

УДК 633.111«324»:632.3/4(470.311)

ТИПЫ КОРНЕВЫХ ГНИЛЕЙ ЗЕРНОВЫХ КУЛЬТУР
И ПАТОГЕННЫЕ КОМПЛЕКСЫ ИХ ВОЗБУДИТЕЛЕЙ
В ЦЕНТРАЛЬНОМ НЕЧЕРНОЗЕМЬЕ РОССИИ

М.Ф. ГРИГОРЬЕВ

(ГНУ Всероссийский селекционно-технологический институт плодородства
и питомниководства Россельхозакадемии)

Статья является продолжением сообщений о корневых гнилях зерновых культур, опубликованных в журнале «Известия ТСХА», 2012. Вып. 1, 2.

Представлены результаты многолетних микологических исследований, в которых были впервые выявлены в Центральном Нечерноземье России (ЦНР) офиоблезная, цефалоспориозная, ризоктониозная корневые гнили и гнили в виде фузариозного трахеомикоза. Определены основные очаги их географической локализации, изучен состав возбудителей болезней на зерновых культурах, его изменчивость в контрастные по гидротермическим условиям годы.

Ключевые слова: зерновые культуры; офиоблезная, цефалоспориозная, ризоктониозная корневые гнили; фузариозный трахеомикоз.

Актуальность планомерного масштабного изучения корневых гнилей зерновых культур обуславливалась отсутствием сведений о всех типах данных болезней, распространенных в регионе, родовом и видовом составе патоккомплексов грибов — возбудителей корневых гнилей, закономерностей их проявления, географической локализации. В литературе имелись отдельные сообщения о фузариозной и гельминтоспориозной корневых гнилях, при этом неоднократно отмечалось, что нарушения агротехники, насыщение зерновых севооборотов монокультурами, использование неустойчивых или малотолерантных к корневым гнилям сортов многократно увеличивают вредоносность болезней, так что в годы эпифитотий урожай зерна мог снижаться на 50-60% [6, 10, 11].

Для системного регионального изучения указанных болезней по предложению академиков ВАСХНИЛ А.В. Пухальского и М.С. Дунина в 70-х гг. прошлого столетия была создана проблемная лаборатория в Московском отделении Всесоюзного института растениеводства имени Н.И. Вавилова (МОВИР), целью исследований которой было определение типов корневых гнилей зерновых культур в ЦНР, географии их распространения, основных параметров проявления болезней, а также главных факторов, определяющих развитие корневых гнилей.

В данной статье обсуждаются результаты исследований офиоблезной, цефалоспориозной, ризоктониозной корневых гнилей и гнили в виде фузариозного трахеомикоза, впервые обнаруженных автором в ЦНР.

Материалы и методики исследований

В 1970-2000 гг. проводили полевые маршрутные обследования посевов зерновых культур во всех 36 агроэкологических микрорайонах, составляющих 10 областей ЦНР, и отбирали пробы растений и семян для лабораторных исследований и полевых опытов.

В 1980 г. была организована сеть из 1027 стационаров, расположенных в контрастных по природно-климатическим условиям районах, где ежегодно в течение вегетационного периода на зерновых культурах изучали проявления корневых гнилей и поражение семян инфекцией. Общий объем анализируемых образцов для учета проявления корневых гнилей ежегодно составлял 5000 образцов, для определения семенной инфекции — до 1500 образцов семян и для фитопатологического анализа до 1500-1700 образцов растений и семян.

Различия в поражении частей и органов растений болезнями определяли в соответствии с общепринятой методикой [4]; изоляты грибов выделяли в чистую культуру и изучали на агаризованных средах по известным и модифицированным в МОВИР методикам [2, 4, 13]; частоту встречаемости грибов-возбудителей болезней в патоккомплексах рассчитывали по формуле, предложенной А.Е. Чумаковым [16]; патогенность (индекс развития болезни, %) устанавливали по общепринятым методикам [4, 21]; дозревание перитициев при исследовании офиоболезной гнили осуществляли по методике Л.Г. Щелко [12]; при определении видового состава использовали современные справочники по систематике и номенклатуре грибов [11, 14, 15, 18, 19]. Для характеристики вегетационных периодов использовали гидротермический коэффициент (ГТК): отношение суммы осадков за период с устойчивой температурой более 10 °С к сумме температур за тот же период, уменьшенной в 10 раз. Во влажные и прохладные годы — ГТК более 1,5; в засушливые и жаркие — ГТК менее 1,5; нормальные по увлажненности ГТК равен 1,5. Статистическую обработку данных проводили дисперсионным методом [8].

Результаты и их обсуждение

Офиоболезная корневая гниль, как и церкоспореллезная, впервые была выявлена нами в Московской области [3]. Основной возбудитель — гриб *Gaietmanomyces graminis* Sacc. [13, 17].

Как показали наши многолетние маршрутные обследования посевов зерновых культур в ЦНР, офиоболезная корневая гниль относится к наиболее распространенным болезням, хотя по размеру поражаемой территории она в три раза уступает гельминтоспориозной и в два раза церкоспореллезной корневым гнилям.

Поскольку офиоболезная гниль локализуется почти во всех областях региона, кроме Костромской и Калужской, где эта болезнь не зарегистрирована или проявляется в незначительной степени, ее подробно изучали в 495 стационарах. Было установлено, что болезнь поражает все колосовые зерновые культуры, но, как и церкоспореллез, в большей мере проявляется на озимой пшенице, поэтому изучение поражения этой культуры было уделено особое внимание. Многочисленные анализы растительных проб, собранные в стационарных пунктах на озимой пшенице и других культурах, позволили выявить ряд особенностей в развитии офиоболезной корневой гнили.

Известно, что в цикле развития гриба *G. graminis* отмечаются пикнидиальное бесполое спороношение и сумчатая стадия. В настоящее время пикнидиальное спороношение установлено лишь при искусственной культуре гриба. В пикнидах стило-

споры бесцветные, одноклеточные, овальной формы. После выхода из пикнид они способны сразу же прорасти. Полагают, что пикнидиальная стадия гриба должна образовываться и в природных условиях, поскольку по аналогии с другими видами грибов известно, что роль хламидоспор и пикнид в распространении инфекций довольно велика [17, 21].

При изучении и диагностике болезни нами была использована сумчатая стадия гриба *G. graminis*. Благодаря выделению в качестве основной формы плодоношения гриба перитециев было возможно правильно диагностировать болезнь, точно определять сроки заражения и динамику болезни, перед посевными работами рассчитывать инфекционную нагрузку возбудителя в почве и на основании ее заблаговременно оценивать эпифитотическую ситуацию развития болезни в данном экологическом микрорайоне, а также детально изучать выделенные из перитециев аскоспоры гриба в чистой культуре.

Использование сумчатой стадии гриба *G. graminis* в полевых и лабораторных исследованиях было затруднено в связи с одновременным созреванием перитециев в уборочный период зерновых культур, что преодолевали с помощью искусственного дозревания перитециев в вазонной культуре по методике Л.Г. Щелко [12] с последующим выделением из них зрелых аскоспор и их исследованием на агаровых средах в чистой культуре [4]. Аналогично на агаровых средах изучали сопутствующие *G. graminis* другие виды грибов патокомплекса возбудителей офиоболезной корневой гнили.

Заражение растений болезнью происходит контактным путем. Инфекционными агентами являются прорастающие сумкоспоры и масса мицелия, развивающаяся у корней и основания стеблей растения, а также образующиеся на ней хламидоспоры гриба. Было установлено, что процесс проявления офиоболезной гнили в южных и северных областях ЦНР значительно различается. На юге ко времени созревания урожая озимой пшеницы сформировавшиеся в перитециях сумкоспоры обычно находятся в состоянии дозревания и не готовы сразу к прорастанию и инфицированию проростков озимой пшеницы, посеянной осенью. Но период осеннего заражения здесь длительный и в итоге прорастающие сумкоспоры и хламидоспоры, образующиеся на мицелии гриба, обуславливают основное заражение офиоболезном озимой пшеницы осенью в фазу кушения растений.

Условия для заражения культуры в северных районах иные, так как основная часть перитециев к концу осени не успевает созреть, а из-за низких температур в этот период масса мицелия гриба практически не нарастает и хламидоспоры также не образуются. Весной развитие гриба возобновляется, но лишь в отдельные годы на мицелиальной массе отмечается большое число хламидоспор, как правило, заражение осуществляется лишь аскоспорами и мицелием, развивающимися у первичных корней и основания стеблей кустящихся растений. Степень проявления болезни в посевах значительно возрастает при большом количестве ослабленных растений пшеницы. В итоге на юге и на севере региона на озимой пшенице систематически наблюдается значительное проявление офиоболезной корневой гнили.

При поражении зерновых культур болезнью у инфицированных растений в фазу 1-3 листьев отмечают угнетение роста и пожелтение нижних листьев, позже (фаза кушения — выход в трубку) интенсивность окраски всех листьев снижается. К фазе молочной спелости стебли становятся белесыми, а зерно шуплым. Сильно пораженные растения оказываются пустоколосыми или вообще не выколашиваются, у слабо пораженных наблюдается единичная пустоколосость [5]. Гриб *G. graminis* паразитирует главным образом на корнях, эпикотиле и узле кушения, прочие сопут-

ствующие виды также больше локализируются на подземной части растений, распространяясь и на основание стеблей. При прохладной и влажной погоде на тканях основания стебля и во влагалищах нижних (базальных) листьев возникает черный налет мицелия грибов, между стеблями и влагалищами нижних листьев часто образуются перитеции гриба, наличие которых позволяет правильно диагностировать болезнь. Заражение контактным путем обуславливает очаговый характер поражения, что является одним из диагностических признаков офиоболеза.

Состав и число видов в патокомплексе грибов — возбудителей офиоболезной корневой гнили озимой пшеницы, как и у других типов корневых гнилей, значительно изменяется в онтогенезе: от 7 видов в начале вегетации растений до 13-14 видов в ее второй половине.

В фазу три листа — кущение состав грибов, выделенных из пораженных растений озимой пшеницы, обычно довольно однороден: до 85-90% выделенных изолятов относятся к основному возбудителю болезни грибу *G. graminis*; до 3-4% — к видам рода *Fusarium* (*F. graminearum*, *F. solctni*, *F. semitectum*); до 2% — к виду *Bipolaris sorokiniana* и 0,5-1% — к виду *Alternaria tenuis*, 3-4% составляет сопутствующий грибу *G. graminis* вид *Wojnowicict graminis*.

Согласно литературным данным и по результатам наших исследований было установлено, что большая часть изолированных при поражении офиоболезом видов грибов входит в состав патокомплекса возбудителей семенной инфекции зерновых культур [5, 13]. Тем не менее причастность этих видов грибов к офиоболезному поражению очевидна, поскольку все они выделяются из фрагментов листьев, корней и узла кущения злаков, имеющих симптомы поражения офиоболезной гнилью (темно-бурые пятна и штрихи).

Все выделенные виды грибов проявили довольно высокую патогенность, за исключением видов *Alternaria tenuis* и *Wojnowicia graminis*, патогенные свойства которых были незначительны. Гриб *W. graminis*, определяемый в литературных источниках как гриб-спутник основного возбудителя офиоболезной корневой гнили, со значительной частотой выделялся практически из всех проб растений, пораженных офиоболезом, т.е. его роль спутника оказалась вполне правомочной. В серии модельных опытов нами было установлено повышение вредоносности офиоболеза на 15-20% в тех вариантах, где смешанная инфекция включала изоляты грибов *G. graminis* и *W. graminis*, что подтверждает синергическое влияние *W. graminis* в данном сочетании грибов.

Численность видов грибов — возбудителей болезни достигала максимума (11-15 видов) к фазе молочной спелости озимой пшеницы (табл. 1). Частота выделения изолятов основного возбудителя болезни гриба *G. graminis* в среднем за все годы составила 55,1%, с большой частотой выделялись также виды *Cercospora herpotrichoides* (11,2%) и *W. graminis* (11,1%). Виды грибов рода *Fusarium* (*F. semitectum*, *F. graminearum*, *F. solani*), определяемые при раннем поражении культуры, к фазе молочной спелости уже не обнаруживались, их сменяли широко распространенные в ЦНР виды фузариев — *F. culmorum* — 6,3%, *F. avenaceum* — 4,7%, *F. solani* — 1,8%, *F. oxysporum* — 0,9%, суммарная частота выделения которых составляла 13,7%. Остальные виды выделялись с частотой от 0,2 до 0,7% (*Gloeosporium boleyi*, *Geomyces vulgaris*, *Trichotecium roseum*, *Curvularia lunata*).

Все исследуемые изоляты видов грибов размножали, полученный инокулом использовали в лабораторных и полевых опытах по изучению их патогенности. Индекс развития болезни у основной части видов грибов варьировал от 25 до 65%, по преобладающим показателям патогенности было выделено три группы видов:

Таблица 1

Структура патокомплекса грибов — возбудителей офиоболезной корневой гнили озимой пшеницы сорта Мироновская 808 (фаза молочной спелости), частота встречаемости и патогенность в ЦНР, 1976-1980 гг.

Виды грибов	Исследовано изолятов грибов, ед.	Частота встречаемости, %	Распределение изолятов грибов по патогенности							
			индекс развития болезни, %							
			<20	20-29	30-39	40-49	50-59	60-69	70-79	>80
<i>Gaeumanomyces graminis</i> Sacc.	2204	55,1	0*	0	0	5	37	42	16	0
<i>Fusarium culmorum</i> Sacc.	252	6,3	0	0	41	36	20	2	1	0
<i>F. avenaceum</i> (Fr.) Sacc.	188	4,7	1	19	27	31	15	4	3	0
<i>F. solani</i> (Mart.) App.et Wr.	72	1,8	5	15	50	21	9	0	0	0
<i>F. oxysporum</i> Schleht.	36	0,9	0	0	0	16	23	40	15	6
<i>Wojnowicia graminis</i> (McApl.) Sacc.et D.Sacc.	444	11,1	18	22	40	20	0	0	0	0
<i>Cercospora herpotrichoides</i> Fron.	448	11,2	0	0	10	8	15	30	28	9
<i>Leptosphaeria herpotrichoides</i> de N.	128	3,2	15	23	37	20	5	0	0	0
<i>Bipolaris sorokiniana</i> Sacc.	88	2,2	0	7	13	15	27	17	12	9
<i>Alternaria tenuis</i> Nees.	68	1,7	28	33	23	13	0	0	0	0
<i>Gloeosporium boleyi</i> Sprague	16	0,4	0	0	15	28	44	13	0	0
<i>Geomyces vulgaris</i> Traaen	28	0,7	18	28	44	6	4	0	0	0
<i>Trichotecium roseum</i> Fr.	8	0,2	15	44	37	4	0	0	0	0
Прочие виды грибов**	20	0,5								
Выделено изолятов грибов	4000	100								

* здесь и далее в аналогичных таблицах в графах по патогенности приводится количество изолятов в % от их общего числа для каждого исследуемого вида; ** патогенность не определялась.

I — с наиболее высоким уровнем патогенности (индекс развития болезни 60-80%) включала виды грибов *Gaeumanomyces graminis* (основной возбудитель офиоболеза), *F. oxysporum*, *C. herpotrichoides*, *B. sorokiniana*: II — (индекс развития болезни 40-60%) виды *F. culmorum*, *F. avenaceum*, *G. boleyi*: III — виды грибов с индексом поражения меньше 40%.

Под влиянием ряда факторов (устойчивость зерновых культур к болезни, гидротермические условия различных лет, разные типы почв) структура патокомплексов грибов-возбудителей офиоболезной корневой гнили значительно изменя-

Структура патокомплексов грибов, вызывающих офиоблезную корневую гниль зерновых культур в ЦНР в контрастные по гидротермическим условиям годы, %

Зерновая культура	<i>Gaeumannomyces graminis</i>	<i>Wojnowicia graminis</i>	<i>Fusarium culmorum</i>	<i>F. avenaceum</i>	<i>F. oxysporum</i>	<i>Cercospora herpotrichoides</i>	<i>Leptosphaeria herpotrichoides</i>	<i>Bipolaris sorokiniana</i>	<i>Alternaria tenuis</i>	<i>Geomyces vulgaris</i>	Прочие виды
<i>Влажные и прохладные годы</i>											
Озимая пшеница	57,0	3,8	6,4	4,1	3,4	12,4	2,7	3,7	1,8	0,5	1,2
Яровая пшеница	39,9	1,9	8,9	6,5	5,7	9,1	2,0	10,7	12,7	0,8	1,8
Яровой ячмень	32,7	0,4	13,4	5,7	8,9	5,1	0	20,7	10,1	2,4	0,6
<i>Засушливые и жаркие годы</i>											
Озимая пшеница	40,0	3,4	8,9	7,4	8,7	7,9	4,2	8,9	4,3	2,0	2,3
Яровая пшеница	31,4	2,9	6,0	7,1	7,9	5,3	2,0	18,4	14,1	3,1	1,8
Яровой ячмень	13,4	0,1	14,0	8,6	11,3	2,0	0	26,4	18,7	3,7	1,7

лась (табл. 2). По нашим многолетним данным, наибольшее число видов грибов при проявлении офиоблезной корневой гнили отмечалось на озимой пшенице — 12-15, на яровой пшенице — 9-11 и минимум (7-8 видов) на яровом ячмене.

Поскольку болезнь чаще встречается в районах с пониженной и переувлажненной местностью, основные исследования по влиянию гидротермического фактора на состав и частоту выделения грибов-возбудителей проводили на соответствующих участках стационаров в посевах озимой пшеницы.

Было установлено, что гидротермический фактор является наиболее существенным, определяющим изменения структуры патокомплекса возбудителей офиоблезной гнили озимой пшеницы, так как во влажные и прохладные годы увеличивалась частота выделения видов грибов *G. graminis*, *C. herpotrichoides*, *W. graminis* и *L. herpotrichoides* (I группа), тогда как у всех видов рода *Fusarium*, *B. sorokiniana*, *A. tenuis* и *Geomyces vulgaris* она уменьшалась (II группа). Аналогично, хотя и менее интенсивно, изменялась структура патокомплексов на яровых культурах — пшенице и ячмене.

Число видов грибов — возбудителей офиоблеза в посевах озимой пшеницы на дерново-подзолистых суглинистых почвах составляло 13, на супесчаных — 16, на серых лесных суглинисто-глеевых и супесчаных почвах — соответственно 15 и 19.

Цефалоспориозная корневая гниль зерновых культур отмечается во всех областях ЦНР, кроме Калужской и Смоленской, где проявление ее не было зарегистрировано. Максимальные площади зерновых культур, поражаемых болезнью, сосредоточены в северной и северо-восточной частях ЦНР: Тверской, Ярославской, Костромской и Ивановской областях. По сравнению с другими данный тип болезни

мало распространен. В среднем по региону пораженные посевы составляют 2,3% посевной площади зерновых культур, причем во влажные и прохладные годы поражаемая площадь возрастает до 3,0%, в засушливые снижается до 1,7%.

Цефалоспориозная корневая гниль поражает все колосовые зерновые культуры, но, по нашим исследованиям, в наибольшей степени — озимую пшеницу, несколько меньше — яровую пшеницу и незначительно — яровой ячмень. На озимой ржи данный тип болезни не зарегистрирован. Основными источниками инфекции являются зараженные семена и прошлогодние растительные остатки, сохранившиеся в почве [11].

Первые признаки заболевания растений цефалоспориозом проявляются в фазы всходы — кущение, отмечается невыравненность и изреженность всходов, частичное пожелтение листьев. Болезнь достигает максимума в период колошения — формирования зерновок, когда возбудители болезни распространяются по сосудистой системе стеблей и вызывают сосудистое увядание (wilt) больных растений. Визуально это проявляется в виде массовой белостебельности растений, что приводит к пустоколосости или образованию щуплых зерен.

Патоконкомплекс грибов-возбудителей цефалоспориозной корневой гнили сравнительно невелик, достигает максимума к фазе молочной спелости и насчитывает на озимой пшенице 9-13 видов (табл. 3). Нами установлено, что в их число входят два основных доминирующих вида гриба — *Cephalosporium curtipes* и *C. acremonium*

Таблица 3

Структура патоконкомплекса грибов — возбудителей цефалоспориозной корневой гнили озимой пшеницы сорта Мироновская 808 (фаза молочной спелости), частота встречаемости и патогенность в ЦНР, 1976-1980 гг.

Виды грибов	Исследовано изолятов грибов, ед.	Частота встречаемо- сти, %	Распределение изолятов грибов по патогенности							
			индекс развития болезни, %							
			<20	20- 29	30- 39	40- 49	50- 59	60- 69	70- 79	>80
<i>Cephalosporium acremonium</i> Cda.	1046	52,3	0	4	11	24	61	0	0	0
<i>C. curtipes</i> Sacc.	514	25,7	0	12	15	20	53	0	0	0
<i>Fusarium gibbosum</i> App.et Wr.	142	7,1	0	0	0	47	35	15	3	0
<i>F. graminearum</i> Shwabe	86	4,3	0	0	30	46	22	2	0	0
<i>F. moniliforme</i> Sheldon	30	1,5	0	30	57	9	4	0	0	0
<i>Bipolaris sorokiniana</i> Sacc.	48	2,4	0	7	13	15	27	17	12	9
<i>Aiternaria tenuis</i> Nees.	30	1,5	28	33	23	13	0	0	0	0
<i>Curvularia iunata</i> (Waker) B.W.	22	1,1	6	24	45	25	0	0	0	0
<i>Penicillium</i> sp.	54	2,7	0	10	35	40	15	0	0	0
Прочие виды грибов	28	1,4								
Выделено изолятов грибов	2000	100								

с частотой выделения соответственно 25,7 и 52,3% [4], три вида рода *Fusarium* (*F. gibbosum*, *F. graminearum*, *F. moniliforme*) с суммарной частотой выделения 12,9%, а также гриб *B. sorokiniana* (2,4%) с сопутствующими видами *A. tenuis* (1,5%), *Curvularia lunata* (1,1%) и несколько видов рода *Penicillium* (3,0%).

Исследования показали, что основные возбудители болезни проявляют отчетливо выраженную органотропность, о чем свидетельствуют систематические выделения гриба *C. curtipes* из пораженной корневой системы (эпикотиль, первичные и вторичные корни), тогда как гриб *C. acremonium* выделяется в основном из пораженных стеблей растений.

Определенная органотропность была отмечена также для других видов грибов: виды рода *Fusarium* чаще выделялись из первичных и вторичных корней; *B. sorokiniana* — из эпикотилия, узла кушения и основания стеблей. Нами установлено, что только при указанной специализации возбудителей наиболее интенсивно развивается исследуемая болезнь.

На озимой пшенице были выделены три группы видов грибов, различающиеся по степени проявления патогенности: I — с наиболее высоким уровнем патогенности (индекс развития болезни 50-60%) составили виды грибов *C. acremonium*, *C. curtipes* и *B. sorokiniana*; II — (индекс развития болезни 40-50%) виды *F. gibbosum*, *F. graminearum*, *Penicillium* sp.; III — (индекс развития болезни меньше 40%) виды *F. moniliforme*, *A. tenuis*, *Curvularia lunata*.

Изучение патогенных свойств инфекционных смесей основных и сопутствующих видов грибов-возбудителей цефалоспориозной корневой гнили при различных сочетаниях изучаемых видов показало, что во всех случаях при инокуляции тест-культур видами грибов в виде смесей инфекции резко повышался индекс развития болезни.

Ризоктониозная корневая гниль, которая имеет название остроконечная глазчатая пятнистость стеблей зерновых культур [7, 9], была впервые обнаружена нами в ЦНР и отнесена к редко встречаемым болезням. Ареал ее — северная часть ЦНР (Тверская, Ярославская, Костромская и Ивановская области), где сосредоточены основные очаги проявления ризоктониозной гнили с общей площадью в среднем по годам до 20,2% посевной площади зерновых культур в этих областях. В центральной части региона (в Московской и Смоленской областях) болезнь проявляется в пределах 0,7% посевной площади зерновых культур. На юге региона в Рязанской, Тульской и Калужской областях этот тип болезни не был зарегистрирован. Несмотря на незначительный удельный вес в общем региональном балансе площадей зерновых культур, пораженных корневыми гнилями, ризоктониозную гниль следует считать достаточно вредоносной, так как она способна поражать широкий круг культурных и дикорастущих злаков: практически все зерновые культуры — озимую и яровую пшеницу, яровой ячмень, озимую рожь, овес, а также многие кормовые злаковые культуры, в частности пырей, ежу, кострец, тимopheевку и др.

По нашим данным, заражение растений злаковых культур возбудителями этой болезни происходит в основном в период кушения, в ряде случаев в фазу 1-3 листьев [11]. Источник инфекции — зараженные растительные остатки злаков. Болезнь поражает корни и стебель растений. При раннем заражении (фаза 1-3 листа) возможна изреженность и гибель всходов, а также различные патологические отклонения в развитии проростков (уменьшение числа зародышевых корней, некротические пятна на coleoptile и в лигуле нижнего листа). К началу колошения у основания пораженных стеблей и на влагалищах нижних (базальных) листьев появляются овальные,

вытянутые в длину остроконечные пятна бледного или соломенно-желтого цвета с темным ободком по краям. По мере развития болезни возбудитель проникает внутрь стебля, вызывая мацерацию пораженных тканей, нередко заканчивающуюся массовыми изломами стеблей.

Считается, что ризоктониозная корневая гниль вызывается главным образом грибом *Rhizoctonia cerealis* [7, 9]. Однако во всех наших многочисленных исследованиях эта болезнь вызывалась патоконкомплексом возбудителей, число которых варьировало в различные годы от 6 до 9 видов (табл. 4). В качестве основных доминирующих грибов выделялись 2 вида: *R. cerealis* и *R. solani*, частота выделения которых составляла соответственно 44,4 и 28,7%, суммарно — 73,1%. Им постоянно сопутствовали три вида рода *Fusarium* (*F. culmorum* — 8,4%, *F. avenaceum* — 6,6%, *F. solani* — 4,9%) с суммарной частотой выделения до 19,9%, а также два вида рода *Penicillium* — суммарно 5,5% (*P. cyclopium* — 3,1%, *P. expansum* — 2,4%). Также были идентифицированы некоторые виды грибов с частотой выделения от 0,1 до 0,3%, роль которых в патогенезе болезни, по-видимому, малозначима.

Основные возбудители ризоктониозной корневой гнили виды *R. cerealis* и *R. solani* образовывали мицелий на подземных органах растения — хозяина в виде хорошо выраженного сплетения. Склероции, крепко приросшие к субстрату, черные, довольно крупные, плоские, легко отделялись от субстрата. Гифы 6-10 мк толщиной, бурые, местами бесцветные.

Таблица 4

Структура патоконкомплекса грибов-возбудителей ризоктониозной корневой гнили озимой пшеницы сорта Мироновская 808 (фаза молочной спелости), частота встречаемости и патогенность в ЦНР, 1976-1980 гг.

Виды грибов	Исследовано изолятов грибов, ед.	Частота встречаемости, %	Распределение изолятов грибов по патогенности							
			индекс развития болезни, %							
			<20	20-29	30-39	40-49	50-59	60-69	70-79	>80
<i>Rhizoctonia cerealis</i> Kuehn.	888	44,4	0	0	10	33	42	15	0	0
<i>R. solani</i> Kuehn.	574	28,7	0	0	21	32	47	0	0	0
<i>Fusarium culmorum</i> Sacc.	168	8,4	0	0	41	36	20	2	1	0
<i>F. avenaceum</i> (Fr.) Sacc.	132	6,6	1	19	27	31	15	4	3	0
<i>F. solani</i> (Mart.) App.et Wr.	98	4,9	5	15	50	21	9	0	0	0
<i>Penicillium cyclopium</i> West.	62	3,1	0	7	38	35	20	0	0	0
<i>P. expansum</i> Lk.	48	2,4	0	15	40	22	23	0	0	0
Прочие виды грибов	30	1,5								
Выделено изолятов грибов	2000	100								

Оба доминирующих вида грибов считаются почвенными факультативными паразитами и проявляют высокую патогенность. Так, основная часть изолятов видов грибов *R. cerealis* и *R. solani* на озимой пшенице имела индекс развития болезни 50-60%. Сопутствующие грибы рода *Fusarium* (*F. culmorum*, *F. avenaceum*, *F. solani*) и рода *Penicillium* (*P. cyclopium*, *P. expansum*) уступали им в патогенности на 10-20% и по индексу развития болезни распределялись в большем диапазоне, чем изоляты видов рода *Rhizoctonia*.

Фузариозный трахеомикоз по сравнению с фузариозной, гельминтоспориозной, церкоспореллезной и офиоблезной корневыми гнилями мало распространен в ЦНР. Однако наши исследования показали, что по вредоносности он значительно превосходит перечисленные типы корневых гнилей, а также было установлено, что главной особенностью фузариозного трахеомикоза является четко выраженная географическая локализация, в значительной мере обусловленная резкими перепадами температуры в течение суток из-за влияния горно-долинных ветров. Данное явление отчетливо проявляется на юге региона в Рязанской, Тульской и Калужской областях, главным образом в предгорной и горной частях Среднерусской возвышенности, где концентрируются основные очаги болезни.

Фузариозный трахеомикоз активно поражает все зерновые колосовые культуры, но в большей мере озимую и яровую пшеницу, меньше яровой ячмень и очень слабо озимую рожь. Болезнь развивается в течение всего вегетационного периода, достигая максимума в фазу молочной спелости хлебных злаков. Первые признаки заболевания хорошо заметны в фазе выхода в трубку и проявляются в виде угнетения и отставания растений в росте. Пораженные болезнью злаки в период формирования зерновок из-за их плохого налива имеют эректоидный вид, а во влажные и дождливые годы колосья таких растений покрываются темным мицелиальным налетом сапротрофных грибов родов *Alternaria* Sacc., *Cladosporium* Pers., *Aspergillus* Micheli.

Потери урожая зерна при фузариозном трахеомикозе достигают на озимой пшенице 35-40%, на яровой пшенице — 40-50%, на яровом ячмене — 25-35%, что обусловлено резким снижением продуктивной кустистости у пораженных растений за счет массового отмирания боковых продуктивных стеблей и щуплости зерен, сформированных на сохранившихся растениях.

Патоконкомплекс озимой пшеницы чаще всего представлен пятью видами грибов: три вида рода *Fusarium* (*F. oxysporum*, *F. gibbosum* var. *acuminatum*, *F. solani* var. *redolens*) и два — сапротрофные виды *Trichothecium roseum* и *Aspergillus flavus* (табл. 5).

Виды грибов *F. oxysporum* и *F. gibbosum* var. *acuminatum* при суммарной частоте выделения 69,2% доминировали в патоконкомплексе возбудителей, тогда как вид *F. solani* var. *redolens* выделялся с частотой 18,4%. Виды грибов *T. roseum* и *A. flavus* выделялись с наименьшей частотой, соответственно 7,3 и 5,1%.

По литературным источникам, выделенные нами возбудители, в частности грибы рода *Fusarium*, относятся к факультативным паразитам, широко распространены и резервируются в основном на гниющих растительных остатках; паразитическую активность проявляют лишь при наличии для зерновых культур экстремальных экологических условий [1, 11, 20].

Гриб *F. oxysporum* при этих условиях выделяет токсины, вызывающие общее угнетение растений, поражает корни и основание стеблей. Главный признак поражения — массовое увядание растений. Наибольшую вредоносность возбудитель проявляет при дефиците влаги в почве. Гриб *F. gibbosum* var. *acuminatum* проявляет четкую органотропность, поражая зерна, корни (первичные и вторичные), эпикотиль, узел кушения и основание стебля. Гриб *F. solani* var. *redolens* поражает всходы, затем, как

Структура патокомплекса грибов-возбудителей корневой гнили озимой пшеницы сорта Мироновская 808 (фаза молочной спелости) в виде фузариозного трахеомикоза, частота встречаемости и патогенность в ЦНР, 1976-1980 гг.

Виды грибов	Исследовано изолятов грибов, ед.	Частота встречаемости, %	Распределение изолятов грибов по патогенности							
			индекс развития болезни, %							
			<20	20-29	30-39	40-49	50-59	60-69	70-79	>80
<i>Fusarium oxysporum</i> Schleht.	302	32,0	0	0	0	27	29	37	7	0
<i>F. gibbosum</i> App. et Wr. emend Bilai var. <i>acuminatum</i> (Ell. et Ev.) Bilai	254	26,9	0	0	0	41	35	20	4	0
<i>F. solani</i> (Mart) Appel et Wr. var. <i>redolens</i> (Wr) Bilai	180	19,1	0	0	0	15	57	20	7	1
<i>Trichothecium roseum</i> Fr.	122	12,9	0	0	38	33	21	8	0	0
<i>Aspergillus flavus</i> Fr.	78	8,3	0	9	44	39	8	0	0	0
Прочие виды	7	0,7	0	15	78	7	0	0	0	0
Выделено изолятов грибов	943	100								

правило, инфицирует основание стеблей и формирующиеся зерновки, так что его изоляты выделяются из больных колосьев пшеницы. В итоге наблюдается увядание растений и преждевременное созревание, приводящее к резкому снижению урожая.

Изучение патогенных свойств видов грибов-возбудителей фузариозного трахеомикоза озимой пшеницы показало, что индекс развития болезни при инокуляции тест-культуры изолятами грибов колебался от 15 до 85%. Наиболее интенсивно болезнь проявлялась при инокуляции видами грибов рода *Fusarium*, индекс развития болезни составлял 40-70%, тогда как для видов *T. roseum* и *A. flavus* — 30-50%.

Отмеченное большое сходство при сравнении патогенных свойств грибов рода *Fusarium* — возбудителей фузариозного трахеомикоза с патогенностью этих же видов грибов, входящих в патокомплекс возбудителей фузариозной корневой гнили, касалось лишь степени развития болезни, но не затрагивало признак вредоносности. Этот пробел в определении проявления паразитической активности видов грибов — возбудителей типов корневых гнилей, близких по этиологии, послужил основанием для более обстоятельного исследования видов грибов, составляющих патокомплекс возбудителей фузариозного трахеомикоза.

Исследования проводили в полевом опыте на лизиметрической площадке с регулируемым увлажнением почвы на 65 и 50% от ее полной влагоемкости.

В почву лизиметров, изолированных полиэтиленом, под посев озимой пшеницы (сорт Мироновская 808) вносили инокулюм видов грибов для заражения по следующей схеме: 1-й вариант — контроль (без инокуляции видами грибов);

2-6-й — инфицирование отдельными видами грибов (роды *Fusarium*, *Trichothecium*, *Aspergillus*), 7-9-й — инфицирование смесью из отдельных видов грибов рода *Fusarium* с видами *T. roseum* + *A. flavus*; 10-й вариант — инфицирование смесью инокулюма всех видов грибов (табл. 6).

Была установлена значительная дифференциация среди видов грибов-возбудителей фузариозного трахеомикоза по проявлению паразитической активности, а также определены достоверные различия в проявлении болезни и ее вредности между полупаразитными видами грибов рода *Fusarium* (*F. oxysporum*).

Таблица 6

Поражение тест-культуры озимой пшеницы (сорт Мироновская 808) видами грибов — возбудителей фузариозного трахеомикоза при использовании их в виде инокулюма

Вариант опыта	Виды грибов	Влажность почвы от полной влагоемкости							
		65%				50%			
		индекс развития корневых гнилей		масса зерна с 1 м ²	потери	индекс развития корневых гнилей		масса зерна с 1 м ²	потери
		%	разница к контролю	г	% к контролю	%	разница к контролю	г	% к контролю
1	Контроль	28	х	437		33	х	321	х
2	<i>Fusarium oxysporum</i>	34	+6	310	29	43	+ 10	205	36
3	<i>F.gibbosum var.acuminatum</i>	34	+9	341	22	40	+7	218	32
4	<i>F.solani var.redolens</i>	39	+ 11	332	24	41	+8	210	35
5	<i>Trichothecium roseum</i>	23	-5	419	4	27	-6	308	6
6	<i>Aspergillus flavus</i>	21	-7	406	7	25	-8	290	10
7	<i>F. oxysporum</i> + <i>Trichothecium roseum</i> + <i>Aspergillus flavus</i>	51	+23	271	38	63	+30	160	50
8	<i>F.gibbosum var.acuminatum</i> + <i>Trichothecium roseum</i> + <i>Aspergillus flavus</i>	44	+16	293	33	58	+25	180	44
9	<i>F.solani var.redolens</i> + <i>Trichothecium roseum</i> + <i>Aspergillus flavus</i>	40	+12	275	37	54	+21	175	46
10	<i>F. oxysporum</i> + <i>F.gibbosum var.acuminatum</i> + <i>F.solani var.redolens</i> + <i>Trichothecium roseum</i> + <i>Aspergillus flavus</i>	60	+32	253	42	75	+42	135	58
	НОР ₀₉₅				2,7				2,3

F. gibbosum var. *acuminatum*, *F. solani* var. *redolens*) и сапротрофными видами *T. roseum* и *A. flavus*.

Существенно, что при инокуляции тест-культуры озимой пшеницы смешанными инфекциями был выявлен синергизм при комбинировании полупаразитных грибов с сапротрофными видами, что проявлялось в резком увеличении на опытных растениях корневых гнилей в виде фузариозного трахеомикоза.

Определение вредоносности болезни, проведенное после уборки растений, подтвердило выявленную закономерность: усиление проявления болезни при инфицировании растений озимой пшеницы смешанной инфекцией видов грибов, составляющих патоконкомплекс возбудителей фузариозного трахеомикоза. Эта закономерность была также подтверждена данными, полученными в условиях дефицита влаги в почве при увлажнении ее на 50% от полной влагоемкости, когда отмечалось наиболее сильное угнетение озимой пшеницы смешанной инфекцией грибов — возбудителей болезни.

Заключение

Таким образом, микологические исследования позволили выделить ранее неизвестные в ЦНР офиоболезную, цефалоспориозную, ризоктониозную корневые гнили и гниль в виде фузариозного трахеомикоза, которые характеризовались: 1) строгой географической локализацией; 2) сравнительно небольшим видовым составом возбудителей при высокой частоте встречаемости доминирующих видов; 3) значительной зависимостью вредоносности болезни от соотношения возбудителей в составе патоконкомплекса; 4) четкой зависимостью от гидротермического, геоморфологического и почвенного факторов.

Библиографический список

1. Билай В.А. Фузариоз. Киев, 1977. 433 с.
2. Горленко М.В. Сельскохозяйственная фитопатология. М., 1968. 435 с.
3. Григорьев М.Ф. Офиоболезная корневая гниль в Московской области // Биологические основы повышения урожайности сельскохозяйственных культур. М., 1976. С. 55-58.
4. Григорьев М. Ф. Методические указания по изучению устойчивости зерновых культур к корневым гнилям. Л., 1976. 59 с.
5. Григорьев М.Ф. О связи белостебельности и корневых гнилей озимой пшеницы в Московской области // Научно-методические аспекты создания высокопродуктивных сортов сельскохозяйственных культур / Белорусский НИИ земледелия. Жодино, 1982. С. 84-85.
6. Григорьев М.Ф. Региональные исследования корневых гнилей зерновых культур в Центральном Нечерноземье России // Зерновое хозяйство России. 2010. № 6 (12). С. 37—40.
7. Диагностика основных грибных болезней хлебных злаков. СПб., 2002. 76 с.
8. Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. М., 1965. 422 с.
9. Зерновые культуры. Грибные и вирусные болезни. Сиб-Гейги ЛТД, 1995. 80 с.
10. Левитин ММ., Тютчев С.Л. Грибные болезни зерновых культур // Защита и карантин растений. 2003. № 11. С. 54—71.
11. Методические указания по инвентаризации болезней пшеницы в СССР / сост. В.Н. Кривченко, Д.В. Мягкова, М.Ф. Григорьев. Л., 1975. 182 с.
12. Методические указания. Определение видового состава возбудителей болезней злаковых трав и учет поражаемости образцов / В.И. Кривченко [и др.]. Л., 1972. 54 с.
13. Наумов Н.А. Болезни сельскохозяйственных растений. М.-Л., 1952. 350 с.
14. Новое в систематике и номенклатуре грибов // Медицина для всех. М., 2003. 492 с.
15. Определитель низших растений. Грибы / под ред. Л.И. Курсанова. М., 1954. Т. 3. 454 с.; 1956. Т.4. 449 с.

16. Основные методы фитопатологических исследований / под ред. А.Е. Чумакова. М., 1974. 190 с.
17. Пономарева Т.Я. Особенности спорообразования возбудителя корневой гнили озимой пшеницы *Ophiobolus graminis* Sacc. // Корневые гнили хлебных злаков и меры борьбы с ними. М., 1970. С. 122-125.
18. Указатель возбудителей сельскохозяйственных растений (по зерновым культурам) / под ред. М.К. Хохрякова. JL, 1971. Вып. 1. 99 с.
19. Ainsworth I., Bisby H. Dictionary of the Fungy. 9th ed. / Eds. P.M. Kirk [et al.]. CABI / Bioscience, 2001. 624 p.
20. Leslie I.F., SummereU B.A. The Fusarium laboratory manual. Blackwel Publishing, 2006. 388 p.
21. NilssonH. E. Jn. Studies of Root and Foot Rot Diseases of Cereals and Grasses. I. On Resistance to *Ophiobolus graminis* Sacc. // Lautbrukshogskolans Annaler. 1969. Vol.35. P. 275-807.

Рецензент — д. б. н. А.Н. Смирнов

TYPES OF ROOT ROTS AFFECTING GRAIN CROPS
AND PATHOGENIC COMPLEXES OF THEIR COUSATIVE AGENTS
IN CENTRAL NON-BLACK SOIL ZONE OF RUSSIA

M.F. GRIGORIEV

(ALL-RUSSIAN SELECTION-TECHNOLOGICAL INSTITUTE OF FRUIT
GROWING AND NURSERY GROWING OF RUSSIAN ACADEMY
OF AGRICULTURAL SCIENCES)

The article provides results of long-term research, which for the first time has identified foot rot (Ophioboliosis), brown stem rot (Cephalosporiosis), brown root rot (Rhizoctonia) and root rot in the form offusarial tracheomycosis pathogens in central non-black soil area of Russia. The geographic location of their nidi has been fixed; their causative agent complex has been studied in grain crops, as well as its variability composition during contrast by hydrothermal conditions years. This article is a continuation of the reports on root rot of grain crops, published in issues №1, 2 of the journal.

Key words: grain crops, Ophioboliosis, Cephalosporiosis, Rhizoctonia, Fusarial tracheomycosis, root rot.

Григорьев Михаил Федорович — д.б.н., проф., главный научный сотрудник ГНУ Всероссийский селекционно-технологический институт плодводства и питомниководства Россельхозакадемии (115598, г. Москва, ул. Загорьевская, д. 4; тел.: (903) 295-06-51; e-mail: vstisp@vstisp.org).