукурузы к фузариозной стеблевой гнили. // Совершенствование рациональных приемов защиты сельскохозяйственных культур от вредителей и болезней. Харьков. 1986. С. 43–50.

Тихонов Н.А., Тихонов С.П. Пузырчатая головня кукурузы в Крыму // Тр. Крымской гос. с.-х. опытной станции, 1969. 5. С. 289–38.

Тихонов Н.А., Тихонов С.П. Пузырчатая головня кукурузы в Крыму // Тр. Крымской гос. с.-х. опытной станции, 1969. 5. С. 29–38.

Топчий М.К., Корнюшенко Н.П. Посібник для практичних занять по вірусології // Київ. 1967. 246 с.

Трисвятский Л.А. Хранение зерна. Издательство: Агропромиздат. 1985. 351 с.

Тупеневич С.М. Фузариоз пшеницы и результаты его изучения // Тр. Воронежской опытной станции. 1936. 1. (X11). С. 79–130.

Турбин Н.В., Хотылева Л.В., Таругина Л.А. Диаллельный анализ в селекции растений // Минск. Наука и техника. 1974. 181 с.

Физиология устойчивости растений к неблагоприятным факторам среды. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. (под ред. проф. Г. В. Удовенко). Ленинград. 1981. С. 148.

Удовенко Г.В. Устойчивость растений к абиотическим стрессам // IX конгресс ЕУКАРПИИ. Л.: 1980. 1. С. 3.

Удольская Н.Л. Засухоустойчивость сортов яровой пшеницы. Омск. 1936. С. 121–122.

Уильямс У. Генетические основы и селекция растений. М.: Колос. 1968. 448 с.

Ульянищев В.И. Микофлора Азербайджана. Баку. 1952. 334 с.

Уранов А.А. О сопряженности компонентов растительного ценоза // Учен. зап. Моск. пед. ин-та. Фак-т естествозн., 1935. 1. С. 59–85.

Фадеев Л.В. Зерно. Очистка. Производство семян. Щадящие технологии Фадеева. ООО "Спецэлеватормелешмаш". 2012. 96 с.

Федин М.А., Силис Д.Я., Смиряев А.В. Статистические методы генетического анализа // М.: Колос. 1980. 207 с.

Федотова Т.И. Фитопатологические основы селекции растений на болезнеустойчивость // Сельскохозяйственная биология. 1969. 4. 5. С. 665–672.

Федотова Т.И. Значение индивидуальных белков семян в проявлении устойчивости растений к болезням // Тр. Ленингр. ин-та защиты растений. 1948. 1. С. 61–71.

Федько И.А., Морщацкий А.А., Ковалев А.М. Изучение устойчивости самоопыленных линий и гибридов кукурузы к пыльной головне // Тез. докл. VII Всес. совещ. по иммунитету растений к болезням и вредителям. Новосибирск. 1981. С. 204–205.

Федько И.А., Морщацкий А.А., Ковалев А.М. Об устойчивости гибридов кукурузы к пузырчатой головне // Селекция и семеноводство. 1982. 3. С. 28–29.

Федько И.А., Морщацкий А.А., Терещенко Б.А. Об устойчивости кукурузы к головневым заболеваниям // Сельскохозяйственная биология. 1986. 8. С. 100–103.

Фирсова М.К. Методы исследования и оценки качества семян. М.: Сельхозгиз, 1955. 376 с.

Флоря М.Б. Стеблевые гнили кукурузы // Сб. Итоги работ по селекции и генетике кукурузы. Краснодар. 1979. С. 122–132.

Флоря М.Б. Устойчивость высоколизиновой кукурузы к фузариозу // Тез. докл. VII Всес. совещ. по иммунитету. Омск. 1981. С. 206–207.

Фоканов А.М. Пути повышения посевных качеств семян и совершенствование методов их оценки в условиях центрального района РСФСР // Автореф. ... докт. дисс., Немчиновка. 1989. 35 с.

Формирование урожая основных сельскохозяйственных культур // Пер. с чеш. З.К.Благоченской. М.: Колос. 1984. 367 с.

Френкель Р. Гетерозис (предисл. к англ. изд.) // М.: ВО Агропромиздат. 1987. С. 15.

Фролов А.Н., Т.Л. Кузнецова, М.А. Чумаков, Н.П. Смирнова. О массовых размножениях лугового и кукурузного мотыльков // Защита и карантин растений. 2000. 10. С. 12–16.

Фролов А.Н., Чумаков М.А. Раннеспелые линии кукурузы, устойчивые к стеблевому мотыльку // Селекция и семеноводство. 1990. 5. С. 29–30.

Фролов А.Н., Малыш Ю.Н. Плотность размещения и смертность яиц и младших гусениц кукурузного мотылька на растениях кукурузы // Вестник защиты растений. 2004. 1. С. 42–55.

Фрунзе Н.С. Изучение возможности использования генов безлигульности в селекции кукурузы: автореф. ... канд. дисс., Кишинев. 1981. 23 с.

Хаджинов М.И. Селекция кукурузы // В кн.: Теоретические основы селекции растений. М.- Л.:193. 2. С. 379–446.

Хаджинов М.И., Зима К.И. Проблемы селекции кукурузы на улучшение качества белка // Матер. IX заседания Еукарпии. 1979. С. 365–386.

Хаджинов М.И., Казанков А.Ф., Захарова Н.В. Результаты использования мировой коллекции кукурузы в селекционной работе Краснодарского НИИСХ // Бюлл. ВИР. Л.: 1974. 43. С. 21–27.

Хаджинов М.И., Казанков А.Ф. Итоги селекционной работы в Краснодарском НИИСХ // Итоги работ по селекции и генетике кукурузы (сб. статей к 80-летию акад. ВАСХНИЛ М.И.Хаджинова), 1979, С. 10–37.

Хайдекер В. Сила семян. В кн.: Жизнеспособность семян // Пер. с англ. Н.А.Емельяновой; Под ред. и с предисловием М.К.Фирсовой. М.: Колос. 1978. С. 202-243.

Хельман Л.В. Создание селекционного материала сахарной свеклы с повышенной устойчивостью к вирусным болезням // Тез.докл. VII Всес. совещ. по иммунитету с.-х. растений к болезням и вредителям. Новосибирск. 1981. С. 356.

Хорошайлов Н.Г. Методы определения посевных качеств семян с учетом состояния их здоровья и воздействия обеззараживающих веществ // Влияние микроорганизмов и протравителей на семена. М.: Колос, 1972. С. 16–21.

Хроменко А.С. Устойчивость кукурузы к кукурузному мотыльку в условиях центральной лесостепи Украины. // Автореф. ... канд. дисс.. Л.: 1982. 24 с.

Худенко М.Н., Михайлова В.В. Эффективность гибберсиба // Кукуруза и сорго. 1986. 6. С. 13.

Царев А.И., Денисов Е.П., Солодовников А.П., Шестеркин Г.И. Влияние предшественников на урожай кукурузы // Кукуруза и сорго. 2000. 3. С. 2.

Целле М.А. Болезни подсолнечника // УСУ ОБВ, Л.:1932, 32 с.

Циков В.С., Кивер В.Ф., Куница В.М. и др. Методические указания по интенсивной технологии выращивания кукурузы на орошаемых землях Украины // Днепрпетровск. 1986. 18 с.

Чаба Л., Мартон Т.С., Ковач И. Изучение наследования резистентности кукурузы к пыльной головне // Информ. бюлл. по кукурузе. 1983. 2. С.73–76.

Чайка А.К., Мартынюк Т.Д. Вредоносность головневых заболеваний кукурузы в Приморском крае // Кукуруза и сорго. 2001. 5. С. 19–22.

Чекалин Н.М. Оценка некоторых методов заражения пузырчатой головней // Тр. асп. и сотр. ВИРа, Л.:1961. 2. С. 112–116.

Чекалин Н.М. Поражаемость пузырчатой головней гибридов кукурузы и их родительских самоопыленных линий и сортов // Сб. трудов, Л.: 1964. 5(9). С. 283–286.

Черемисинов Н.А. Состав возбудителей болезней и пути грибной инфекции семян кукурузы // Ботанич. журнал. 1959. 7. 44. С. 916– 928.

Черемисинов Н.А. Повышение болезнеустойчивости кукурузы // Защита кукурузы от вредителей и болезней. М.: 1958. С. 156–163.

Черемисинов Н.А. Фузариоз семян и початков кукурузы // Ботанич. журнал. 1962. 4. 47. С. 461–472.

Черемисинов Н.А., Вандышева Н.И. Зависимость зараженности семян от степени развития обертки // Кукуруза. 1961. 7. С. 46–48.

Чернецкая З.Н. Болезни кукурузы // Сводный отчет Горской зональной станции. Орджоникидзе. 1932. 22 с.

Чернецкая З.Н. Ближайшие задачи по борьбе с болезнями кукурузы в национальных областях // Доклад на научном совещании станции. Орджоникидзе. 1931. 22 с.

Чернобай Л.Н. К вопросу создания инфекционного фона для изучения устойчивости кукурузы к пузырчатой головне // II научн. конф. мол. ученых. Харьков. 1986. С. 116.

Чирков Ю.И. Развитие методов агрометеорологических прогнозов урожая с.-х. культур // Сб. Агрометеорологические аспекты повышения продуктивности земледелия. 1970. С. 6–74.

Чумаков А.Е., Захарова Т.И. Вредоносность болезней сельскохозяйственных культур // М.: ВО Агропромиздат. 1990. 127 с.

Чучмий И.П. Генетические основы и методы селекции скороспелых гибридов кукурузы // Автореф. ... докт. дисс., 1988. 51 с.

Шавлиашвили И., Зедзинидзе И. Материалы изучения, распространения и сортовая устойчивость против ржавчины кукурузы в Грузии // Труды института защиты растений. Тбилиси. 1967. 19. С.149.

Шапиро И.Д., Вилкова Н.А., Иващенко В.Г., Фролов А.Н. Иммунологические аспекты изучения сопряженных патосистем //Тез. X научн. конф. УРНОП. Одесса, 1986. С.334.

Шапиро И.Д. Методика предварительного отбора наиболее устойчивых форм кукурузы к повреждениям шведской мухой. М.: Сельхозиздат. 1961. 7 с.

Шапиро И.Д. Иммуитет полевых культур к насекомым и клещам. Л.: 1985. С. 70–71.

Шапиро И.Д. Семинар по защите кукурузы // Кукуруза. 1961. 3.

Шапиро И.Д., Вилкова Н.А., Иващенко В.Г. и др. Методические рекомендации по оценке кукурузы на комплексную устойчивость к вредителям и болезням. М.: ВАСХНИЛ. 1989. 43 с.

Шевелуха В.С., Ковалев В.М.: Груздев Л.Г., Блиновский И.К. Регуляторы роста в сельском хозяйстве // Вестник с.-х. науки. 9. С. 57.

Шпилова Н.П., Иващенко В.Г. Систематика и диагностика грибов рода *Fusarium* на зерновых культурах. СПб.: 2008. 84 с.

Шишелова Н.А. О бактериальном увядании или вилте кукурузы // Кукуруза. 1957. 3. С. 6–58.

Шмараев Г.Е. Кукуруза (филогения, классификация, селекция) // М.: Колос. 1975. 303 с.

Шмараев Г.Е. Культурная флора СССР // Л.:1982. С. 292.

Шмараев Г.Е. Современное состояние мировой коллекции кукурузы и перспективы ее пополнения. // Бюлл. ВИР. 1974. 43. С. 3–38.

Шошин А.А. Изменения в водном режиме кукурузы, вызванные поражением пыльной головней // Микология и фитопатология. 1973. 7. 5. С. 449–450.

Щербаков В.К. Полигенная и количественно наследуемая устойчивость к патогенам у растений // Сельское хозяйство за рубежом. 1974. 10. С. 38–44.

Эллиот Ф. Селекция растений и цитогенетика. М.: 1961. И.Л.: 447 с.

Югенхеймер Р. Кукуруза и ее улучшение. М.: Колос. 1979. 519 с.

Юников В.Г. К изучению пыльной головни кукурузы в Воронежской области. // Сельскохозяйственная наука – производству. Воронеж. 1969. С. 167–176.

Юрку А.И. Пыльная головня кукурузы // Кишинев. 1987.С. 177.

- Юрку А.И. Пыльная головня кукурузы. Кишинев. Штиинца. 1990. 244 с.
- Юрку А.И., Лазу М.Н., Присяжная В.Г. и др. Устойчивость кукурузы к основным болезням и вредителям в Молдавии // Генетика иммунитета и селекция с.-х. растений на устойчивость в Молдавии. Кишинев. 1984. С. 66–80.
- Юрку А.И., Лазу М.Н. Бордюшевич Е.А. Изменчивость популяций *Sorosporium rellianum* (Kuhn.) в Молдавии // Изв. АН Молд. ССР. 1981. 2. С. 41–46.
- Юрку А.И., Лазу М.Н. Генетические аспекты устойчивости кукурузы к пузырчатой головне // Кишинев. 1987. С. 177.
- Юрку А.И., Лазу М.Н., Балашова Н. Н. и др. К методике выявления устойчивости к головне форм кукурузы // Адаптация и рекомбиногенез у культурных растений (Тез. докл. респ. конф.), Кишинев. 1982.
- Юрьев В.А. Общая селекция и семеноводство полевых культур. М.: Сельхозгиз. 1958. 432 с.
- Юрьев В.Я., Кучумов П.В., Линник Г.Н., Вольф, В.Г., Никулин Б.Т. Общая селекция и семеноводство полевых культур. М.: Сельхозгиз. 1950. 428 с.
- Яковлева Н.П. Пыльная головня кукурузы в условиях Московской области // Докл. ТСХА. Москва. 1960. 59. С. 198–195.
- Яковлева Н.П. Тканевая и возрастная специализация возбудителя пузырчатой головни // Вестник с.-х. науки. 1963. 2. С. 45–51.
- Яхтенфельд О.П., Ларкин М.И. Устойчивость образцов кукурузы к пузырчатой головне // Селекция и семеноводство. 1987. 1. С. 22–23.
- Ячевский А.А. О значении селекции в деле борьбы с грибными болезнями культурных растений // Труды бюро микологии и фитопатологии. Петербург. 1911. 38 с.
- Agarwal V.K., Sinclair J.B. Principles of seed pathology. 1987, 1, 176 p.
- Airy J.M., 1974 (pers. com.), цит. по Югенхеймеру, 1979.
- Albergoni F., Basso B., Pe E., Ottaviano E. Inheritance and correlation with morphological traits // Maydica. 1983. Vol. 28(4). P. 438–446.
- Ali M.L., Taylor J.H., Lie L. et.al. Molecular mapping of QTLs for resistance to Gibberella ear rot in corn, caused by *Fusarium graminearum* // Genome. 2005. Vol. 48(3). P. 521–533.
- Anahosur K.M., Naik S.T. Relationship of sugare and phenols of root and stock sorghum with charcoal rot // Phytopathology. 1985. Vol. 38(1). P. 131–134.
- Anderson J.M., Rayner A.D.M, Walton D.W.H. Invertebrate – microbial interactions // Joint symp. of British Mycol. Soc., and Ecology Soc., 1984. 349 p.
- Andrev R.H. Breeding for stalk rot resistance in maize // Euphytica. 1954. N 3. P. 43–48.
- Anglade P., Molot P. Facteurs biochimiques de resistance du mais commune a certains insectes et cryptogames pathogenes // Meded. – Rijksfac. Landb. Wetensch. Gent., 1967. 3/4. P. 328–337.
- Atanasoff D. Leaf fleck disease of maize and its possible relation ship to cytoplasmic inheritance // Phytopathol. Z., 1965. 52, P. 89–95.
- Baath H. e.a. Occurence of fusarium species and their mycotoxin in maize silage. 11. Studies on the fusarium infestation of silage maize plants // Arohines of animal nutrition, 1990. Vol. 40(4). P. 397–405.
- Back D. e.a. Effect of sink level on rot and stalk quality in maize // Crop Science. 1988. Vol. 28(1). P. 11–18.

Bacon C.W., Hinton D.M. Symptomless endophytic colonization of maize by *Fusarium moniliforme* // Can. J. Bot. 1996. Vol. 74(8). P. 1195–1202.

Bai et al. A study on the pathogens of maize stalk rot in Northeast China // Acta Phytophylactica Sinica. 1988. Vol. 15(2). P. 93–98.

Balass M., Levy Y. Antogonic relationships between *Helminthosporium maydis* and *Exserohilum turcicum* in corn plants and on artificial media // Canad. J. Plant Pathol., 1984. Vol. 6(4). P. 313–317.

Balaz F., Starcevic L. Utical razlicitih clera azota na pojavu trulert stabla clurinu i debliunu danuih cuterutia, prinos zrna i nadzemnt vegetativne mase kukuruza // Zast. Bilja. 1983. Vol. 34(64). P. 193–199.

Barnes C.W., Szabo L.J., May G., Groth J.V. Inbreeding levels of two *Ustilago maydis* populations // Mycologia. 2004. 96. P.1236–1244.

Barnes J.M. Extraction and bioassay of an antifungal substance from inbreds and hibrids of corn differing in susceptibility to *Gibberella zea* // Phytopathology. 1959. 49. p. 553.

Barnett K., Pearce R. Source sink ratio alteration and its effects on physiological parameters in maize // Crop. Science. 1983. Vol. 23(2. P. 294–299.

Barrie Y. Aspects physiologiques de la pourriture des tiges due mais // Agronomie. 1985. 5. 4. 6. P. 361–368.

Barriere J.V. Selection du mais pour a la Pourriture de tiges etude de genotypes prococes // Ann.Amelior. Plantes. 1979. Vol. 29(3). P. 289–304.

Batty R. Facing the reality of a possible hybrid corn extinction // Crops and soils magazine. 1975. P. 16–18.

Beck D., Darrah L., Zuber M. Effect of sink level on rot and stalk quality in maize // Crop. Science. 1988. Vol. 28(1). P. 11–18.

Bertz H. e.a. Einflueb von stengel und koibenbefall durch *fusarium* spp.auf die gualitat von maisvorkern // Z. Acker. Pflanzenbau. 1983. Vol. 152(2). p. 146–151.

Bojanowski J. Studies of inheritance of reaction to common smut in corn. // Theoretical and applied genetics, 1969, 39, P. 32–42.

Boling B., Grogan C. Gene action affecting host resistance to *fusarium* ear rot of maize. // CroP.science, 1965, 5, 4, P. 305–307.

Boving A.G., Craighead F.C. An illustrated synopsis of the principal larval forms of the order Coleoptera // Entomologia Americana, 1931, 1, 1, P. 351.

Brad I., Terbea M., Marcu Z., Hurdue N. Influenta infectarii cu *fusarium moniliforme* Scheld., a unor Linii ai hibrizi de porumb, a supra spectrului izoenzimeilor peroxidazce // Ctudii Cerc.Biochim, 1974, 17, 1, P. 11–14.

Brefeld O. Untersuchungen aus dem Gesammigeiete der Mycologie. Hf. X1 Die Brandkrankheiten des Getreides, 1985, S. 1–98.Hf. X11. Hemibasidii. Brandpilze 111, 1895, s. 99–230.

Brewbaker J. Inheritance of husk numbers and ear insect damage in maize // Crop. Sci., 1979. 19. 1. p. 32–36.

Brown, A. F., Juvik, J. A., and Pataky, J. K. Quantitative trait loci in sweet corn associated with partial resistance to Stewart's wilt, northern corn leaf blight, and common rust // Phytopathology, 2001. 91. P. 293–300.

Bruckner P.L., Fronberg R.S. Stress tolerance and adaptation in spring wheat // Crop Science. 1987. 27. 1. P. 31–36.

Bruechl G.W. Nonspecific genetiic resistance to soilborne fungi // Phytopatology, 1983 Vol. 73(6). P. 948–951.

Brunson A.M. J. Amer. Soc. Agron., 49. 1947.

Burnham C.R., Cartledge J.I. Linkage relation between resistance and semisterility in maize // *Agron. J.*, 1931. P. 924–933.

Cao R., Ren J., Wang X. Studies on the inheritance of resistance to maize head smut // *Acta Phytopathologica sinica*. 1986. 16. 2. P. 93–98.

Carruthers R., Bergstrom G., Houness P. Accelerated development of the European corn borer *Ostrinia nubilalis* induced by interactions with *Colletotrichum graminicola* the causal fungus of maize anthracnose // *Ann. Entomol. Soc. America*. 1986. 79. P. 385–389.

Carson M., Hooker A. Reciprocal translocation genes for anthracnose stalk rot resistance in corn inbred line // *Phytopath.*, 1982. Vol. 72(2). P. 175–177.

Cavaliere A.J., Smith O.S. Grain filling and field drying of a set of maize hybrids released from 1930 to 1932 // *Crop Sci.*, 1985. 25. P. 856–860.

Себов А., Томов Н., Въячинков В. Насоки на селекционната работа с царевичата // *Сельскохозяйственная наука*. 1971. 10. 4.

Chang M., Loesch P., Zuber M. Effects of recurrent selection for crushing strength on morphological and anatomical stalk traits in corn // *Crop Sci.* 1976. P. 621–625.

Chez D., Hudon M., Chiang S. Resistance du maïs à la pyrale (*Ostrinia nubilalis* Hubner) et à la vense parasitaire causée par *Gibberella zeae* (Sehw.) Petch. // *Phytoprotection*. 1977. 58, 1, P. 5–17.

Chiang M., Hudon M., Devaux F., Ogilvie J. Inheritance of resistance to *Gibberella* ear rot in maize // *Phytoprotection*, 1987. Vol. 68(1). P. 29–33.

Chiang, H.C., Wilcoxson R.D. Interactions of the European corn borer and stalk rot in corn // *J. Econ. Entomol.* 1961. 54. P. 850–852.

Christensen J., Schneider C. European corn borer in relation to shank, stalk and ear rots of corn // *Phytopathol.* 1950. Vol. 40(3). P. 284–291.

Christensen J., Wilcoxson R. Stalk rot of corn // *Monogr. Amer. Phytopathol. Soc.*, 1966. 3. 55 p.

Christensen J.J. Corn smut caused by *Ustilago maydis* // *The Amer. Phytopath. Soc. Monograph.*, 1963. 2. P. 12–20.

Christensen J.J., Stakman E.G. Physiologic specialization and mutation in *Ustilago zeae*. // *Phytopathol.*, 1926. Vol. 16(2). P. 979–999.

Clements M.J., White D.G. Identifying sources of resistance to aflatoxin and fumonisin contamination in corn // *J. Toxicol. Toxin Rev.*, 2004, 23, P. 381–396.

Clinton G.R. Smuts of Illinois agricultural plants // *III Agr. Exp. Sta. Bul.*, 1900, 57, P. 289–360.

Collins G.N., Kempton J.H. Breeding sweet corn resistant to the corn earworm // *J. Agr. Res.*, 1917, 11, P. 549–572.

Comfort A. The biology of senescence. Reinhold. New York, 1956, 257 P.

Compendium of corn diseases // Ed. by M.C. Shurtleff. St. Paul, Minnesota, USA: APS Press, 1980, 105 P.

Compendium of corn diseases // *Amer. Phytopath. Soc.*, St. Paul, MN. 1973. 64 p.

Cook R.J. The incidence of stalk rot (*Fusarium* spp.) on maize hybrids and its effect on yield of maize in Britain // *Ann. Appl. Biol.* 1978. Vol. 88. P. 23–30.

Cossini R., Cotti T. Parasitic diseases of maize // *Maize (Technical. Monogr.)*. 1979. P. 72–81.

Crossbie T., Pearce R. Effects of recurrent phenotypic selection for high and low photosynthesis on agronomic traits in two maize populations // *Crop. Sci.* 1982. Vol. 22(4). P. 809–813.

Czaplinska S., Jasa S. Ocena podanosci roslin linii I mieszancow kukurudzy na zgorzel podstawy jodyg I zgnilizne kolb w warunkach naturalney infekcyi // Hod. Rosl., Aklimat. i Nasienn. 1980. Vol. 24(3). S. 257–266.

Czaplinska S. Investigations on the maize resistance to Fusarium disease in Poland // 3–rd Intern.Congr. of Plant Pathol., 1978.

Czaplinska S. O zagrozeni uprat kukuruzy prezez fuzariozy // Ochr. Rosl. 1977. 21. 8. S. 9–16.

Darrah L., Zuber M. Unitet states farm maize germplasm base and commercial bridging strategies // CroP. Sci., 1986. Vol. 26(6). P. 1109–1113.

Davis G.N. Corn latent and expressed // Phytopathology. 1936. 26. 1. P. 91.

Dericux M., Darrigroud M., Gallais A.e.a. Estimations du progress genetique realise chez he mais grain en France en coura dea trente derniera anneas // C.R. Acad.Agr.Fr. 1986. Vol. 72(3). P. 215–222.

Demaree, F. H. (Frank Howard.) Study of the phenomenon of barrenness in corn // University of Missouri, 1911.

DeVey J., Covey R., Linden D. Methoda of testing for disese resistance in the corn disease nurseries at.st. Paul and comparisons of 110 lines of corn for resistance to disease important in the North central region // Plant Dis. Repr., 1957, 41, P. 699–702.

Dhingra O.D., Sinclair J.B. Isolation and purification of a phytotoxin produced by *Macrophomina phaseolina* // Phytopath. Z. 1974, 80, P. 35–40.

Dickson J. Influnse of soil temperature and moisture and the development of the seedling –blight of wheat and corn caused by *Gibberella saubinetii* // J. of Agric. Res., 1923, XIII, hr.11, P.837.

Dickson J., Holbert J. The relation of temperature to the development of disease in plants // Amer.Nat., 1928, 62, P. 311–333.

Dickson J., Holbert J. The influence of temperature upon the metabolism and expression of disease resistance in selfed lines of corn. //J. Amer Soc. Agron., 1926, 18, P. 314–322.

Dill–Macky R., Jones, R. R. The effect of previous crops and tillage on Fusarium head blight of winter wheat // Proc. V EuroP. Fusarium seminar. Hungary, Szeged, 1997, 25, 3/2, P. 711–712.

Diwakar .M., Payak M. Germplasm reaction to *Pythium* stalk rot of maise // Indian Phytopathol., 1975, 28, 4, P. 548–549.

Dodd J.L. Grain sink size and predisposition of zea mays to stalk rot // Phytopathology, 1980. 70. 6. P. 534–535.

Dolinka B. Otpornost I tolerantnost kukuruza prema avedskoj masci I kukuruznom plamenae v Nartonvasaru // Savremen. Poljopr., 1969, 7, 17 P.

Dracea A.E. Gum influenteaza data semanatului aparitia ei evolutia unor boli la porumb // Lucrari stiintifice, Inst. Agronomic Timisoara, 1970, 13, P. 343–353.

Domijan A.M., Peraica M., Jurjevic Z., Ivic D., Cvjetkovic B. Fumonisin B1, fumonisin B2, zearalenone and ochratoxin A contamination of maize in Croatia // Food Additives & Contaminants, 2005. 22. 7. p. 677–680.

Dracea A.E. Gum influenteaza data semanatului aparitia ei evolutia unor boli la porumb // Lucrari stiintifice, Inst. Agronomic Timisoara, 1970, 13, P. 343–353.

Draganic M. Proucavanje interakcije raznih patogena truleri stabla kukuruza // Arhiv za Poljoprivredne Nauke, 1983. v.44. S. 37–41.

Draganic M. Proucavanje otpornosti stable kukuruza linija i hibrida prema truleri (*Phaeocytospora zeae* Stout, *Gibberella zeae* Schw.Petch.) u poljskim uslcovima pri vestackoj inokulaciji // Zastita bilja, 1983, 43(3), br.165, s. 409–410.

Drimal I. Prejavy *Fusarium graminearum* Schw. v rozlicnych stadiach ontogenezy kukurica // Vedecke prace, 1979, v.10, s. 131–141.

Dunn G., Routley D. Role of Ht and Bx genes in resistance of corn to *Helminthosporium turcicum* // Proc. 27–th Corn Res. Conf., 1972, P. 168–175

Dungan G.H. Woodworth C.M. Loss resulting from pulling leaves with tassels in de-tasseling corn // Agron. J. 193., 31. P. 872–875.

Duvick D. Plant breeding past achievements and expectations for the future // Econ. Bot., 1986, 40, 3, P. 289–297.

Duvick D. Genetic rates of grain in hybrid maize yields during the past 40 ears // Maydica, 1977, 22, P. 187–196.

Duvick D.N. Genetic progress in yield of United States maize (*Zea mays* L.) // Maydica, 2005, 50, p. 193–202.

East E. M. Heterosis // Genetics., 1936, 21, P. 375–397.

El–Houby M., Russell W. Locating genes determining resistance to *Diplodia maydis* in maize by using chromosomal translocations // Canad. J. Genet. Cytol., 1966, 8, P. 233–240.

Eller M.S., Robertson–Hout L.A., Paune G.A., Holland J.B. Grain yield and *Fusarium* ear rot of maize hybrids developed from lines with varying levels of resistance // Maydica, 2008, 53, P. 231–237.

Elmore R. W., Abendroth L. Agronomics for Corn: Have We Exhausted the Easy Options // Illinois Crop Protection Technology Conference, 2008, P. 75–78.

Emerson R.A. The inheritance of blotch leaf in maize // Cornell Agric. Exp. Sth. Mem., 1923, 70, P. 3–16.

Enerson P., Hunter R. Differential apparent infection rates of ear mold inciter by *Gibberella zeae* between two artificially inoculated hybrids of maize // Can. J. Plant Sci., 1980, 60, 4, P. 1459–1461.

Enerson P., Hunter R. Responce of maize hybrids to artificially inoculated ear model incited by *Gibberella zeae* // Can. J. Plant Sci., 1980, 60, 4, P. 1463–1465.

Fairey N., Daynard M. Quantitative distribution of asimilates in component organs of maize during reproductive growth // Can. J. Plant Sci., 1978, 58, 3, P. 709–717.

Fajemisin J., Hocker A. Top weight, root weight and rot of corn seedlings by three *Helminthosporium* leaf blights // Plant Dis. Repr, 1974, 58, 4, P. 313–317.

Farr D.F., Bills, G.F., Chamuris, G.P., and Rossman, A.Y. Fungi on Plants and Plant Products in the United States // The American Phytopathological Society, Minnesota, 1989, 1252 pP.

Farrar J.J., and Davis R.M. Relationships among ear morphology, western flower thrips, and *Fusarium* ear rot of corn // Phytopathology. 1991. 81(6). P. 661–666.

Fasoulas A.C. Principles and methods of plant breeding // Pub. 11 Dept. Genet. Plant Breed., Aristotelian Univ., Thessaloniki, Greece, 1981. P. 147.

Fasoulas, A.C. 1993. Principles of crop breeding. DeP. of Genetics and Plant Breeding, Aristotelian Univ. of Thessaloniki, Greece. Fasoulas, A.C., and V.A. Fasoula.

Fernando W.G.D., Paulitz T.C., Seaman W.L., Dutilleul P. and J.D. Miller. Head blight gradients causal by *Gibberella zeae* from area sources of inoculum in wheat fields plants // Phytopathology. 1997. 87. P. 414–421.

Fischl D. Connection between sources of primary infection and *Fusarium* disease of maiz // Novenyedelem, 1983. 19. P. 101–105.

Fisher R.A., Maurer R. Drought resistance in spring wheat cultivars. I. Grain yield responses. // Aust. J. Agric. Res., 1978. 28. P. 897–912.

Focke J., Dettmann A. Die rolle Fusarium betallinen maissaatgutes in der atilogie der maisatengelfaule. // Pflanzenschutzdienst., 1970. 24. 4.

Focke J., Kuhnelt W. Die weissfaule der maiskolben (*Fusarium poae*) Pk./Wr. // Nachrichtenbl. Dtsch. Pflanzensch., 1964. 18. S. 1–8.

Foko J. Prevalence, location, and influence of *Fusarium moniliforme* on germination of some sorghum seeds varieties from Northern Cameroon. // Meded. Fac. Landbouw. Rijksuniv. Gent., 1991. 56. 28. P. 391–396.

Foley D. Systemic infection corn by *Fusarium moniliforme*. // Phytopathology . 1962. 52., 9. P. 870–872.

Foster J., Frederiksen R. Evaluation of maize for resistance to head smut (Abstr.) // Amer. Phytopathol. Soc., 1977. 4. P. 142.

Foley D. The response of corn to inoculation with *Diplodia zeae* and *Gibberella zeae* // Phytopathology. 1960. 50. 2. P. 341–344.

Forrest Troyer. Development of hybrid corn and the seed corn industry. Maize Handbook. Vol II: Genetics and genomics. J.L. Bennetzen & S.Hake (eds.). NY, USA: Springer, 2009. P. 87–114.

Fransis R., Burges L. Characteristics of two populations of *Fusarium roseum* in Eastern Australlia. // Trans. Brit. Mycol. Soc. 1977. 68. 3. P. 421– 427.

Fransis R., Burges L. Surveys of Fusaria and other Fungi associated with stalk rot of maize in Eastern Australia // Austral. J. Agr.Res., 1975. 26. 5. P. 801–807.

Fry W., Yoder O., Apple A. Influence of naturally occurring marker genes on the ability of *Cochliobolus heterostrophus* to induce field epidemics of southern corn leaf blight // Phytopathol., 1984. 74. 2. P. 175–178.

Fuchs H. Wic Mais atgut uberlagern // Mais. 1980. 80. 1. P. 11–13.

Fusseder A. The longevity and activity of the primary root of maize // Plant soil, 1987. 101. 2. P. 257–265.

Garber R.J., Quisenberry K.S. Breeding corn for resistance to smut (*Ustilago zeae*) // J. Amer. Soc. Agron., 1925. 17. P. 132–144.

Garret S. A centery of root – disease investigation // An. Appl. Biol., 1955. 42. P. 211–219.

Gendloff E.H., Rossman E.C., Hart L.P. Quantitative characteristics of resistance to *Gibberella zeae* ear rot in selected in corn crosses // Phytopathology. 1984. 74. 7. P. 818.

Gilbertson R.L., Manning W.J., Ferro D. F. Association of the asparagus minor stem rot caused in asparagus by *Fusarium* species // Phytopathology, 1985. 75. 11. P. 1188–1191.

Goswami B.K., Raychaudhuri S.R. Interaction of root–knot nematodes and viruses in maize and tobacco in India // 3rd Intern. Congr. of Plant Pathology. Munhcn. 1978.

Gregg, J. S., and R. C. Izaurralde. Effect of crop residue harvest on long-term crop yield, soil erosion and nutrient balance: trade-off for a sustainable bioenergy feedstock // Biofuels . 2010. 1. P. 69–83.

Griffing B. Concept of general and specific combining ability in relation to diallel crossing systems // Austr. J. Biol. Sci. 1956. 9. P. 463–493.

Grogan C. Detasceling responses in corn // Agron. J., 1956. 48. 6. P. 247–249.

Guero R., Lillenoï B., Kwolek W., Zuber M. Mycoflora and aflatoxin in preharvest maize kernels up varied endosperm type // Proc. Int. Mycotoxin Symp., 1985. P. 109–117.

Hadzistevic F., Baca F., Khristic M. Results of evaluation of phosvel (leptpphos) granules for protection of maize against f European corn borer // *Agrochemija*. 7/8. 1973. P. 279–285.

Halisky P.M. Head smut of sorghum, sudangrass and corn caused by *Sphacelotheca reiliana* (Kuhn) Clint // *Hilgardia*. 1963. 34. P. 287–304.

Hamid A. H., Ayers J. E., and Hill R. R., Jr. The Inheritance of Resistance in Corn to *Cochliobolus carbonum* Race 3 // *Phytopathology*. 1982. 72. 9. P. 1173–1177.

Harris M., Frederiksen R. Concepts and methods regarding host plant resistance to arthropods and pathogens // *Annu. Rev. Phytopathol.*, 1984. 22. P. 247–272.

Hart L.P., E. Gendloff, and E.C. Rossman. Effect of corn genotypes on ear rot infection by *Gibberella zeae* // *Plant Disease*, 1984. 68. P. 296–298.

Hayman B.I. The Theory and Analysis of Diallel Crosses. III. Genetics. 1960. 45. 2. P. 155–172.

Headrick, J.M. and J.K. Pataky. 1989. Resistance to kernel infection by *Fusarium moniliforme* in inbred lines of sweet corn and the effect of infection on emergence // *Plant Dis.*, 73. P. 887–892.

Headrick J.M., J.K. Pataky, and J.A. Juvik. Relationships among carbohydrate content of kernels, condition of silks after pollination, and the response of sweet corn inbred lines to infection of kernels by *Fusarium moniliforme* // *Phytopathol.*, 1990. 80. P. 487–494.

Hennig W. *Phylogenetic Systematics*, Urbana, Univ. Illinois Press, 1966. 263 P.

Henry J. E., Oma E. A. Pest control by *Nosema locustae*, a Pathogen of Grasshoppers and Crickets // *Microbial Control of Pests and Plant Diseases*, London, N.– Y., Toronto, Sydney, San–Francisco, 1981 (Научная библиотека диссертаций и авторефератов – disserCat:<http://hghltd.yandex.net/yandbtm>).

Hitchcock A.S., Norton J.B.S. Corn smut // *Kans. Agr. ExP. Sta. Bul.*, 1896. 62. P.169–212.

Hoensch R.W., Davis R.M. Relationship between pericarp thickness and susceptibility to *Fusarium* ear rot in field corn // *Plant Dis.*, 1994. 78. 5. P. 519.

Holiday R.W. The genetics of *Ustilago maydis* // *Genet. Res. Camb.*, 1961. 2. 2. P. 204–231.

Holley R., Goodman M. Stalk quality and stalk rot resistance of tropical hybrid maize derivatives // *Plant Dis.* 1989, 72. P. 321–434.

Hooker A. Smiljakovic H. Maize breeding for disease resistance. 1979. 43 P.

Hooker A. Status of southern corn leaf blights of corn – present status and future prospects // *J. Environm/ Qual.*, 1972. 1. P. 244–249.

Hooker A.L. Inheritance of mature plant resistance to rust in corn // *Phytopathology*, 1967. 57. P. 815.

Hooker A.L. Maize breeding and genetics. 1978. P. 319–322.

Hooker A.L. New developments in the corn leaf and stalk disease picture // *Proc. 28th Corn Res. Conf.*, 1973. P. 62–71. Amer. Seed Trade Assoc.

Hooker A.L. Status of southern corn leaf blight, past and present // *Proc. 26th Corn Res. Conf.*, 1971. P. 127–143. Amer. Seed Trade Assoc.

Hooker A.L. The corn leaf blight picture // *Corn Conf.*, Purdue Univ., Feb. 11–12., 1974.

Hooker A.L., Russell W.A. Inheritance of resistance to *Puccinia sorghi* in six inbred lines of corn // *Phytopathol.*, 1962. 52. P. 122–128.

Hooker A.L., Smith D.R., Lim S.M., Beckett J.B. Reaction of corn seedlings with male-sterile cytoplasm to *Helminthosporium maydis* // Plant Dis. Rpt., 1970. 54. P. 708–712.

Hooker A.L., Smith D.R., Lim S.M., Musson M.D. Physiological races of *Helminthosporium maydis* and disease resistance // Plant Dis. Rpt., 1970. 54. P. 1109–1110.

Hooker A.L., White D.G. Prevalence of corn stalk rot in Illinois // Plant Dis. Rep., 1976. 60. P. 1032–1034.

Hoover M. M. Inheritance studies of the reaction of selfed lines of maize to smut (*Ustilago zeae*). West Virginia Agr. Expt. Sta. 1932. Bull. 253. 32 P.

Hoppe P.E. Cold testing //Proc 11th Corn Res. Conf., 1956. P. 68–74, Amer. Seed Trade Assoc.

Horsfall J., Cowling E. Haw plants defend themselves // In :Plant Disease an Advanced Treatise., 1980. 5. 519 P.

<http://www.indexfungorum.org/Names/fungic.asp>

Huber L.L., Stringfield G.H. Aphid infestation of strains of corn as an index to their susceptibility to corn borer attack // J. Agr. Res., 1942. 64. P. 283–291.

Hunter J.W., Dalbey N.E. A histological study of stalk breaking in maize // Amer. J. Bot., 1937. 24. P. 492–494.

Hunter R.B., Atlin G.N., Muiltoon J.F. Genotyp x environment interactions for ear mold resistance and its subcomponents in maize hybrid // Can. J. Plant Sci., 1986. 66.P. 291–297.

Hurd– Karrer A.M., Hasselbring A. Effect of smut (*Ustilago zeae*) on the sugar content of corn stalks //J. Amer. Res., 1926. P. 34.

Immer F.R., Christensen J.J. Determination of losses due to smut interaction in selfed lines of corn // Phytopathol., 1928. 18. P. 599–602.

Immer F. R. The inheritance of reaction to *Ustilago zeae* in maize // Minnesota Agr. Expt. Sta. Tech. Bull., 1927. 51. P. 599–602.

Immer F.R., J. J. Christensen. 1928. Influence of environmental factors on the seasonal prevalence of corn smut // Phytopathology. 18. P. 589– 598.

Isely D. Vigor tests // Proc. Assoc. off. Seed Anal., 1957. 47. P. 176–182.

Ivanovic M. Uticaj virusnog mozaika kukuruza na osetljivost gljivi kukuruza prema *Ustilago maydis*. D.C. Corda // Zastita Bijya. 1979. 30. 148. S. 135–140.

Ivashchenko V.G., Shipilova N.P. The species of genus *Fusarium* distributed on seeds grain cereals in the basic grain regions of Russia // Procc. of XV Congress of European Mycologists (Saint Petersburg, September 16–21, 2007), St.Peterburg, 2007. P. 124–125.

Jarvis J., Clark R., Block C. Interaction between tillage systems, maize hybrids, European corn borer and stalk rot pathology // Maydica, 1987. 32. 2. P. 125–137.

Jarvis J., Clark R., Guthrie W. e.a. The relationship between second-generation European corn borer and stalk rot fungi in maize hybrids // Maydica. 1984. 29. 3. P. 247– 263.

Jarvis J., Clark R., Guthrie W. Effect second generation European corn borer on resistance of maize to *Diplodia maydis* // Phytopathol., 1982. 72. 9. P. 1149–1152.

Jenkins M. Correlation studies with inbred and crossed strains of maize // J. Agr. Res. 1929. 39. 9. P. 677– 721.

Jenkins M.T., Robert A.L. Inheritance of resistance to leaf blight of corn caused by *Helminthosporium turcicum* / Agron. J., 1952. 44. P. 136–140.

Jensen S.D., Williams N.E. Selection for heat tolerance and drought resistance in maize //Amer. Soc. Agron., Abstr., 1972 12.

Jerphanion A. Maize production in EKC // Maize Breeding and Maize production Europa, 1988. 88. P. 187–195.

Jinks J., Hayman S. Analysis of diallel crosses // Maize Genetics Cooperations. – Newsletters, 1953. 27. P. 48–53.

Johann H., Dickson A. A soluble substance in corn stalks that retards the growth of *Diplodia zeae* in culture // Agr. Res., 1945. 71. P. 89–110.

Johnson D., Tanner I. Comparisons of corn inbreds and hybrids growth at equal leaf area index, light penetration, and population // Crop. Sci. 1972. 12. 3. P. 482–485.

Jones R., Simmonds S. Effect of altered source – sink ratio on growth of maize kernels. // Crop. Sci., 1983. 23. P. 129–134.

Josephson L., Kincer M. Selection for lower ear placement in two synthetic populations of maize // Crop. Sci., 1977. P. 485–486.

Jovicevic B., Sultan M. Uticaj fusariozne plesnivosti klipa na prinose kukuruza // Zastita Bilja, 1979. XXX. 149. P. 223–228.

Jugenheimer R. Resistance to *Diplodia* infection in inbred lines and hybrids of maize // Iowa State Col. Ph.D: Thesis, 1940.

Jugenheimer R., Bryan A. Developing inbred lines of corn resistant to stalk and ear rots. // Iowa Corn Res. Inst Ann. Rpt., 2. P. 33–36.

Jugenheimer R.W. Breeding and production of hybrid maize in European and Mediterranean countries // Sixth FAO Hybrid Maize Meeting Rpt., 1953. P. 26–32.

Jugenheimer R.W. Hybrid corn in Kansas // Kansas Agr. Exp. Sta., 1939. Cir. 196

Jugenheimer R. W. Developing corn for machine harvesting // Crops and Soils, 1949. 1. P. 18–19.

Kaan F., Anglade P., Boyat A. e.a. La resistance a la pyrale *Ostrinia nubilalis* Hbr. Dans un diallele de 14 lignes pre-coces de maïs, *Zea mays* L. // Agronomie, 1983. 3. 6. P. 507–512.

Kang M., Pappelis A., Zuber M. Effect of stalk inoculation (*Diplodia maydis*) on parenchyma death in cob and lower internodes of maize // Cereal Res. Commun., 1986. 14. 3. P. 267–272.

Kalman L., Deveney M. A Method for Subgrouping the S-type of CMS forms in maize // Theor. Appl. Genet., 1982. 62. P. 209–212.

Kang M., Pappelis A., Zuber M. Effect of stalk inoculations (*Diplodia maydis*) on parenchyma death in cob and lower internodes of maize // Cereal Res. Commun., 1986. 14. 3. P. 267–272.

Karadjowa I. Dependence of grain yield on the degree of infection with *Fusarium* stalk rot of maize. // Tag.-Ber. Akad. Landwirtsch. – Wiss. DDR.–1988. 271. 2. S. 381–385.

Katsanos R., A., Pappelis. J. Pattern of cell death in sorghum stalk tissue as a measure of the susceptibility to spread of *Colletotrichum graminicola* in fifty-five sorghum varieties // Plant Disease Reporter, 1969. 52 (1). pp. 68–70.

Kearsey M., Jinks J. A general method of detecting additive, dominance and epistatic variation for metrical traits // I. Theory. – “Heredity”, 1968. 23. 3, P. 403–409.

Kerr W. Ear and cob rot diseases of maize // Rhodesia Agr., 1965. 62. 1. P. 3.

Khune N., Kuehekar D., Raut J. e.a. Stalk rot of sorghum caused by *Fusarium moniliforme* // Indian Phytopathol., 1984. 37. 2. P. 316–317.

King S., Skott G. Genotype differences in maize to kernel infection by *Fusarium moniliforme* // Phytopathol., 1981. 71. 12. P. 1245–1247.

Kingsland G. Etiology of stalk rots of corn in Pennsylvania // Phytopathol., 1962. 52. 6. P. 519–523.

- Kispatic J. *Sorosporium reilianum* Mc.AIP. jedne nova Snijet kukuruza Kod nas. Zagreb, 1948. 14 c.
- Klun J., Robinson J. Concentration of two 1,4-benzoxosinones in dent corn at various stades of development of plant and its relation to resistance of the host plant to the European corn borer // *Econ. Entom.*, 1969. 62. 1. P. 214 – 220.
- Klun J., Guthrie W., Hallauer A., Rassel W. Genetic nature of the concentration of 2,4-dehydroxy – 7 – metoxy 2 – 6-1,4 – benzoxasin – 3 – one and resistance to the European corn borer in a diallel set of eleven maize inbred // *Ill. Agric.ExP. Sta.*, 1960. 658. 90 P.
- Koehler B. Corn ear rots in Illinois // *Ill. Agr. ExP. Sta.Bul.* 1959. 639. 87 P.
- Koehler B. Cornstalk rots in ILLinois // *Ill. Agr.ExP. Sta.*, 1960. 658. 90 P.
- Koehler B. Devevelopment of corn ear rot from pure culture inoculations // *Abs. Phytopathology.* 1930. 20. P. 118.
- Koehler B. Husk coverage and ear declination in relation to corn ear rots // *Abstr., Phytopathology.* 1951. 41. P. 22–28.
- Koehler. B. Corn stalk and ear rot studies. In improved technigues in hybid seed coren production // *American Seed Trade Association.* 1950. 5. P. 33–46.
- Kommedahl T, Windels C.E., Wyley H.B. *Fusarium* infection stalk and other diseases of corn in Minnesota in 1977 // *Plant Dis. Repr.*, 1978. 62. P. 692–694.
- Kommedahl T., Chang I. Biological seed coating for control of seedling diseases a principle for the future // *CroP. Sci.*, 1970. 10. P. 84–89.
- Kommedahl T., Sabet K., Burnes P. Effect on emergence stand and yield of corn seed treated with organisms // *Biol. and Guet. Pests Contr. Plant Diseases*, 1987. 2. 33 P.
- Kommedahl T., Windels C. Corn stalk rot survey methods and results in Minnesota in 1973 // *Plant Dis. Repr.*, 1974. 58. 4. P. 363– 366.
- Korosi F., Vojtovics M. Nehany jellemxo megvaltozas a kukorica - cairanovenyckben fuuusarionos fertores utan // *Plant Breed. Abstr.* 1979. 49. 8. P. 69 – 83.
- Kotting K., Hoffmann K., Hofner W. Moglichkeiten zur Beeinflussung der Ertrag – sleistung kon Mais durch Wachstum regulatoren // *Agron. and CroP. Sci.*, 1988. 160. 1. P. 64 – 71.
- Kovacs I. Resent results and trends in breeding of maize at Martonvasar. // *Nemzetközi Mezogazdasági Szemle*, 1973. 17(6). P. 28–31.
- Kovacs K., Pinter I. The possibilities for using extra early inbred lines in maize breeding. // *Eucarpia. Maize and sorghum section (Abstr.)*, 1987. 43. P. 14.
- Kremer F. *Moderner Pflanzenschutz – Sicherung der Ernährung der Welthevolkerung* // *Schriftent. Fonds Chem. Ind.*, 1958. 21. P. 7 – 15.
- Kruger W. Rinflues des stengelfaule des Konner // *Nachrbl. Dt. Pflzachr.*, 1963. 35. 12. S. 177–181.
- Kruger W. *Sphacelotheca reiliana* on maize // *Infection and control studies.* // *S. Afr.J. Afric. Sci.*, 1962. 4. P. 43 – 56.
- Kruger W. Wurzel und stammfaule bi mais die wirkung von Dunger auf das auftreten der wurzel und stammfaule // *Phytopathol.*, 1970. 68. 4. P. 334–345.
- Kruger W. Zum auftreten der Wurzel und stengelfaule des mais in der Bundes republic Deutschland 1969 – 1973 // *Rittel aus der Biol. Bundes fur land Ferswir.*, 1976. 172. 50 s.
- Kruger W., Iooste W. Important maize diseases and control measures // *Farming in South Africa.* 1967. 43. P.7.
- Kruger W., Speakman J. Ein bisher unbecaunter Pils. Sohwarres Murel als Ursacche einer wurzelfaule beim Mais // *Zatschrft. Fur Pflans. Und Pflazenkrankh.*, 1984. 1. S. 1 –11.

Kucharek T. A., Kommedahl, T. Kernel infection and corn stalk rot caused by *Fusarium moniliforme* // *Phytopathology*. 1966. 56. P. 983–984.

Kyle C. Relation between the vigor of the corn plant and its susceptibility to smut (*Ustilado zeae*) // *Agr. Res.*, 1930. 41. P. 211 – 231.

Kyle C. Relation of husk covering to smut of corn ears // *U.S. Dept. Agr. Techn. Bul.*, 1929. 120. P. 1–7.

Lai S., Baruch P., Butchaiah K. Assessment of yield losses in maize cultivars to banded sclerotial disease // *Indian Phytopathol.*, 1980. 33. P. 440–443.

Lambert R., Alexander D., Dudley J. Relative performance of normal and modified protein (opaque-2) maize hybrids // *CroP. Sci.*, 1969. 9. P. 242 – 243.

Lee C., Brewbaker J. Genetic and physiological studies of photoperiod sensitivity in corn // *Amer. Soc. of Agron.*, 1977. 62 p.

Leonard K.J., Leath S. Evidence that race 1 of *Setosphaeria turcica* caused the 1985 northern cornleaf blight epidemic in North Carolina // *Plant Dis.*, 1986. 70. P. 981.

Lepon P., Baath., Khale O. Occurrence of *Fusarium* species and their mycotoxine in maize // *Archives of Animal Nutrition*, 1988. 38. 9. P. 817 – 823.

Levitin M., Ivaschenko V., Shipilova N. and. Gagkaeva T. // *Fuzarioza klasa I klipa zitaricau Russiji* // *Zastita bilja*, Beograd, 2000. 51. (1–2). N 231–232. P.111–122.
Lindstrom E.W. Linkage of qualitative and quantitative genes in maize // *Amer. Nat.*, 1929, 63, P. 317–327.

Littlefield L., Wilcoxson R. Histological study of corn–stalk rot // *Phytopathol.*, 1962. 52.18. (Abstr).

Loesch P. Diallel analysis of stalk quality traits in twelve inbred lines of maize // *CroP.Sci.*, 1972. 12. 3. P. 261– 264.

Liu K., Su H., Cui Y. Et al. Reaction of different male–sterile cytoplasm subgroup of the C group maize to the infection of *Bipolaris maydis* race C // *Sci. Agric. Sinica*.1991. 24. 4. P. 58–60.

Lockwood J. Evolution of concepts associated with soilborne plant pathogenes // *Ann. Rew. Phytopathol.*, 1988. P. 93–121.

Lockwood J. Soilborne plant pathogens: concepts and connections // *Phytopathol.*, 1986. 1. P. 20 –21.

Logrieco A., Bottalico A. Presenza di specie di *Fusarium* relative forme ascospore sulle inflorescenze maschili e sugli stididi mais // *Phytopathologia Mediterranea*, 1987. 26. 3. P. 147 – 150.

Lomberg P., Vig J. Az eghajlati tenyerok, a fotoperiodus a fanymennyised a fanyintenzitas a homernecklet selentosege a szemeskukorica termokepasaegerehamara // *Takarman ygabona termeles ea felhagn aleas*. 1986. 1. P. 82–99.

Lomkey K., Smith O. Perfrmance and inbreeding depression of population representing sevoncra on maize breeding // *CroP. Sci.*, 1987. 4. P. 695–699.

Lonnquist J. H. Experiences with recombinations of exotic and corn belt germplasms. // *Proc. 29th Corn Res.Conf.*, 1974. P. 102–117. *Amer. Seed. Trade Assoc.*

Lynch K.V., Edgington L.V., Bush L.V. Head smut, a new disease in Ontario // *Can. J. Plant Pathol.*, 1980, 2, P. 176–178.

Lynon R. et al. European corn borer yield losses and damage resulting from a simulating natural infestation // *Econ. Entomol.*, 1980. 73. 1. P. 141–144.

Madden L. Measuring modeling crop losses at the field level.// *Phytopathol.*, 1983. 11. P.1591–1596.

Mains E.B. Inheritance of resistance to rust, *Puccinia sorghi* in maize // *J. Agr. Res.*, 1931. 43. P. 419–430.

Dean Malvick. Hot and dry summer conditions in Minnesota are favorable for corn ear rots and mycotoxin production // <http://blog.lib.umn.edu/efans/cropnews/> By efans on September 10, 2010 10:33 AM | [Leave a comment](#) Extension Plant Pathologist

Mankin C.J. The Biology of Head Smut of corn caused by *Sphacelotheca reiliana*. // Doctoral dissert. State College of Washington, 1953. P. 66.

Martínez-Espinoza A. D., León-Ramírez C. G., Ruiz-Herrera N. S. J. Use of PCR to detect infection of differentially susceptible maize cultivars using *Ustilago maydis* strains of variable virulence // Published online: 24 May 2003, Springer-Verlag and SEM 2003.

Martínez-Espinoza A.D., León-Ramírez C.G., Ruiz-Herrera N.S.J. Use of PCR to detect infection of differentially susceptible maize cultivars using *Ustilago maydis* strains of variable virulence // Published online: 24 May 2003, Springer-Verlag and SEM 2003.

Mather, K., and J. L. Jinks. 1977. *Diallels*. pp. 68–98. In: *Introduction to Biometrical Genetics*. Cornell University Press, Ithaca, NY. 231 P.

Matyć A. A., Kommedahl T. Occurrence of chlorotic spot on corn seedling infected with *Sphacelotheca reiliana* and their use in evaluation of head smut resistance // *Plant Dis.*, 1985. 69. 3. P. 251–254.

McGee, D.C. Maize diseases. A reference source for seed technologists. ARS PRESS, Minnesota. 1988. 150 P.

McKeen W.E., MacDonald B. Leakage, infection and emergence of injured corn seed // *Phytopathol.* 1rothe J.V., Zeyen R.J., Davis D.W. et al. Yield and quality losses caused by common rust (*Puccinia sorghi* Schw.) in sweet corn (*Zea mays*). // *Crop. Prot.*, 1983. 2. 1. P. 105–111.

Melis M., Farina M. Potassium effects on stalk strength, premature death and lodging of maize // *Afr. J. Plant and Soil.*, 1984. 1. 4. P.122–124.

Menkir A., Larter E.N. Emergence and seedling growth of inbred lines of corn at suboptimal root–zone temperatures. *Can. J. Plant Sci.* 1987. 67. P. 409–415.

Menta H., Sarkar K.R., Singh N.N. Variability and heritability studies for photosynthetic efficiency in maize // *Ann. Agr. Res.*, 1989. 10. 1. P. 73–78.

Messaïen C., Lafon R., Molot P. Mecroses de racines pourritures de tiges et verse parasitaire du maïs // *Ann. Des Epiphyt. sez.*, 1959. S. 10.

Mesterhazy A., Lemmens M., Reid L.M. Breeding for resistance to ear rot caused by *Fusarium* sp. in maize (a review) // *Plant Breeding*, 2012. 131. 1. P. 1–19.

Mesterhazy A. A kukorica fiatolkori fegekonisaga *Fusarium* fajokkaiszembén, kulonos tekintettel a *Fusarium graminearum* Schwabe // *Novenytermeles*, 1974. 23. 3. P. 273–281.

Mesterházy, Á. Relationship between resistance to stalk rot and ear rot of corn influenced by rind resistance, premature death and the rate of drying of the ear. *Maydica*. 1983. 28. P. 425–437.

Middendorf M. Untersuchungen über methoden zur infektion mit maïs brend (*Ustilago zeae*) und ihre abhángigkeit von alter temperatur und sorte // *Der Züchter*, 1958. 2. 2, s. 92–93.

Miedena P. The effects of low temperature on *zeae mays* // *Advances in Agronomy*, 1982. 35. 305 P.

Miles J.W., Dudley J.W., White D.G., Lamert R.I. Improving corn population for grain yield and resistance to leaf blight // *Crop Science*, 1980. 20. P. 241–251.

Miller J.D., Culley J., Frazer K. et al. Effect of tillage practice on *Fusarium* head blight of wheat. // *Can. J. Plant Pathol.*, 1998. 20. 1. P. 95–103.

Miller S. S., Reid L. M., Harris L. J. Colonization of maize silks by *Fusarium graminearum*, the causative organism of Gibberella ear rot // *Can. J. Bot.*, 2007. 85. P. 369–376.

Mock J.J., Eberhart S.A. Cold tolerance in adapted maize populations // *Crop Science*, 1972. 12 (4). P. 466–469.

Molot P. Recherches sur la resistance du mais a l'helminthosporiose et aux fusarioses. I. Role de la composition chimique de la plante // *Ann. Phytopath.*, 1969. 1. 1. P. 55–74.

Mortimore C., G., L. F. Gates. 1969. Effects of reducing interplant competition at different stages of growth on stalk rot and yield components of corn // *Can. J. Plant Sci.*, 49. P. 723–729.

Mortimore G.C., Ward G.M. Root and stalk rot of corn in southwestern Ontario. III. Sugar levels as a measure of plant vigor and resistance // *Can. J. Plant Sci.*, 1964, 44, P. 451–457.

Mulamba N.N., Hallauer A. R., Smith. O.S. Recurrent selection for grain in a maize population // *Crop Sci.*, 1983. 23. 3, P. 536–540.

Muleba N., Paulsen G. Effects of selection for yield efficiency on morphological and physiological traits of tropical maize // *Euphyt.*, 1983. 32. 2. P. 659–667.

Munkvold G. P., McGee D. C., Carleton W. M. Importance of different pathways for maize kernel infection by *Fusarium moniliforme* // *Phytopathology*, 1997, 87, p. 209–217.

Munkvold G.P., Hellmich R.L., Rice L.G. Comparison of fumonisin concentrations in kernels of transgenic Bt maize hybrids and nontransgenic hybrids // *Plant disease*, 1999. 83. P. 130–138.

Munkvold G.P., Hellmich, R.L., Showers W.B. Reduced *Fusarium* ear rot and symptomless infection in kernels of maize genetically engineered for European corn borer resistance // *Phytopathology* 1997a, 87. P. 1071–1077.

Munkvold G. P. Cultural and genetic approaches to managing mycotoxins in maize. // *Annu. Rev. Phytopathol.*, 2003. 41. P. 99–116.

Munteanu I., Cabulea I., Radulescu R. Studies of immunity and inheritance of corn response to *Ustilago maydis* (Dc.) Cda // *Sawrem. Poljopr.*, 1969. 17. P. 407–415.

Murillo-Williams A., Munkvold G.P. Systemic infection by *Fusarium verticillioides* in maize plants grown under three temperature regimes. // *Plant Dis.*, 2008. 92. P. 1695–1700.

Natti T.A., White D.G. Yield losses due to antracnose and *Diplodia* stalk rot of corn // *Phytopathol. (Abstr.)*. 1981. 71.

Nelson R. R. Of genes for resistance: same developing concepts // *Proc. 3rd Intern. Congr. of Plant Pathol.*, 1978.

Nelson R.R. The meaning of disease resistance in plants. // *In. Breeding plants to disease resistance. Concepts and Applications*, 1973. P.13.

Nelson R.R., Tung G. Influence of some climatic factors on sporulation by an isolate of race T of *Helminthosporium maydis* on a susceptible male-sterile corn hybrid // *Plant Dis. Repr.*, 1973. 57. 4. P. 303–307.

Nesticky M., Huska T. Study of stalk strength in brown midrib maize. // 13-th Congress of the Maize and Sorghum section of Eucarpia. Breeding of silage maize, 1985, P. 9–12.

Nguyen Thi Ly, Phan Bich Thu. Ожог (*Rhizoctonia solani*) влагалищ кукурузы и химические мероприятия по борьбе с болезнью // *Khoa hoc va ky thuat nong nghiep*. 1988. 5, c. 203–205.

Nicholson R., Bergeson G., Gonnazo F. Single and combined effects of the lesion nematode and *Colletotrichum graminicola* on growth and antracnose leaf blight of corn // *Phytopathology*. 1985. 75. 6. P. 654–661.

Nicholson R., Botler L., Asguith T. Glycoproteins from *Colletotrichum graminicola* what bind phenols; implications for survival and virulence of phytopathogenic // *Phytopathology*. 1986, 76. 12, P. 1315–1318.

Nishiyama I., Mukede K. Breeding for damage tolerance // In.: *Seeds and seedlings in Japan*, 1981. P. 141–147.

Odiemah M., Manninger I. Inheritance of resistance to *Fusarium* ear rot in maize // *Acta Phytopathol. Acad. Sci. Hung.*, 1982. 17. 1–2. P. 91–99.

Odyssey, G.N., N. Spencer, and J. Remmers. A Description of silk cut, a stress-related loss of kernel integrity in preharvest maize // *Plant Disease*, 1997. 81. 5. p. 439–444

Ooka S., Kommedahl T. Wind and rain dispersal of *Fusarium moniliforme* in corn fields // *Phytopathology*. 1977. 67. 8. P. 1023–1026.

Ottawiano P., Camussi E. Structural analysis of relationships between ear plant traits in maize // *Maydica*. 1982. 27. 1. P. 41–53.

Palaversic D., Royce M., Parlov D. Importance of stalk lodging in maize breeding // *Eucarpia 8-me Intern. De la section Mais-Sorgho*, 1975. P. 117.

Palmer L., Kommedahl T. Root infecting *Fusarium* species in relation to rootworm infestations in corn // *Phytopathol.*, 1969. 55. 11. P. 1613–1617.

Pappelis A., Katsanos R. Ear removed and cell death rate in corn stalk tissue // *Phytopathology*. 1969. 59. 2. P. 129–131.

Pappelis A. J.; Smith, F. G. Relationship of water content and living cells to spread of *Diplodia zeae* in Corn stalks // *Phytopathology*, 1963. 53. 9. P. 1100–1105.

Parker D., Barrows W. Root and stalk rot in corn as affected by fertilizer and tillage treatment // *Agronomy J.*, 1959. 51. P. 414–417.

Parsons M. W. Biotic and abiotic factors associated with *Fusarium* ear rot of maize caused by *Fusarium verticillioides*, Iowa State University. 2008,

Patch J., Still G., App B. et al. Comparative injury by the European corn borer to open-pollinated and hybrid field corn // *Agr. Res.*, 1941. 63. P. 365–368.

Pate J.B., Harvey P.H. Studies on the inheritance of resistance in corn to *Helminthosporium maydis* leaf spot // *Agron. J.*, 1954. 46. P. 442.

Pathaky J. Correlations between reactions of sweet corn hybrids to Gess wilt Stewart's, bacterial wilt and northern corn leaf blight // *Abstr. Amer. Phyt. Soc. Phytopathol.*, 1985. 75. 11.

Payak M.M. Epidemiology of maize downy mildews with special reference to those occurring in Asia // *Trop. Agric. Res. Ser.* 1975. 8, P. 81–91.

Pendleton J.W. Light relationship and corn plant geometry Proc. 23 rd Corn Res. Conf., 1968. P. 91–96, Amer. Seed Trade Assoc.

Piovarci A., Vidovic J. Influence of leaf angle of corn (*Zea mays*) to grain yield in different climatic condition. // *Eucarpia 8-me Intern. De la section Mais-Sorgho*, 1975. P. 15–17.

Platz G.A. Some factors influencing the pathogenicity of *Ustilago zeae*. // *Iowa State Coll. J. Sci.*, 1929. 3. P. 177–214.

Попов А. устойчивост на наши и чуждестранни сортове и популации царевица към обыкновената и цветната главня // *Растениеведни науки* 1970. 7. 7.

Porter R., Ayers J., Johnson J. et al. Influence of different phosphorus accumulation on stalk rot // *Agronomy*, 1981. 73. 2. P. 283–287.

Puhalla J.E. Genetic studies of the " b " incompatibility locus of *Ustilago maydis* // *Genet. Res.*, 1970. 16. 2. P. 229–232.

Rakha F., El-Deeb M. Locating genes for resistance to stalk rot of maize using chromosomal translocation // *Alexandria Inst. of Agric. Res.*, 1978. 26. 2. P.375–386.

Ramirez M.L., Torres A., Rodrigues M., Castillo C., Chulize S. Fusarium and fumonisins in corn at harvest time effects of fertilization and planting areas // *Proc. 5th EuroP. Fusarium Seminar, Hungary, Szeged. 1997. 25. 3/2. p .381–383.*

Reddy C., Holbert J. The black-bundle disease of corn // *Agr. Res.*, 1924. 24. P. 177–205.

Reed, C.M., Swabey M., Kolk E.A. Experimental studies on head smut of corn and sorghum // *Torrey Bot. Club Bull.*, 1927. 54. P. 295–310.

Reid L.M., Bolton A.T., Hamilton R.I., Woldemariam T., Mather D.E. Effect of silk age on resistance of maize to *Fusarium graminearum* // *Can. J. Plant Pathol.*, 1992. 14. P. 293–298.

Reid L. M., T. Woldemariam, X. Zhu, D. W. Stewart, A. W. Schaafsma. Effect of inoculation time and point of entry on disease severity in *Fusarium graminearum*, *Fusarium verticillioides*, or *Fusarium subglutinans* inoculated maize ears // *Can. J. Plant Pathol.*, 2002. 24. P. 162–167.

Rinke E.N. Cold test germination // *Proc. 8th Corn Res. Conf.* pp. 54–58, Amer. Seed Trade Assoc.

Rintelen J. Haufidkut von *Fusarium* in Ackerboden out mais–starken und mais armin fruchtfolgen // *Z. Pflanzenkrankheit. und Pflanzenschutz*, 1967. 74. 11-12. P. 614–616.

Robertson, L. A., Kleinschmit C. E., White D. G. et al., G. A. Payne, C. M. Maragos, and J. B. Holland. Heritabilities and correlations of *Fusarium* ear rot resistance and fumonisin contamination resistance in two maize populations. // *Crop Sci.*, 2006. 46. P. 353–361.

Robertson-Hoyt L. A., Kleinschmidt C. E., White D.G., Payne G. A., Maragos C. M., Holland J.B. Relationships of Resistance to *Fusarium* Ear Rot and Fumonisin Contamination with Agronomic Performance of Maize // *Crop Sci.*, 2007. 47. p. 1770–1778.

Rochow W. The role of mixed infection in the transmission of plant viruses by aphids // *Ann. Rev. Phytopathol.*, 1972. 10. P. 101–125.

Rossielle A.A., and Hamblin J. Theoretical aspects of selection for yield in stress and non-stress environments. // *Crop Sci.*, 1981, 21, P.943–946.

Rowell J.B., De Vay J.E. Genetics of *Ustilago zeae* in relation to basic problems of its pathogenicity // *Phytopathol.*, 1954. 44. 4. P. 356–362.

Russell GH, Berjak P. Seeds and Storage Fungi. 1. Localization of the Pathogen // *Elektronmikroskopie vereniging van Suidelike Afrika Verrigtings*, 1978. 8. P. 91–92.

Russell W.A. Comparative performance for maize hybrids representing different eras of maize breeding // *Proc 29th Ann Corn Sorghum Res Conf.*, 1974. P. 81–101.

Russell W.A., Penny L.N, Hallauer A.R., Tberhart S.A. e.a. Registration of maize germplasm synthetics // *Crop Sci.*, 1971.11. P. 140–141.

Russian J.S., Guo B.Z., Tabjika K.M. et al. Comparison of kernel wax from corn genotypes resistant or susceptible to resistance to *Aspergillus flavus* // *Phytopathology*, 1997. 87. 5. P. 529–533.

Sabbagh S.K., Martinez Y., Roux C. Root penetration of maize by *Ustilago maydis* // *Czech. J. Genet. Plant Breed.*, 2006. 42. P.79–83.

Saboe L.C., Hayes H.K. Genetic studies of reaction to smut and firing in maize by means chromosomal translocations // *J. Amer. Soc. Agron*, 1941, 33, P.463–470.

Saha B., Mucherjce B. Analysis of heterosis for number of grains in maize // *Indian J. Genet and Plant Breed.*, 1985. 45. 2. P. 240–246.

Saharan A., Singh V. Source – sink relationship as a factor for grain shriveling in triticale // Indian J. Genet and Plant Breed., 1982. 42. 1. P. 1–4.

Salama A., Mishricky A. Seed transmission of maize Wilt fungi with special reference to *Fusarium moniliforme* Sheld // Phytopathol. Z. 1973. 77. P. 356–362.

Sarca V., Pacuzar D., Ulinici A. et al. Particularitatile biologice si tehnologice ale probuceri de samintatile noli hibrizi de porumb // Productia Vegetala, Cereale si Plante Tehnice, 1980, 33, 3, P. 19–26.

Sayre J.D., Morris V.H., Richey F.D. The effect of preventing fruiting and of reducing the leaf area on the accumulation of sugars in the corn stem // Agron. J., 1931. 23. P. 751–753.

Schneider R., Pendery W. Stalk rot of corn: mechanism of predisposition by an early season water stress // Phytopathology, 1983. 73. 6. P. 863–871.

Schoorel A.F. Report of the activities of the committee on seedling vigour // Proc. int. Seed Test Ass., 1956. 21. P. 282–286.

Schoorel A.F. Report of the activities of the committee on seedling vigour // Proc. int. Seed Test Ass., 1956. 21. P. 282–286.

Schroeder H.W., Christensen J.J. Factors affecting resistance of wheat to scab caused by *Gibberella zea*. // Phytopathology, 1963. 53. 7. P. 831–838.

Scurti J. On the morbid histology of maize attacked by *Ustilago maydis* // In: Fnnali dell'asperimentazione agraria nuova serie, 1950. 4. 5. P. 827–855.

Sekhon R.S., Kuldau G., Mansfield M. Chopta S. Characterization of *Fusarium* – induced expression of flavonoids and PRututs in maize // Pysiol. Mol, Plant Pathol., 2006. 69. P. 109–117.

Shalk J., Ratsliff R. Evolution of ARS program on alternative methods of insect control: host plant resistance to insects // Bull. Entomol. Soc. Amer., 1976. 22. 1. P. 7–10.

Siebold M. Einfluss der kaligungung auf die stengelfaule bi kerner mais // Z. Pflanzenkrankheit. und Pflanzenschutz, 1974. 5. P. 1–4.

Silva E.E., Mora A., Medina J. et al. *Fusarium* ear rot and now t screen for resistance in open pollinated maize in the Andean regions // Euphytica, 2007. 153. P. 329–337.

Singh D., Singh T. Location of *Fusarium moniliforme* in kernels of maize and disease transmission // Indian J. Mycol. Plant Pathol., 1977. 7. P. 32–38.

Singh S., Kochman J., Murray G. Pathogen Risks Associated with Bulk Maize Imports to Australia from the United States of America // A report by technical working group 1: disease risk analysis, for the import risk analysis of the import of maize from the USA for processing and use as animal feed. Canberra, 1999. 206 p.

Sivasancar D., Asuani V., Sangam L. e.a. Dosage effects of opaque-2 gene on the susceptibility in maize to seed rots by *C. acremonium* and *F. moniliforme*.// Indian Phytopathol., 1975. 28. 2. P. 235–237.

Smith D.R. Monitoring corn pathogens // In: Proc. Annu. Corn Sorghum Res. Conf., 1977. 32. P. 106–121, American Seed Trade Association, Washington, D.C.

Smiljacovic H. Parazitno poleganje kukuruza // Agronomski glasnik, 1975. 1–4. S. 171–176.

Smiljakovic H., Draganic M., Vidakovic J. *Phaeocytospora zeae* Stout, a not very well known maize rot pathogen // Zast. Bilja. 1979. 30. P. 45–52.

Smiljacovic H., Draganic M. The dynamics of settlement of fungi on the maize rot and stalk during the vegetation of period. // Abstr. papera of 3th Intern. Congr. of Plant pathol., Munchen, 1978. P. 126.

Smith D., Hooker A., Lim S. et al. Diseases reaction of thirty sources of cytoplasmic male sterile corn to *Helminthosporium maydis* race T. // *Crop Sci.*, 1978. 11. 15. P. 772–773.

Smith F.L., Madsen C.B. Susceptibility in inbred lines of corn to *Fusarium* ear rot // *Agron. Jour.*, 1949. 41. P. 347–348.

Sobek E.A., Munkvold G.P. European corn borer (*Lepidoptera: Pyralidae*) larvae as vectors of *Fusarium moniliforme*, causing kernel rot and symptomless infection of maize kernels // *J. Econ. Entomol.* 1999. 92. P. 503–509.

Somda J. Sanou, P. Sanon, 2008. Seed-Borne Infection of Farmer-Saved Maize Seeds by Pathogenic Fungi and Their Transmission to Seedlings // *Plant Pathology Journal*, 7. P. 98–103.

Sprague, G. F. Corn and Corn Improvement. 1977, 18, in the series *Agronomy*, American Society of Agronomy, Inc. Publisher, Madison, WI, USA, 774 p.

Stakman E.C., Tyler L.J., Haistad G.E., and Sharville E.G. Experiment on physiologic specialization and nature of variation in *Ustilago zeae* // *Phytopathology*, 1935. XXV. 34.

Stevens O., Gudanskas R. Effect of maize dwarf mosaic virus infection of corn on inoculum potential of *Helminthosporium maydis* race 0 // *Phytopathology*, 1983. 73. 3. P. 439–441.

Stevenson J. C., M. M. Goodman. Ecology of exotic races of maize. I. Leaf number and tillering of 16 races under four temperatures and two photoperiods // *Crop Science*, 1972. 12. P. 864–868.

Stewart F.C. A bacterial disease of sweet corn // *N.Y. Agric. Exp. Sth. Bull.*, 1897, 130, P. 422–439.

Summerell B.A., Burgess L.W. Stubble management practices and the survival of *Fusarium graminearum* group I in the stubble residues // *Austral. Plant Pathol.*, 1988. 17. 4. P. 88–93.

Sutton J.C. Epidemiology of wheat heat blight and maize ear rot caused by *Fusarium graminearum* // *Canad. J. of Plant Pathol.*, 1982. 4. 2. P. 195–209.

Sutton J.C. *Trichoderma koningii* as a parasite of maize seedlings // *Can. J. Plant Sci.* 1972. 52. P. 1037–1042.

Takács, E., Lauber, É., Bánáti, H., Székács, A., Darvas B. Bt-növények a növényvédelemben // *Növényvédelem*, 2009. 45. S. 549–558.

Tatum L.A. The Southern corn leaf blight epidemic // *Science*, 1971. 171. P. 1113–1116.

Tatum L.A., Zuber M.S. Germination of maize under adverse conditions // *J. Amer. Soc., Agron.*, 1943. 35. P. 48–59.

Teich A., Nelson K. Survey of *Fusarium* head blight and possible effects of culture practices in wheat fields in Lemmon country in 1983 // *Canad. Plant Dis. Survey*, 1984. 64. 1. P. 11–13.

Thomas M., Buddenhagen J. Incidence and persistence of *Fusarium moniliforme* in symptomless maize kernels and seedlings in Nigeria. // *Mycologia*, 1980, 72, 5, P. 882–887.

Thomas S., Norton D. Influence of selected maize hybrids on nematode populations under differing edaphic conditions // *Plant Dis.*, 1986. 70. 3. P. 234–237.

Thompson D.L., Hanson W.D., Shaw A.W. Ear height inheritance estimates and linkage bias among generations means of corn // *Crop Sci.*, 1971. 11 (3). P. 328–331.

Todd R., Stack R., Deibert E., Enz J. Disease management in the control of *Fusarium* head blight. // *Proc. of Intern. Symposium on wheat improvement for scab resistance*, 5–11 May 2000, China, 2000. P. 274–278.

Tollenaar M. Physiological basis of genetic improvement of maize hybrids in Ontario from 1959–1988 // Crop Sci., 1991. 31. 1. P. 119–124.

Tollenaar M., Brunslema T. Effects of temperature on rate and duration of kernel dry matter accumulation of maize // Can. J. Plant Sci., 198. 68. 4. P. 935–940.

Tollenaar M. and R. B. Hunter. A photoperiod and temperature sensitive period for leaf number of maize // Crop Science, 1983. 23. P. 457–460.

Tollenaar M., T.B. Daynard, and R.B. Hunter. Effect of temperature on rate of leaf appearance and flowering date in maize // Crop Sci. 1979. 19. P. 363–366.

Torres A., Ramirez M.L., Reynoso M.M., Rodriguez M.Y., Chulze S. Natural co-occurrence of *Fusarium* species (section *Liseola*) and *Aspergillus flavus* group species fumonilisin and aflatoxin in Argentinian corn // Proc. 5th EuroP. Fusarium Seminar. Hungary, Szeged. 1997. 25. 3/1. P. 389–392.

Troyer A. F., Wellin E. J. Heterosis Decreasing in Hybrids: Yield Test Inbreds // Crop Sci., 49:1969–1976 (2009).

Troyer A.F., Ambrose W.B. Plant characteristics affecting field drying fate of ear corn // Crop Science, 1971. 11. 4. P. 529–531.

Troyer, A.F. “Development of hybrid corn and the seed corn industry”. – Maize Handbook. Vol. II: Genetics and genomics. J.L. Bennetzen & S. Hake (eds.). NY, USA: Springer, 2009. P. 87–114.

Sutton J.C. Epidemiology of wheat heat blight and maize ear rot caused by *Fusarium graminearum* // Canad. J. of Plant Pathol., 1982. 4. 2. P. 195–209.

Tu L., Ford R. Maize dwarf mosaic virus predisposes corn to rot root infection. // Phytopathol., 1971. 61. P.800–803.

Ullstrup A. J. Corn seed treatment //Ind. Agr. Exp. Sta. Circ. 337. Lafayette, 1948.

Ullstrup A.I. Crazy top of maize // Indian Phytopathology, 1970. 23. P. 250–261.

Ullstrup A.I. Disease of corn. /Sprague G.F.(Ed.). Corn and corn improvement //Ann. Soc. Agron. Inc., 1977. P. 391–500.

Ullstrup A.I. Leaf blight in corn // Purdue Univ. Agr. Exp. Sta. Bur. 1952. P. 572.

Ullstrup A.J. A comparison monogenic and polygenic resistance to *Helminthosporium turcicum* of corn // Proc. 25th Corn Res Conf., 1970. P.147–153

Ullstrup A.J., Brunson A.M. Linkage relationships of a gene in corn determining susceptibility to a *Helminthosporium* leaf spot //Agron. J., 1947. 39. P. 606–609.

Ullstrup A.L., Troyer A.F. A lethal leaf spot of maize // Phytopathology, 1967. 57. P. 1282–1283.

Ullstrup A. J. Method for producing artificial epidemics of diplodia ear rot // Phytopathol., 1948. 39. P. 93–101.

United States Environmental Protection Agency Fact Sheet (2005). *Bacillus thuringiensis* Cry34Ab1 and Cry35Ab1 proteins and the genetic material necessary for their production (plasmid insert PHP 17662) in Event DAS–59122–7 corn Fact Sheet. http://www.epa.gov/pesticides/biopesticides/ingredients/factsheets/factsheet_006490.htm.

Venturini G., Assante G., Vercesi A. *Fusarium verticillioides* contamination patterns in Northern Italian maize during the growing season // Phytopathologia Mediterranea, 2011. 50. 1. P. 110–120,

Virtanen A., Aura A., Ettata T. Formation of bensoxazolinone in rye seedlings //Suom. Com., 1957. 30. P. 245–252.

Vozdova G. Metodické otázky hodnocení kukurice na odolnost ke anetii kukurice // Ved. prace, 1965. 1. S. 55–73.

Waddington S.R., Ransom J.K., Osmanzai M., and Saundera D.A. Improvement in the yield potential of bread wheat adapted to North–West Mexico // *Crop Sci.*, 1986. 26. P.698–703.

Wallin J.R. An epiphytotic of corn rust in the north central regions of the U.S // *Plant Dis. Rep.* 1951. 35. P. 207–211.

Warham E., Butler L.D., Sutton B.C. // *Seed Testing of Maize and Wheat .A Laboratory Guide*, CIMMYT, IML, 1996, 182 p.

Warren H.I., Kommedahl T. Prevalence and pathogenecity to corn of *Fusarium* spP. from corn roots, rhizosphere, residues and soil // *Phytopathology*, 1973. 63. P. 1288–1290.

Warren P. The effects of starter fertilizer on root and shoot growth of corn hybrids and seeding rates and plant- to- plant variability in growth and grain yield // *Dissertations Graduate College*, 2013. 128 p.

Wei L.K., Liu K.M., Chen J.P., Luo P.C., Stadelman O.Y.L. Pathological and physiological identification of race C *Bipolaris maydis* in China // *Phytopathology*, 78. 5. 1988. P. 550–554.

Wheeler Q., Blackwell M. Fungus – insect relationships. 1984. 514 P.

White D. Correlations of corn stalk rot reactions caused by *Diplodia maydis* and *Gibberella zeae* // *Plant Dis. Repr.*, 1978. 62. 11. P. 1016–1018.

White D. Lack of close correlation of stalk rot reaction of corn inbreds inoculated with *Diplodia maydis* and *Colletotrichum graminicola* // *Phytopathol.*, 1977, 67, 1, P. 105–107.

Wicklow D., Bennet G., Coldwel R. et all. Changes in the distribution of trichothecenes and zearelenone in maize with *Gibberella* ear rot during storage at cool temperatures // *Plant Dis.*, 199. 74. P. 304–305.

Widstrom N.W., D.M. Wilson, and W.W. McMillian. Evaluation of sampling methods for detecting aflatoxin contamination in small test plots of maize inoculated with *Aspergillus flavus* // *J. Environ. Qual.*, 198., 11. P. 655–657

Wilhelm W.W., J.M.F. Johnson, D.L. Karlen, and D.T. Lightle. Corn stover to sustain soil organic carbon further constrains biomass supply // *Agron. J.*, 2007. 99. P. 1665–1667.

Williams W., Buskley R., Davis F. Combining ability for resistance in corn to call armyworm and southwestern corn borer // *Crop Sci.*, 1989. 29. 4. P. 913–915.

Windels G., Kommedahl T. Late seasonen colonization and survival of *Fusarium graminearum* group II in corn–stalks in Minnesota // *Plant Dis.*, 198. 68. P. 791–793.

Wu Le, Wang Xiao–Ming, Xu Rong–Qi, Li Hong–Jie. Root Infection and Systematic Colonization of DsRed-labelled *Fusarium verticillioides* in Maize. // *Acta Agron Sin.*, 2011. 1. 37. Issue (05). P.793–802.

Wu O.N., Liung K.G. Host range of *Helminthosporium maydis* Nish. et Miyake // *Acta Phytopathologica Sinica*, 1984, 14, 2, P. 79–86.

Wysong D. S., and Hooker, A. L. Relation of soluble solids content and pith condition to *Diplodia* Stalk rot in corn hybrids // *Phytopathology*, 1966. 56. P. 26–35.

Young J.C., Miller J.C. Appearance of fungus ergosterol and *Fusarium* mycotoxins in the husk, axial stem and stalk after for inoculation of field corn // *Can. J. Plant Sci.*, 1995. 65. 1. P. 47–53.

Young H.C. The toothpick method of inoculating corn for ear and stalk rots (Abstr.) // *Phytopathology*, 1943. 33. P. 16.

Zadoks J.C., Schein R. Epidemiology and plant disease // *Management*, New York, 1979, 427 P.

Zambino P., Groth I.V.Lukens L., Garton I.R., May G. Variation the b midrib –type locus of *Ustilago maydis* // *Phytopathology*.1997. 87. P. 1233–1239.

Zhu J., Song J. On the different of susceptible ages among corn varieties to head smut // Acta Phytopathologica Sinica, 1984. 14. 3, P. 135–139.

Zieglängsberger W, Tölle T.R. The pharmacology of pain signaling // Curr Opin Neurobiol. 1993. 3. 4. P. 611–618.

Zuber M. Effect of brown–midrib – 3 mutant in maize (Zea mays) on stalk strength. // Pflanzenschutz., 1977, 79, 4, P. 310–314.

Zwatz B. Bedeutung von maiskrankheiten in osterreich unter speciellerberucksintigung der resisttanz der sorten // Pflanzenschutz., 1986, 6, S. 8–10.

Перечень сокращений

СГ – стеблевые гнили

ФП – фузариоз початков

КМ – кукурузный мотылек

ХС – хлопковая совка

ГМ – генно-модифицированный

ВЕСТНИК ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ

Приложения

Продолжающееся издание, выходит с 2004 г.
Учредитель — Всероссийский НИИ защиты растений (ВИЗР)

Главный редактор В.А.Павлюшин
Зам. гл. редактора В.И.Долженко
Отв. секретарь И.Я.Гричанов

Редакционный совет

А.Н.Власенко, академик, СибНИИЗХим
Патрик Гроотаерт, доктор наук, Бельгия
Дзянь Синьфу, профессор, КНР
В.И.Долженко, академик, ВИЗР
Ю.Т.Дьяков, д.б.н., профессор, МГУ
В.А.Захаренко, академик
С.Д.Каракотов, д.х.н., ЗАО Щелково Агрохим
В.Н.Мороховец, к.б.н., ДВНИИЗР
В.Д.Надыкта, академик, ВНИИБЗР
В.А.Павлюшин, академик, ВИЗР

С.Прушински, д.б.н., профессор, Польша
Е.Е.Радченко, д.б.н., ВИР
И.В.Савченко, академик
С.С.Санин, академик, ВНИИФ
С.Ю.Синев, д.б.н., ЗИН
К.Г.Скрябин, академик, "Биоинженерия"
М.С.Соколов, академик, РБК ООО "Биоформатек"
С.В.Сорока, к.с.-х.н., Белоруссия
Т.Ули-Маттила, профессор, Финляндия

О.С.Афанасенко,
член-корреспондент

И.А.Беломуков, к.б.н.

Н.А.Белякова, к.б.н.

Н.А.Вилкова, д.с.-х.н., проф.

Н.Р.Гончаров, к.с.-х.н.

И.Я.Гричанов, д.б.н.

Редакционная коллегия

А.Ф.Зубков, д.б.н., проф.

В.Г.Ивашенко, д.б.н., проф.

М.М.Левитин, академик.

Н.Н.Лунова, к.б.н.

А.К.Лысов, к.т.н.

Г.А.Наседкина, к.б.н.

В.К.Моисеева (секр.), к.б.н.

Н.Н.Семенова, д.б.н.

Г.И.Сухорученко, д.с.-х.н., проф.

С.Л.Тютюрев, д.б.н., проф.

А.Н.Фролов, д.б.н., проф.

И.В.Шамшев, к.б.н.

Редакция

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

Россия, 196608, Санкт-Петербург-Пушкин, шоссе Подбельского, 3,
ВИЗР E-mail: Grichanov@mail.ru, vizrspb@mail333.com
vestnik@icrz.ru

Подписано к печати 4 декабря 2015 г.
Формат 60х84/8. Объем 8 п.л. Тираж 500 экз. Заказ 1142.

Отпечатано в типографии ООО «СПб СРП "Павел" ВОГ»
196620, Санкт-Петербург - Павловск, ул. Березовая, 16 Тел.
452-37-58 ~ www.srppavel.ru