

На правах рукописи

СЛЮСАРЕНКО
Александр Николаевич

Защита посевов пшеницы от бурой ржавчины с учетом
прогноза эпифитотий болезни

06.01.11 – Защита растений от вредителей и болезней

АВТОРЕФЕРАТ

диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Киев 1994

ТВ 29, 770

Работа выполнена в Селекционно-генетическом институте (Украина, г. Одесса), Краснодарском научно-исследовательском институте сельского хозяйства им. П.П. Лукьяненко (Россия, г. Краснодар) и Украинском Государственном аграрном университете (Украина, г. Киев).

Научный консультант, академик УААН, доктор биологических наук, профессор В. Ф. Пересыпкин

Официальные оппоненты:

Доктор биологических наук, профессор, академик УААН Лесовой М. П.

Доктор биологических наук, профессор Дудка И. А.

Доктор биологических наук, профессор Коваль Э. Э.

Ведущее учреждение - Институт растениеводства селекции и генетики УААН

Защита состоится "13" мая 1994 г. в 10 часов на заседании Специализированного совета, шифр Д 01.05.06 при Украинском Государственном аграрном университете в аудитории 50, учебного корпуса V.

Просьба принять участие в обсуждении диссертации при ее защите или прислать отзыв в 2-х экземплярах, заверенных печатью по адресу: 252041, Киев-41, ул. Героев обороны, 15, сектор защиты диссертаций.

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке УГАУ

Автореферат разослан "13" апреля 1994 г.

Ученый секретарь
специализированного совета, к. б. н.

Шкаруба Н. Г.

ЛННБ України ім. В. Стефаника



00801728 (Q)

Общая характеристика работы.

Актуальность проблемы. Стратегия защиты сельскохозяйственных культур от возбудителей заболеваний – это выбор такого доступного метода ограничения скорости развития эпитотии, при котором, с одной стороны достигается оптимальный баланс между затратами времени и средств на ограничение увеличения численности возбудителя, а с другой – между уровнем поражения ценоза и уменьшением недобора урожая. Согласно этому определению, технология защиты растений от патогенов должна учитывать биотические факторы, ограничивающие рост численности популяций паразитов (степень устойчивости сорта и потенциал вирулентности паразита) и абиотические (условия среды и фунгициды). Оставляя в стороне экологические аспекты проблемы следует учитывать, что использование фунгицидов и агротехнических приемов против заболевания неизбежно связано с увеличением энергоемкости производства сельскохозяйственной продукции, а создание устойчивых сортов – с ее снижением. Поэтому разработка комплекса защитных мероприятий должна начинаться с селекционного процесса, т.е. с создания сортов, обладающих определенными иммунологическими параметрами, характеризующими их средообразующую роль в агроценозе и с их учетом должен разрабатываться весь комплекс химико-технологических мероприятий по защите посевов.

Цель и задачи исследований. Основная цель проведенных исследований состояла в том, чтобы, моделируя эпитотийные процессы возбудителя *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* Rob. ex Desm. на сортах озимой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) с различным уровнем устойчивости к патогену, определить оптимальное соотношение факторов биотической и абиотической природы в ограничении развития заболевания и уменьшении его вредного влияния на формирование хозяйственно значимой части урожая. Достижение цели было связано с:

- изучением вирулентности популяции *P. recondita* в районах проведения исследований;
- разработкой метода классификации генотипов по фенотипическому проявлению защитных особенностей с учетом вредоносности патогена;
- изучением и анализом изменения морфофизиологических показателей на различающихся по устойчивости генотипах при поражении возбудителем *P. recondita*;
- разработкой метода отбора толерантных и толремных форм с определенными иммунологическими показателями;

– совершенствованием метода оценки селекционного материала с учетом вредоносности возбудителя заболевания;

– разработкой имитационных моделей развития *P. recondita* на различных генотипах для выявления критических фаз в развитии эпифитотии;

– созданием модели, оптимизирующей защиту посевов от возбудителя бурой ржавчины с учетом экономических порогов вредоносности.

Объекты исследований и место проведения работы. Объектами исследований служили популяции *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* Rob. ex Desm. южных районов Украины и России, а также сорта и линии мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) отечественной и зарубежной селекции.

Исследования взаимоотношений хозяина и паразитического организма проводили методами генетики, морфофизиологии, биохимии и математического моделирования.

Работа проводилась в 1976 – 1986 гг в лаборатории фитопатологии и энтомологии Селекционно-генетического института; в 1986 – 1992 гг в отделе селекции пшеницы Краснодарского НИИ сельского хозяйства им. П. П. Лукьяненко. Ряд вопросов темы, связанных с решением теоретических задач (в частности с разработкой моделей), выполнялся в Украинском Государственном аграрном университете во время подготовки в докторантуре. Проверка моделей, а также статистическая обработка данных проводилась на компьютере IBM PC/AT в лаборатории технологии зерна и отделе биолого-математических методов Краснодарского НИИСХ.

При выполнении программы исследований информация о поведении генотипов поступала в селекционные подразделения институтов (СИ и КНИИСХ).

Научная новизна, практическая значимость результатов исследований и положения, выносимые на защиту. В результате проведенных исследований установлено, что наиболее распространенная в настоящее время концепция типов устойчивости не удовлетворяет требованиям селекции и защиты растений, т.к. не учитывает градаций этого свойства внутри категории горизонтальной устойчивости. Предлагаемые принципы к установлению градаций устойчивости позволили:

1. Установить закономерности в изменении морфофизиологических показателей, определяющих продуктивность при заражении растений паразитом внутри отдельных групп генотипов, различающихся по уровню устойчивости к патогену, что позволило впервые разработать

принципиально новую феноменологическую модель, объясняющую относительную стабильность массы 1000 семян. На ее базе разработана новая система отбора толерантных и толремных генотипов на жестком инфекционном фоне возбудителя *P. recondita*.

2. Установлена зависимость скорости развития возбудителя бурой ржавчины от температуры в период скрытого течения болезни, что позволило разработать новую модель, описываемую системой дифференциальных уравнений. Эту модель можно использовать при прогнозе развития заболевания, планировании защитных мероприятий и изучении влияния температуры на продолжительность скрытого периода течения болезни.

3. Разработанные на базе функции Ферхльста модели динамики численности популяции паразита и продвижения его по ценозу позволили создать новую модель, прогнозирующую давление *P. recondita* на ценоз пшеницы.

4. Установлено, что зависимость между недобором зерна и фазой развития растений в момент инокуляции возбудителем *P. recondita* неполная. Повышение точности прогноза недобора зерна требует включения дополнительных прогнозируемых показателей.

5. На основании знаний об иммунологических особенностях генотипов и предложенных моделей разработана блок-схема экспертной системы, моделирующая логику специалиста в области защиты растений. Проверка алгоритмов расчета на экспериментальном материале за три года (1990 - 1992) показала достаточно высокую достоверность расчетов по алгоритмам системы.

6. В результате продолжительного (1976 - 1992 гг) изучения коллекционного материала по устойчивости к различным популяциям *P. recondita* (Одесса, Краснодар, Adler) значительно расширен сортимент источников и доноров, сохраняющих устойчивость длительный промежуток времени.

Апробация работы и публикация результатов. Материалы исследований докладывались на IX конгрессе ЕУКАРПИЯ (Ленинград, 1980), Международной научной конференции "Теоретические и прикладные аспекты селекции и семеноводства пшеницы, ржи, ячменя и тритикале" (Прага-Рузине, 1981); VII и VIII Всесоюзных совещаниях по иммунитету сельскохозяйственных растений к болезням и вредителям (Омск, 1981; Рига, 1986); Международных совещаниях КОЦ II.1 по теме 2 (Прага - Рузине, 1982; Бернбург, 1984); Всесоюзной конференции "Проблемы и пути повышения устойчивости растений к болезням и эк-

стремальным условиям среды в связи с задачами селекции (Ленинград, 1981).

По материалам исследований опубликовано 27 работ.

Структура и объем работы. Диссертация состоит из введения, 7 глав, выводов и предложений к практическому использованию, списка литературы и приложения. Текст диссертации изложен на 334 страницах машинописного текста включает 49 таблиц, 16 рисунков и 61 приложение. Список литературы включает 410 наименований, в том числе 244 иностранных.

Содержание работы.

ГЛАВА 1. Вредоносность возбудителей заболеваний и создание устойчивых сортов как способ защиты агрофитоценозов. (Подразделы: Типы устойчивости растений к паразитическим организмам, обуславливающие их механизмы и характер наследования; Механизмы устойчивости растений к возбудителям заболеваний; Генетика устойчивости растений к возбудителям заболеваний; Создание сортов устойчивых к возбудителям заболеваний; Методы селекции, оценки и отбора устойчивых к паразитическим организмам генотипов в связи с типами устойчивости; Доноры устойчивости к возбудителю бурой ржавчины; Вредоносность возбудителей ржавчины на пшенице; Математическое моделирование и развитие эпифитотий; Классификация математических моделей.)

В обзоре литературы показано, что возделывание сортов, устойчивых к возбудителям заболеваний, наиболее перспективный способ защиты, который не нарушает экологического равновесия, способствует получению экологически чистых продуктов питания и способствует уменьшению энергоемкости производства сельскохозяйственной продукции. Проанализированы причины постоянно возникающих эпифитотий (Watson, Luig, 1968; Одницова, 1974; Воронкова, 1975; Lesovoi et al., 1976 и др.) и показано, что основной из них является постоянно происходящее расообразование. Вместе с тем, известны случаи, когда сорта длительный период времени сохраняют устойчивость (Johnson, 1979). Различия в длительности сохранения сортами устойчивости многими исследователями объясняются наличием разных типов устойчивости (Вавилов, 1935; Kuderling, 1936; Ван дер Планк, 1966; 1972; Гешеле, 1978 и др.). Их изучение различными методами породило массу терминов, которые описывают две категории фенотипов устойчивости (Бартош, 1979):

I — высокая устойчивость к одним расам и восприимчивость к дру-

гим – с иной наследственной вирулентностью;

II – умеренная устойчивость практически ко всем расам, составляющим популяцию паразита.

Такой подход не учитывает возрастную (Гешеле, 1978; Pretorius et. al., 1987 и др.) и экологическую устойчивость (Shebesta, Barros, 1968; Широков, 1986; Жученко, 1980; 1988; и др.), так как устойчивость взрослых растений может относиться к фенотипам первой и второй категории, а также особые типы устойчивости – толерантность и толремность (Caldwell et. al., 1958; Гешеле, 1971; Бадденхаген, 1984).

Отмечено, что устойчивость, обеспечиваемая анатомо-морфологическими ограничителями весьма важна, а по характеру влияния на рост и развитие паразита – неспецифична (Dickinson, 1949 a, b; Бабаянц, 1968; Russel, 1976; Гешеле и др., 1979; Statler, Nortgaart, 1980; Дьяков, 1974; Ланецкий, 1986 и др.). Однако основную роль в определении устойчивости или восприимчивости растений к паразитам играют физиологические реакции, возникающие в ответ на внедрение паразита (Young, Ellingboe, 1972; Jones, Deveroll, 1978 и др.). Эти реакции растений исследуются уже более 100 лет (Ainswoort, 1981), они довольно хорошо изучены (Чканников и др., 1966; Рубин и др., 1975; Zeyen, Bushnell, 1979; Barna, 1976; Лесовой и др., 1981 и др.) и внесли определенный вклад в селекцию и эпифитотиологию.

Изучение генетики устойчивости и вирулентности паразитов позволило объяснить периодически возникающие эпифитотии (Caldwell, 1969; Воронкова, 1975; Дьяков, 1977 и др.); эксперименты Flor (1955; 1957) позволили сформулировать гипотезу "ген на ген", а совершенствование методов генетического анализа – идентифицировать гены устойчивости, создать их каталоги и вводить отдельные гены в рекуррентные сорта (McIntos, 1973; 1979; 1980; 1983; 1986; Кривченко и др., 1988 и др.).

Осознание динамичности расообразовательных процессов в популяциях паразитов привело к пониманию того, что создание устойчивых сортов – непрерывный процесс, требующий постоянного поиска и вовлечения новых источников и доноров устойчивости. В связи с этим, Ван дер Планк (1966) отметил: "... селекция на устойчивость является не генетической проблемой, а проблемой защиты от эпифитотий". В настоящее время определилось два направления в селекции на устойчивость к паразитическим организмам:

- создание сортов, защита которых от патогена осуществляется олигогенами, а иммунологические реакции устойчивости относятся к фенотипу категории I;

- создание сортов, устойчивость которых основана на иммунологических реакциях, относящихся к категории II.

Достижения в селекции по этим двум направлениям очевидны, но сортов, сохраняющих устойчивость длительный промежуток времени создано меньше, чем сортов, быстро теряющих устойчивость что объясняется недостатком знаний в области генетики этого свойства и отсутствием критериев отбора из гибридных популяций родоначальников селекционных номеров.

Наибольшее внимание в настоящее время уделяется второму направлению, при этом обсуждается два вопроса:

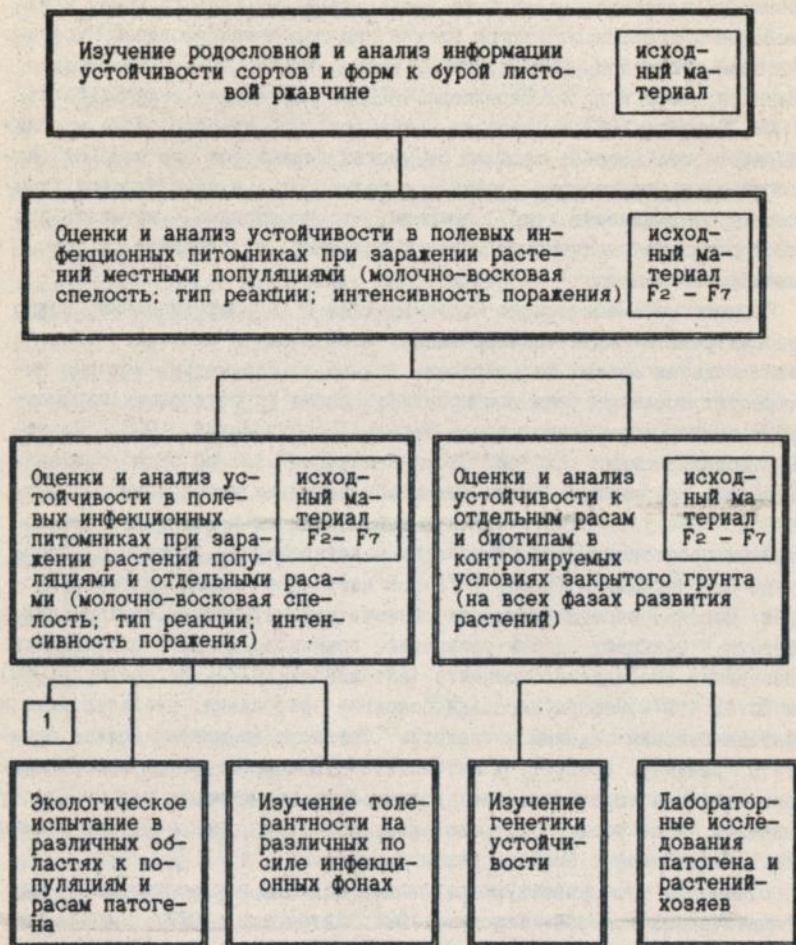
- о подборе исходного материала, обладающего устойчивостью этого типа;

- об отборе растений с определенными градациями устойчивости внутри типа полевой устойчивости.

Ответ на эти вопросы связан с разработкой системы фитопатологических оценок. Нами (Бабаянц, Слссаренко, 1983) была предложена такая схема (рис.1). Описанная методология создания сорта Bounti (Johnson, 1983) и линий с устойчивостью типа "slow rusting" (Saly, Sharp, 1988), совпадают по этапам создания с предложенной нами схемой. К недостаткам схемы следует отнести то, что изучение толерантности и толремности селекционного материала проводится лишь на заключительных этапах работы, но она удобна для выявления доноров полевой устойчивости.

Относительно источников полевой устойчивости сведений явно недостаточно. Известны две работы (Ionescu-Cojocaru, Negulescu, 1976; Дончев, 1982), в которых анализируется происхождение устойчивости этого типа. Изучение генофонда пшеницы, проводимое с 1976 г и связанное с выявлением сортов с полевой устойчивостью по разработанной схеме (Бабаянц, Слссаренко, 1983), позволило значительно расширить сортимент доноров этого свойства, которые рекомендуются нами для использования в селекции. Их полный перечень представлен в разделе "Выводы и предложения к практическому использованию".

Недобор зерна вызываемый *P. recondita* по данным различных авторов (Русаков, 1932; Caldwell et. al., 1934; Чумаков, 1963; Лукьяненко, 1968; Loegering, 1970; и др.) неодинаков. Отмечено ухуд-



Примечание: 1 - испытание материала в селекционных питомниках вне фона

Рис. 1. Схема изучения вирулентности патогена и типов устойчивости пшеницы (Л. Т. Бабаянц, А. Н. Слюсаренко, 1980)

3- 4-1750

шение технологических свойств зерна, посевных качеств семян и изменение элементов структуры урожая при поражении растений возбудителем (Peterson, Newton, 1939; Keed, White, 1971; Нестеренко, Наумова, 1979 и др.). Воронкова, 1980; Gerehter, van Silfhout, 1989, Dennis, 1987(a, b) и др. отмечают, что недобор зерна и общая пораженность посевов зависят от многих параметров биотической (патоген - вирулентность, хозяин - устойчивость) и абиотической (температура, влажность и др.) природы, что необходимо учитывать при построении математических моделей развития заболевания и причиняемого им ущерба.

Процесс математического моделирования в эпифитотиологии можно рассматривать как и моделирование любой сложной системы, т.е. в этих моделях должны фигурировать только те параметры, которые интересуют исследователя или практика, всеми же остальными параметрами системы приходится пренебрегать (Брусиловский, 1985). Поэтому, моделирование системы "хозяин-патоген" шло по пути создания моделей, отражающих отдельные этапы развития инфекционного процесса. Следует отметить, что новые подходы в изучении эпифитотийных процессов, в том числе их моделирование, связаны с работами Ван дер Планк (1966; 1972). В настоящее время математическая модель определяется как система математических соотношений: формул, функций, систем уравнений, графиков и др., описывающих поведение исследуемого объекта (Антомонов, 1977). Batchelet (1966) и Koval (1971) сформулировали основные требования, предъявляемые к математическим моделям в биологии. Согласно им модели должны сочетать разумную простоту и математическую корректность, способность выработать прогнозы, они должны быть применимы к целому классу явлений, а не только к отдельному событию и, наконец, они должны быть совместимы с естественными науками.

Отмечено, что существуют различные подходы в классификации математических моделей (Горстко, 1991; Антомонов, 1977; и др.). Показано, что все классификации условны.

На базе разрабатываемых моделей создаются экспертные системы, помогающие принять решение о целесообразности проведения защитных обработок. В фитопатологии экспертная система - это особый класс компьютерных программ, которыми стремятся заменить логику специалиста фитопатолога (эксперта) и используют их для решения проблем, возникающих в поле при развитии возбудителей заболеваний.

Основное отличие этих программ заключается в том, что обычные программы манипулируют данными, а экспертные системы — с базами знаний (Davis, 1984; Michaelson et. al., 1985; Latin et. al., 1987).

ГЛАВА 2. Материал, методы и условия проведения экспериментов (Подразделы: Вирулентность *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* Rob. ex Desm.; Методы изучения вирулентности *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* Rob. ex Desm.; Методы сбора, хранения и наработки инфекционного материала и методы оценки устойчивости сортов и линий в полевых инфекционных питомниках и теплице; Методы изучения вредоносности *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* Rob. ex Desm.; Агроклиматические условия проведения экспериментов; Почвы питомников Селекционно-генетического института и Краснодарского НИИ сельского хозяйства им. П.П.Луьяненко; Климатические условия районов).

Объектами исследований служили сорта и линии мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) и возбудитель *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* Rob. ex Desm. Исследования проводились на территории Юга Украины (1976–1986 гг) и Юга России (1986–1992) в полевых инфекционных питомниках, а также в контролируемых условиях. Районы проведения экспериментов характеризуются как благоприятные для выращивания пшеницы и развития эпифитотий возбудителя *P. recondita*.

Определение расового состава, сбор, хранение и наработку инфекционного материала проводили по стандартным методикам (Mains, Jackson, 1926; Бабаянц и др, 1988), изучение вирулентности монозолятов — на линиях сорта Thatcher с генами Lr 1, Lr 2a, Lr 3, Lr 9, Lr 10, Lr 14, Lr14 b, Lr 16, Lr 17, Lr 18, Lr 19 и сортах Безостая 1, Кавказ, Степняк, Чайка, а также сортах, рекомендуемых в качестве доноров устойчивости.

Инокуляцию растений, как правило, проводили в период кущение — начало выхода в трубку, степень устойчивости определяли по шкалам Mains, Jackson (1926), Peterson et. al., (1948); вариабельность элементов структуры урожая — методом двойных участков; изменение физиологических показателей — по методам, описанным Тарчевским и др. (1975), Кольтгофом и Сэнделом (1948); количество грибного белка в листьях растений определяли по рекомендациям Чканникова и др. (1990).

ГЛАВА 3. Вирулентность популяции *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* Rob. ex Desm. (Подразделы: Расовый состав популяций возбудителя *P. recondita* f. sp. *tritici* Rob. ex Desm.; Вирулент-

ность *P. recondita* f. sp. *tritici* Rob. ex Desm. по отношению к линиям сорта Thatcher с известными генами устойчивости; Вирулентность *P. recondita* f. sp. *tritici* Rob. ex Desm. по отношению к сортам озимой пшеницы.).

Изучение расового состава паразита южных районов Украины (1976 – 1985 гг) и России (1986 – 1990 гг) подтвердило результаты, полученные другими исследователями (Федорова, 1968; Лісовий, Федорова, 1974; Шкоденко, Суворова 1981 (a, b); Лісовий, Суворова, 1986; Бабаянц, 1971; 1972 (a, b); Бабаянц, Близнец, 1974; Лесовой, Суворова, 1981; Воронкова, 1969; Алексеева, Смирнова, 1986 и др.). В целом, наблюдалась тенденция в уменьшении доли 77 расы в популяции паразита, что связано с ограниченным использованием сортов, несущих р-аной сегмент в хромосоме 1 В. За время проведения исследований в Юго-Западных районах Украины среди сопутствующих рас отмечены 114, 144, 149, 162, 167, 184, 186, 192 и 206, в районе Северного Кавказа – 5, 15, 21, 25, 54, 62, 122, 126, 130, 144, 149, 184, 192, 220. Проведенные исследования позволили сделать следующие обобщения:

- популяции *P. recondita* Украины и Европейской части территории России не имеют четко очерченных границ;

- большее сходство популяций Европейских стран и Украины, чем Северного Кавказа и Украины свидетельствует о том, что источником новых рас на территории Украины являются популяции стран Европы, а источником новых рас в Краснодарском крае являются закавказские популяции возбудителя.

В связи с этим, обосновывается необходимость проведения экологических испытаний источников и доноров устойчивости, а также перспективного селекционного материала.

Изучение частоты встречаемости рас подтверждает положение Берлянд-Кожевникова и Дмитриева (1978) о том, что на сортах с полевой устойчивостью роль конкуренции рас, как фактора отбора, резко возрастает. Уменьшение числа рас на сортах с повышением устойчивости, свидетельствует о том, что полевая устойчивость также специфична. Отсюда можно сделать вывод, что сортов с чистой горизонтальной устойчивостью не существует и с позиций практического применения знаний лучше говорить не о типах устойчивости, а о градациях полевой устойчивости.

ГЛАВА 4. Иммунологическая характеристика сортов и линий озимой мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) и возбудителя бурой листово-вой ржавчины (*Puccinia recondita* f. sp. *tritici* Rob. ex Desm.) (Подразделы: Тип реакции растений на внедрение патогена и интенсивность поражения сортов и линий озимой мягкой пшеницы возбудителем бурой ржавчины; Величина латентного периода; Размер урединопустул и количество продуцируемых ими урединоспор; Динамика нарастания интенсивности поражения сортов и линий озимой мягкой пшеницы при инокуляции растений возбудителем бурой ржавчины; Развитие эпифитотии *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* Rob. ex Desm. во времени).

Проявление таких иммунологических показателей, как интенсивность поражения и тип реакции растений на внедрение патогена зависит от генетического потенциала вирулентности популяции паразита и факторов окружающей среды (Ксендзова, Тютчев, 1978; Johnson, 1978). При наличии в популяции *P. recondita* в 1979 г 43,1%, а в 1980 – 23,6% авирулентных к сорту Кавказ изолятов паразита, интенсивность поражения сорта составляла в 1979 г 40%, а в 1980 г – 100%.

Изучение влияния температуры, проведенное в климатических камерах позволило установить, что при температурах: днем – 26°C и ночью 20°C при инокуляции сорта Wisconsin 245 Chinese A-III-5-6 моноизолятом 77 расы возбудителя бурой ржавчины образовывался промежуточный тип реакции на внедрение паразита (M), при температуре 15°C днем, 11°C ночью и инокуляции тем же моноизолятом патогена, растения данного сорта образовывали некротический тип реакции (VR).

Известно, что характер развития эпифитотии зависит от числа урединогенераций паразита, которое определяется величиной латентного периода. Эксперименты проведенные в СИ (1980, 1981 гг) и в КНИИСХ (1987–1991 гг) в полевых инфекционных питомниках по изучению продолжительности периода скрытого течения болезни у различных сортов свидетельствует о значительной его вариабельности. Например, у сорта Безостая 1 в 1980, 1981, 1987 – 1991 гг период скрытого течения болезни составлял 10, 12, 13, 15, 11, 14 и 16 суток. Эксперименты проведенные в условиях закрытого грунта показали, что при температуре 26°C днем и 20°C ночью у сорта Безостая 1 продолжительность периода от заражения до появления первых урединопустул составляла 6 суток, а при 15°C днем и 11°C ночью – 11 – суток.

Учитывая важность этого показателя для прогноза развития эпифитотии, были разработаны математические модели, описывающие время, необходимое для развития одного поколения паразита (Ван дер Планк, 1966; Van der Plank, 1968; Степанов, 1962 и др.). Некоторые из них (например, модель Степанова, 1962) широко использовались в моделях прогнозирующих развитие эпифитотии (Андропова и др., 1976; Терехов и др., 1982). Согласно модели Степанова (1962) ожидать появления урединиоспор можно тогда, когда сумма эффективных температур для *P. recondita* достигнет величины 85°C.

Используя результаты собственных экспериментов и данные литературы, нами была разработана модель величины латентного периода, в которой период времени от момента инокуляции до момента появления урединиопустул (p) зависит от средней (t_1), минимальной (t_2) и максимальной (t_3) температуры воздуха. В дифференциальной форме модель описывается системой уравнений:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dp}{dt_1} = x_1 e^{x_2 t_1} x_2 \\ \frac{dp}{dt_2} = x_3 e^{x_4 t_2} x_4 \\ \frac{dp}{dt_3} = x_5 e^{x_6 t_3} x_6 \end{array} \right. \quad [1]$$

где: $x_1, x_2, x_3, x_4, x_5, x_6$ — коэффициенты уравнений.

Проверка модели в экспериментах показала высокое совпадение расчетных и фактических значений периода скрытого течения болезни (табл. 1).

Таблица 1
Расчетные и фактические значения величины латентного периода у сорта Одесская 26 при заражении растений возбудителем бурой ржавчины в условиях фитотрона (Одесса, 1976 г)

Температура ($t^{\circ}\text{C}$) в эксперименте:		Значение латентного периода (сутки)		
минимальная	максимальная	средняя	фактическое	расчетное
11	15	13,7	11	12,2
14	20	18,8	10	8,9
17	26	23,0	6	6,7

Второй важный показатель, характеризующий развитие эпифитотии — количество продуцируемого растениями инокуляма. В связи с этим, нами была изучена связь между типом реакции растений на внедрение патогена и количеством образуемых урединиопустул спор. В качестве объекта (растения хозяина) использовали не специально подобранные сорта пшеницы, а растения в расщепляющейся гибридной популяции F_2 , полученной от скрещивания устойчивой линии (Carifen 12 x Одесская 16) с восприимчивым сортом Мироновская 808. Использование гибридной популяции для измерения этих показателей имеет свои преимущества. Во-первых, получено практически все разнообразие существующих в природе типов реакции растений в ответ на внедрение паразита (от некротического — VR до очень восприимчивого — VS). Во-вторых, получен значительно больший размах варьирования таких показателей как размер урединиопустул и количество образующихся в них спор. В-третьих, получив случайную выборку по этим показателям, можно оценить действительную связь между типом реакции растений на внедрение патогена, размером урединиопустул и числом продуцируемых ими спор (табл. 2).

Таблица 2
Средние значения размера урединиопустул и количества продуцируемых ими урединиоспор возбудителя бурой ржавчины на растениях гибридной популяции F_2 (Carifen 12 x Одесская 16) x Мироновская 808)

Группы по типу реакции	Средние значения				Стандартная ошибка (P = 0,05)	
	Площадь урединиопустулы, мм ²	Доверительный интервал (P=0,05)	Количество спор в пустуле	Доверительный интервал (P=0,05)	Площадь урединиопустулы, мм ²	Количество спор в пустуле
VR	0,0	—	0,0	—	0,0	0,0
R	0,05	± 0,05	63,61	± 85,85	0,02	21,33
MR	0,15	± 0,10	81,35	± 76,01	0,03	12,71
M	0,29	± 0,08	155,11	± 34,73	0,03	9,36
MS	0,38	± 0,08	194,18	± 32,98	0,03	12,67
S	0,53	± 0,07	307,12	± 29,74	0,05	19,34
VS	0,83	± 0,11	489,75	± 45,53	0,07	38,57
X	0,39	± 0,56	172,10	± 182,12	0,26	85,30
X+	0,19	± 0,27	125,56	± 115,18	0,05	26,40

Рассматривая средние значения площади одной урединиопустулы и количества, продуцируемых ею урединиоспор необходимо констатировать, что визуальная оценка по типу реакции растений на внедрение паразита достаточно точна. Вместе с тем, рассчитанные доверительные интервалы свидетельствуют о том, что резкой границы между классами растений по этим признакам не существует, что связано с особенностями морфологии урединиопустул. Одни из них, занимая небольшую площадь на листовой поверхности, образуют большее количество урединиоспор, другие, занимающие большую площадь, продуцируют меньшее количество урединиоспор (этим же и объясняется достоверная, но не полная корреляционная связь между показателями $r=0,5613$). Таким образом, полученные нами данные свидетельствуют о том, что визуальная оценка типа реакции растений на внедрение паразита – интегральный показатель, учитывающий морфологические особенности проявления заболевания (характер реакции растений в сочетании с размером урединиопустул и количеством образующихся в них урединиоспор).

Моделирование эпифитотии есть не что иное как моделирование увеличения численности популяции возбудителя заболевания. В экологии при описании динамики численности популяций используют два типа кривых – экспоненциальную и логистическую. В наших экспериментах встречались оба типа. В отдельные годы наблюдались комбинированные кривые, что обуславливалось физическими факторами среды (периодический недостаток влаги, необходимый для нормального развития паразита в эктофитной стадии или колебания температуры воздуха).

ГЛАВА 5. Наследование иммунологических реакций сортами и линиями озимой мягкой пшеницы к возбудителю бурой ржавчины в связи с типами устойчивости (Подразделы: Гибридологический анализ; Диаллельный анализ).

Имунологические реакции наследуются по типу доминирования при независимом действии генов и при их взаимодействии. Установлено, что длительно сохраняющаяся устойчивость сорта Прибой к *P. giesp-dita* обуславливается двумя комплементарными генами. В результате проведения гибридологического анализа подтверждено положение Гешеле (1971) о том, что совершенно беззащитных сортов нет, так как скрещивание сортов Purdue 5396 A-4-11-4 и Carifen 12 с восприимчивым сортом Одесская 16 позволило выявить у последнего ген устойчивости. Дополнительное подтверждение данного положения получено при проведении диаллельного анализа линий с Lr – генами. Ре-

ультаты анализа показали, что эффект генов, преодоленных патогеном, может повышаться при взаимодействии с другими генами. Установлено, что качественные и количественные показатели устойчивости могут наследоваться как сцепленно, так и независимо (Бабаянц, Слюсаренко, 1985).

Изучение характера наследования площади одной урединиопустулы и количества продуцируемых ею урединиоспор наследуются по моногибридной схеме, а тип реакции растений на внедрение патогена контролируется двумя генами. Можно предположить, что один из генов, контролирующих тип реакции растений, одновременно детерминирует и размер урединиопустул, а второй – количество спор в урединиопустуле (табл. 3).

Таблица 3
Характер расщепления озимой мягкой пшеницы в гибридной популяции F_2 [(Carifen 12 x Одесская 16) x Мироновская 808] при инокуляции проростков моноизолятом 77 расы *P. recondita*

Признак*	Характер расщепления				χ^2	
	фактическое		теоретич. ожидаемое		факт.	досто- верно при:
	R	S	R	S		
1	110	137	101,8	138,9	0,034	$p < 0,05$
2	182	65	185,8	61,2	0,485	- " -
3	179	68	185,8	61,2	1,004	- " -

Примечание: Признак* 1 – тип реакции растений на внедрение патогена; 2 – размер урединиопустул; 3 – количество образовавшихся в урединиопустулах спор.

Характер наследования размера урединиопустул и количества образующихся в них урединиоспор, а также сцепленность генов контролирующих тип реакции растений на внедрение паразита и интенсивность поражения растений, дают косвенные доказательства того, что принципиальных различий в генетическом контроле вертикальной и полевой устойчивости (олиго- и полигенный) не существует, что подтверждается диаллельным анализом количественных показателей устойчивости (интенсивность поражения и размер урединиопустул), проведенном на изогенных линиях (Бабаянц, Слюсаренко, 1985).

Исходя из того, что количественные показатели устойчивости также как и качественные контролируются ограниченным числом генов, рассмотрим результаты диаллельного анализа элементов устойчивости

5-4. 1450

у 12 сортов озимой мягкой пшеницы (табл. 4).

Сорта, обладающие одинаковыми иммунологическими показателями различаются по общей комбинационной способности, что свидетельствует о различиях в генетическом контроле этих признаков. По фактическим значениям этих показателей и оценкам ОКС из изучаемого сортимента можно выделить 4 класса генотипов (1 - Юна, Соратница, Партизанка, 2 - Зимдар, Олимпия, Краснодарская 57; 3 - Безостая 1, Павловка, Олимпия 2; 4 - Спартанка, Краснодарская 70; Исток 2), представляющих градации внутри типа полевой устойчивости.

Таблица 4
Иммунологическая характеристика и оценки общей комбинационной способности сортов озимой мягкой пшеницы по иммунологическим показателям* при инокуляции растений возбудителем бурой ржавчины

N : п/п: Сорт, : линия	Фактические значения : : величин				Оценки ОКС по:			
	ЛП:	ПКРБ :	ИП:	СПВ :	ЛП :	ПКРБ :	ИП :	СПВ
1. Краснодарская 70	10,5	656,68	90	2,86	-1,79	28,56	5,68	0,07
2. Соратница	27,5	82,69	20	0,81	2,69	-165,34	-19,95	0,70
3. Спартанка	10,5	822,09	100	3,09	-6,56	208,92	31,09	0,69
4. Олимпия	16,5	220,28	27,5	0,94	-2,35	-16,35	-17,55	-0,22
5. Олимпия 2	14,5	693,21	65	2,21	-1,75	150,44	15,37	0,59
6. Павловка	27,0	274,53	60	2,73	-0,93	59,03	12,76	0,37
7. Безостая 1	21,0	553,25	60	2,57	-0,27	63,37	5,36	0,18
8. Зимдар	27,5	263,70	45	2,58	3,64	-42,79	-6,93	-0,06
9. Исток 2	11,0	624,52	95	2,74	-1,45	33,12	9,01	0,11
10. Партизанка	23,5	169,86	25	1,74	2,73	-182,46	-20,78	-0,69
11. Юна	31,0	163,68	25	1,50	6,15	-164,17	-15,16	-0,36
12. Краснодарская 57	21,0	201,58	22,5	0,92	-0,12	27,	1,09	0,001

Примечание: * - ЛП - латентный период (сутки); ПКРБ - площадь под кривой развития болезни (усл. ед.); ИП - интенсивность поражения растений в конце вегетации (%); СПВ - скорость нарастания интенсивности поражения растений возбудителем (усл. ед.).

ГЛАВА 6. Недобор зерна, обусловленный *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* Rob. ex Desm. (Подразделы: Селекционно-иммунологический способ защиты урожая от воздействия *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* Rob. ex Desm.; Изменчивость морфофизиологических показателей структуры урожая озимой мягкой пшеницы при поражении *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* Rob. ex Desm.; Пороги вреднонос-

ности *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* Rob. ex Desm. на сортах озимой мягкой пшеницы с различным уровнем устойчивости к паразиту; Пораженность различных сортов возбудителем *P. recondita* в различных вариантах опыта; Распространение возбудителя из точечного источника инокуляма *P. recondita* f. sp. *tritici* Rob. ex Desm.; Сравнение моделей распространения *P. recondita* f. sp. *tritici* Rob. ex Desm. по ценозу пшеницы).

Предложенные принципы определения групп сортов по проявлению защитных особенностей, позволяют изучить свойство толерантности и толерантности внутри градаций полевой устойчивости. Многолетние исследования иммунологических свойств сортов по разработанной схеме (рис. 1) позволили выделить пять групп генотипов (табл. 5).

Таблица 5

Иммунологическая характеристика групп сортов и линий озимой мягкой пшеницы по устойчивости к *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* Rob. ex Desm.

N группы:	Латентный период, сутки	Грибной белок, мкг/г сырой массы ^x	Тип реакции на внедрение патогена	Интенсивность поражения растений (%)	Площадь под кривой развития болезни, усл. ед.
I	-	48,3 ± 13,1	VR	-	-
II	23,8 ± 1,7	68,0 ± 19,9	R-MR	5-10	22,2 ± 1,3
III	18,4 ± 1,3	107,5 ± 21,8	M-MS (S)	20-40	38,0 ± 2,4
IV	16,0 ± 0,8	381,0 ± 53,9	MS-S	50-60	291,5 ± 8,7
V	12,0 ± 3,4	486,7 ± 62,8	S-VS	100	674,8 ± 16,6

Изучение варьирования некоторых морфофизиологических показателей продуктивности (массы 1000 семян (Δ МТС), кустистости (продуктивной Δ ПК и непродуктивной Δ НПК) и массы семян колоса (Δ МСК)) в этих группах при поражении паразитом показало, что масса 1000 семян в наименьшей степени подвержена изменчивости. Большей изменчивости подвержены показатели кустистости и массы семян одного колоса. Следовательно, изменчивость массы 1000 семян (Δ МТС) не может служить мерой толерантности генотипов. Вместе с тем, относительно высокая стабильность этого признака позволяет использовать его в качестве целевого для установления взаимосвязей между иммунологическими свойствами и изменчивостью морфофизиологических показателей продуктивности, методом путевых коэффициентов. Изменчивость признака выражали отношением значения здоровых растений к

значению того же показателя у больных.

Анализ коэффициентов пути в группе I (табл. 6) показывает, что инокуляция растений возбудителем *P. recondita* оказывает основное влияние на кустистость растений, которая вызывает уменьшение массы семян колоса. Изменение последнего показателя, по-видимому, связано с абортивностью цветков, так как коэффициент вариации по массе семян колоса почти в два раза выше, чем аналогичный показатель по массе 1000 семян. Большая величина неучтенного фактора (35,7%) связана с тем, что не учитывалась площадь листовой пластинки, занятая некротическими пятнами. Известно, что некрозообразование связано с убылью энергетического материала, вследствие паталогически возросшего дыхания и увеличения площади листовой пластинки, не участвующей в фотосинтезе (Рубин и др., 1975).

Таблица 6.
Коэффициенты пути и коэффициенты корреляции между изменчивостью целевого признака, обусловленного поражением *P. recondita*, и косвенными в первой группе генотипов.

Косвенные признаки	: Δ МСК	: Δ ПК	: Δ НПК	: Грибной белок	: Коэффициенты корреляции целевого признака (МТС) с селекционными
Δ МСК	0,31	0,10	-0,08	0,09	0,42
Δ ПК	-0,09	-0,33	-0,03	0,24	-0,21
Δ НПК	0,02	-0,01	-0,96	0,19	-0,76
Грибной белок	-0,06	0,19	0,43	-0,42	0,14

Доля неучтенного фактора =35,7%

В группе II (табл. 7) стабильность целевого признака поддерживается, в основном, за счет соотношения продуктивных и непродуктивных стеблей. Причем, влияние паразита на кустистость у сортов этой группы намного выше, чем у сортов группы I. Небольшая величина неучтенного фактора (1,9%) свидетельствует о том, что изменение количества семян в колосе не оказывает значительного влияния на поддержание стабильности массы 1000 семян.

Таблица 7

Коэффициенты пути и коэффициенты корреляции между изменчивостью целевого признака, обусловленного поражением *P.recondita*, и косвенными во второй группе генотипов

Косвенные признаки :	Δ МСК :	Δ ПК :	Δ НПК :	% поражения :	латентный период :	Грибной белок :	Коэффициенты корреляции :
Δ МСК	0,17	-0,15	0,00	-0,09	0,25	0,05	0,23
Δ ПК	0,03	-0,78	-0,16	0,23	-0,05	0,72	-0,01
Δ НПК	0,00	0,20	0,64	-0,74	-0,42	-0,29	-0,62
% поражения	0,02	0,19	-0,51	-0,93	-0,29	-0,23	-0,73
ЛП	0,05	0,04	-0,29	0,28	0,94	-0,29	0,75
Грибной белок	0,01	-0,64	-0,21	0,24	-0,31	0,87	-0,03

Доля неучтенного фактора = 1,9%

В группе III (табл. 8) влияние поражения на элементы продуктивности несколько отличается от аналогичного воздействия паразита на генотипы группы II. Отличия эти связаны прежде всего с тем, что основной вклад в поддержание стабильности массы 1000 семян вносит масса семян колоса. Значительное влияние на стабилизацию целевого признака у генотипов этой группы оказывает величина латентного периода, причем, не только прямое, но и через изменение количества непродуктивных стеблей на растении. Доля неучтенного фактора невысока (3,3%), но несколько выше, чем у второй группы генотипов, что, связано с повышенной абортивностью цветков в колосе.

Таблица 8

Коэффициенты пути и коэффициенты корреляции между изменчивостью целевого признака и косвенными в третьей группе генотипов при поражении *P.recondita f.sp. tritici*

Косвенные признаки :	Δ МСК :	Δ ПК :	Δ НПК :	% поражения :	латентный период :	Грибной белок :	Коэффициенты корреляции :
Δ МСК	8,97	-5,32	-2,05	0,09	-1,58	0,14	0,25
Δ ПК	8,43	-5,66	-2,73	0,13	-0,38	0,25	0,05
Δ НПК	-4,50	3,78	4,09	-0,47	-2,33	-0,30	0,26
% поражения	-0,54	0,47	1,26	-1,54	0,59	-0,33	-0,07
ЛП	-3,20	0,48	-2,16	-0,21	4,42	0,11	-0,54
Грибной белок	-1,42	1,67	1,42	-0,60	-0,57	-0,86	-0,34

Доля неучтенного фактора = 3,3%

В группе IV (табл. 9), также как и в группах I - III, основное влияние паразит оказывает на кустистость, причем наибольший эффект в стабилизации массы 1000 семян играет связь: продуктивная и непродуктивная кустистость. Вредное воздействие интенсивности поражения на массу 1000 семян компенсируется уменьшением массы семян колоса и связью продуктивная кустистость - масса семян колоса. Недобор урожая, обусловленный бурой ржавчиной у сортов этой группы, связан с уменьшением числа продуктивных стеблей и увеличением абортивности цветков в колосе.

Таблица 9

Коэффициенты пути и коэффициенты корреляции между изменчивостью целевого признака и косвенными в четвертой группе генотипов при поражении *P. recondita f. sp. tritici*

Косвенные признаки :	Δ МСК :	Δ ПК :	Δ НПК :	% поражения :	латентный период :	Грибной белок :	Коэффициенты корреляции :
Δ МСК	10,67	-16,24	-3,10	18,50	-7,36	-2,16	0,32
Δ ПК	1,46	13,12	-22,70	9,75	-11,19	9,21	-0,35
Δ НПК	1,46	13,12	-22,70	9,75	-11,19	9,21	-0,35
% поражения	6,69	-19,04	-7,51	29,50	-14,89	5,50	0,25
ЛП	-3,62	1,38	11,70	-20,23	21,70	-11,60	-0,17
грибной белок	-1,45	3,06	-13,14	10,20	-15,14	15,92	-0,54

Доля неучтенного фактора =3,5%

Таким образом, основываясь на результатах экспериментов, можно построить модель (рис. 2, стр. 23), согласно которой, развитие паразита в тканях листьев растения приводит первоначально к изменению соотношения продуктивных и непродуктивных стеблей. Изменение этих показателей в значительной степени сказывается на изменчивости таких признаков, как масса семян одного колоса и число семян в колосе. При позднем заражении растений основные потери продуктивности в фазу цветения происходят за счет абортивности цветков. Созданная модель позволяет объяснить увеличение массы 1000 семян у некоторых сортов в опытах по изучению толерантности и толерантности при поражении растений *P. recondita* в микроделяночных опытах.

Подтверждением установленным морфофизиологическим закономерностям могут служить данные изучения активности полисахарид-расщепляющих ферментов и убыли углеводов из вегетативной массы (Slusarenko,

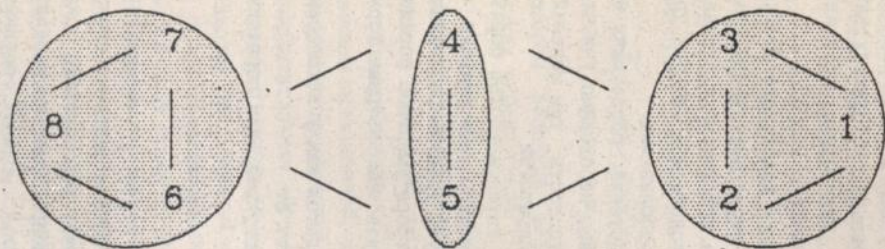


Рис. 2. Модель вредоносности возбудителя бурой ржавчины в разреженных посевах пшеницы

1 - величина латентного периода, 2 - количество грибного белка в листьях, 3 - интенсивность поражения, 4, 5 - кустистость продуктивная и непродуктивная, 6 - масса семян одного колоса, 7 - число семян в колосе, 8 - масса 1000 семян

Chigrin, 1992), которое показывает, что наибольшая активность ферментов и наиболее интенсивная убыль полисахаридов из непродуктивных стеблей наблюдается у сортов со стабильной массой семян колоса. Таким образом, эксперименты позволяют утверждать, что растение является "саморегулирующейся" системой, но у генотипов с различной степенью устойчивости эти процессы идут с разной степенью активности. Поэтому для каждой группы устойчивости необходимо определить свои морфофизиологические маркеры толерантности.

Использование модели в селекционном процессе при отборе родоначальников селекционных номеров позволит на начальных этапах создания сорта избавиться от большого количества устойчивых к паразиту генотипов, но не обладающих одним важным свойством – защитой урожая от недоборов, вызываемых возбудителем заболевания.

Так, при отборе в гибридных популяциях растений, образующих некротический тип реакции на внедрение патогена, необходимо учитывать общую кустистость растений. Чем больше кустистость, тем меньший недобор зерна будет наблюдаться в условиях эпифитотии.

При отборе слабо поражаемых растений (с интенсивностью поражения 5% – 20%, устойчивом и умеренно устойчивом типе реакции на внедрение патогена) особое внимание следует уделять растениям с большим числом продуктивных стеблей. При отборе умеренно поражаемых растений большее внимание следует уделять тем, которые формируют колос с наибольшей массой семян.

Недобор урожая в годы эпифитотий наблюдается как у нетолерантных, так и у толерантных сортов, и зависит от:

- удаления участка посева от очага инокульма (или пораженного восприимчивого сорта);
- фазы развития растений в момент инокуляции;
- устойчивости сорта к паразиту.

Неполное соответствие кривых недобора зерна кривым изменения жесткости эпифитотии указывает на дополнительные факторы, лимитирующие урожай, но соответствие кривых позволяет использовать показатель недобора зерна в качестве контроля распространения паразита по ценозу изучаемого сорта. Известно несколько моделей, оценивающих распространение паразита от точечного источника инокульма (van den Bosch et. al., 1988 a, b; Fitt et. al., 1987; Kiyosava, Shiomi, 1972). Нами, на базе функции Ферхюльста, была разработана модель, которая выражается следующим уравнением:

$$R = R_{T_0} + \alpha / q (\exp(q \tau) - \exp(q \tau_0)), \quad [2]$$

где: R_{T_0} - количество инокулюма в момент начала проведения наблюдений;
 α / q - параметр скорости оседания урединиоспор.

В модели количество переместившихся на соседний участок (R) урединиоспор представлено как разность между количеством урединиоспор находившихся над посевом ($\exp(q \tau)$), и количеством осевших ($\exp(q \tau_0)$) урединиоспор. Однако, этот случай приемлем в том случае, когда исследуемые ценозы представлены генотипами, относящимися к группе I. В случае, если сорта обладают полевой устойчивостью (или восприимчивые сорта) необходимо учитывать инфекционную продуктивность патогена на исследуемом сорте. Тогда давление паразита на ценоз будет оцениваться следующим уравнением:

$$R = (R_{T_0} + \alpha/q_1 (\exp(q_1 \tau) - \exp(q_1 \tau_0))) + (R_0 + \alpha_1/q_2 (\exp(q_2 \tau) - \exp(q_2 \tau_0))), \quad [3]$$

в котором величина давления паразита на ценоз увеличивается на величину инфекционной продуктивности возбудителя на этом сорте:

$$R_{T_0} + \alpha / q (\exp(q \tau) - \exp(q \tau_0)).$$

Сравнение моделей распространения возбудителя по ценозу исследуемых сортов (табл. 10) показывает, что все они, судя по коэффициенту детерминации (r^2), достаточно хорошо описывают тенденции в изменении показателей пораженности, но использование линейной модели дает более высокую ошибку (γ) соответствия расчетных данных экспериментальным. При использовании показательной и экспоненциальной моделей ошибка (γ) резко уменьшается, что подтверждает правильность предложенной нами модели. Использование этих же моделей для описания недобора зерна в зависимости от удаления исследуемого участка поля от источника урединиоспор дает ту же картину.

Известно, что зависимость между величиной давления паразита на ценоз и недобором зерна неполная, так как величина недобора зависит от многих параметров. Нами установлено, что основное влияние на уменьшение урожая (85,8% - 89%) приходится на долю генотипа (устойчивости сорта) и расстояния до источника инокулюма. На долю такого фактора как фаза развития растений в момент заражения приходится 0,7% - 1,8%. Более значимо влияние таких показателей, как площадь под кривой развития болезни и интенсивность поражения рас-

Таблица 10

Использование линейной, показательной и экспоненциальной моделей для описания изменения пораженности обследуемых участков ценоза различных сортов пшеницы *P. recondita f. sp. tritici* Rob. ex Desm.

Сорт	Используемая модель и ее статистические характеристики									
	линейная			показательная			экспоненциальная			
	г	γ	г ² (%)	г	γ	г ² (%)	г	γ	г ² (%)	
<u>1989 год</u>										
Павловка	-28,52	16,7	97	-0,36	0,2	73	-0,13	0,1	91	
Олимпия 2	-29,71	37,4	85	-0,29	0,2	77	-0,01	0,1	85	
Олимпия	-89,16	71,4	94	-0,51	0,1	95	-0,17	0,1	97	
Безостая 1	-47,71	32,7	94	-0,27	0,2	72	-0,10	0,1	90	
Соратница	-7,10	31,8	96	-0,29	0,1	98	-0,10	0,1	99	
Спартанка	-64,36	120,5	74	-0,18	0,1	82	-0,06	0,1	75	
<u>1990 год</u>										
Павловка	-23,04	16,2	95	-0,66	0,2	93	-0,23	0,1	99	
Олимпия 2	-29,97	37,4	85	-0,29	0,2	77	-0,01	0,1	81	
Олимпия	-18,87	14,5	95	-0,56	0,4	68	-0,21	0,3	86	
Безостая 1	-30,04	20,0	96	-0,55	0,2	86	-0,19	0,1	95	
Соратница	-16,44	17,3	90	-0,86	0,4	85	-0,29	0,3	88	
Спартанка	-22,23	49,3	67	-0,12	0,1	45	-0,05	0,1	70	
<u>1991 год</u>										
Павловка	-32,34	2,7	100	-0,51	0,2	84	-0,18	0,1	98	
Олимпия 2	-52,23	37,9	95	-0,72	0,3	90	-0,25	0,1	97	
Олимпия	-50,15	54,6	89	-0,49	0,1	96	-0,16	0,1	93	
Безостая 1	-47,16	48,7	90	-0,46	0,3	66	-0,17	0,2	83	
Соратница	-42,13	81,8	73	-0,76	0,1	97	-0,23	0,3	83	
Спартанка	-65,23	66,5	91	-0,24	0,2	73	-0,09	0,1	87	

тений в конце вегетации (9,2%-13,4%). Использование коэффициентов пути для установления доли влияния факторов, определяющих недобор зерна, показало, что иерархия признаков по годам изменяется. Если в 1989 г главную роль в уменьшении недобора играл генотип, то в 1990 и 1991 гг основным фактором, влияющим на анализируемый показатель, было расстояние до очага инокулята и площадь под кривой развития болезни. Стадия развития растений в момент инокуляции сыграла важную роль в 1991 г (именно в этом году растения подверглись ино-

куляции в более ранние фазы своего развития). Уменьшение доли влияния устойчивости в определении недобора зерна совсем не означает, что ее роль незначительна. Влияние устойчивости в уменьшении недобора сказалось через уменьшение пораженности в конце вегетации в 1990 г и уменьшении интегрального показателя – площади под кривой развития болезни – в 1991 г. Анализ главных компонент и коэффициентов пути позволяют утверждать, что фаза развития растений – это важный компонент, определяющий недобор урожая. Сопоставление фактических данных недобора и стадии развития растений в момент инокуляции, позволяют считать 9-ю и 10-ю фазу в развитии растений по шкале Roming критическими, т.к. более позднее заражение приводит к резкому уменьшению недобора зерна. Однако, пороги вредоносности нельзя связывать с каким либо одним показателем. Даже в том случае когда мы рассматриваем систему показателей, остаточное влияние неучтенных факторов довольно велико. Вместе с тем, уравнение множественной регрессии вида:

$$y = a_1x_1 + a_2x_2 + a_3x_3 + a_4x_4 + a_5x_5 \quad [4]$$

описывало изменение урожая под влиянием паразита с вероятностью в 1989 г – 98,5%, в 1990 г – 99,0%, в 1991 г – 97,8%, где: a_1 , a_2 , a_3 , a_4 , a_5 – коэффициенты при используемых переменных (x_1 генотип, x_2 удаление от источника урединиоспор, x_3 площадь под кривой развития болезни, интесинвность поражения растений в конце вегетации и фаза развития растений в момент инокуляции,).

ГЛАВА 7. Обсуждение экспериментальных данных и обоснование экспериментальной системы

Эпифитотия возбудителя *P. gecondita* полициклический процесс. Появление урединиопустул и отчленение урединиоспор – это конец одного цикла и, одновременно, начало следующего. Количество урединиогенераций паразита можно оценить используя модель величины латентного периода [1]. Такой подход позволяет рассматривать изменение численности популяции паразита как дискретное увеличение количества инфекционных структур. В действительности провести четкое разграничение циклов развития возбудителя практически невозможно, т.к. урединиоспоры отчленяются от урединиопустул в течение 10 – 14 суток. Вместе с тем, понимание цикличности эпифитотийных процессов – один из способов прогноза развития заболевания, который дает возможность построить модель развития эпифитотии и спланировать защитные мероприятия. Эта модель пока-

зывает, что скорость развития эпифитотии в весенне-летний период изменяется. Поэтому прогноз увеличения численности инокульма и динамику нарастания интенсивности поражения можно оценить с помощью модели, описанной уравнением [2]. При этом, модель величины латентного периода [1] позволяет установить дату инокуляции.

В целом, наблюдается увеличение недобора при усилении восприимчивости (табл. 11). У генотипов, обладающих наибольшим количеством

Таблица 11

Роль генов, контролируемых иммунологические показатели полевой устойчивости в уменьшении недобора зерна (т/га), обусловленного *P. recondita* f. sp. *tritici* Rob. ex Desm. в условиях различных по силе эпифитотий (средние значения по годам и по сортам).

Сорт	: N : : групп- : : пы : :	Недобор зерна (т/га) при различных по силе эпифитотиях			
		: O.C.Э. ¹ :	С.Э. ² :	У.Э. ³ :	Сл.Э. ⁴ :
Лвт. 90 а 155, Даха	I	0,050	0,025	0,015	0,005
Юна, Соратница, Партизанка	II	0,146	0,092	0,045	0,013
Зимдар, Олимпия Краснодарская 57	III	0,187	0,119	0,072	0,034
Безостая 1, Пав- ловка, Олим- пия 2	IV	0,155	0,110	0,062	0,020
Спартанка, Крас- нодарская 70, Исток 2	V	0,188	0,120	0,081	0,052

Примечание: 1- очень сильная эпифитотия, площадь под кривой развития (ПКРБ) составляет: 900 - 1200 условных единиц
2- сильная, ПКРБ составляет, 700 - 900 у.е.
3- умеренная, - " - 500 - 700 у.е.
4- слабая, - " - < 500 у.е.

аллелей полевой устойчивости (группа II), недобор зерна при сильной эпифитотии составляет 0,146 т/га, у восприимчивых генотипов - 0,188 т/га (т.е. за счет высокой полевой устойчивости сорта сохраняется 0,042 т зерна на каждом гектаре). В условиях слабой эпифитотии различия между устойчивым и восприимчивым генотипом составляют 0,039 т/га, но недобор на устойчивом генотипе в три раза меньше, чем на восприимчивом. Различия в недоборе зерна между высокоустойчивыми генотипами (группа I) и восприимчивыми (группа V) еще больше. В экспериментах по изучению порогов вредоносности

установлено, что у сортов наблюдается специфическая реакция на применение фунгицидов триазоловой группы (тилт, байлетон). Ingham (1972) отметил, что действие фунгицидов осуществляется по одному из трех направлений: 1) подавление образования энергии; 2) подавление тех или иных звеньев биосинтеза; 3) дезинтеграция клеточных структур. При этом следует отметить, что наличие одного эффекта (например, блокирование синтеза АТФ) влечет за собой развитие другого (нарушение функций мембран, подавление синтеза биополимеров и др.). Все эти данные были получены на паразитических микроорганизмах. Однако, в ходе эволюции вряд ли сложились кардинальные отличия в метаболизме клеток растений и грибов. Таким образом, вещества, оказывающие влияние на метаболические процессы гриба оказывают аналогичное воздействие на метаболические процессы растения-хозяина. Различия заключаются в силе воздействия этих веществ на биохимизм клетки, защищаемого растения, и в степени изменения продукционных процессов. Детально это явления мы не изучали. Однако, имеются косвенные доказательства подавления активности синтетических процессов в растении (Власенко, Слюсаренко, 1983). Кроме того, о побочном эффекте фунгицидов (в частности препарата тилт) на продукционные процессы растений могут служить полученные нами данные по 14 районированным и перспективным сортам. Например в 1990 году при среднем по опыту урожае сорта Зимдар равном 7,7 т/га в варианте обработанном препаратом тилт урожай составил 7,4 т/га, а в условиях с естественным развитием эпифитотии - 8,8 т/га, т.е. в варианте с обработкой фунгицидом урожай был на 16% меньше, чем при позднем развитии эпифитотии (площадь под кривой развития составляла 69,8 усл. ед.). Поэтому оптимизация защиты обязательно должна учитывать побочные эффекты, связанные с применением средств химической защиты.

Управление эпифитотийными процессами есть не что иное, как управление скоростью развития эпифитотии. Действие любых биологических ограничителей скорости развития эпифитотии (гены, контролирующие такие иммунологические показатели как величина латентного периода, тип реакции растений на внедрение паразита и др.) модифицируется условиями окружающей среды. В этом случае, точность прогноза развития эпифитотии зависит от точности прогноза суточных температур (минимальной, максимальной и средней) для небольших территорий. Учитывая требования, предъявляемые к любой экспертной системе по защите посевов, алгоритм расчета не должен быть громоздким и не должен занимать много машинного времени. Алгоритмы, применяе-

мые в гидрометцентрах, неприемлимы для локальных экспертных систем. В связи с этим мы разработали свой алгоритм, основанный на цикличности годового хода температур. Температуру прогнозировали, используя алгоритмы рядов Фурье (Корн, Корн, 1968; Франс, Торнли, 1987). В этом случае, годовой ход температур можно описать следующей функцией общего вида:

$$t = a + c \sin (N - N_{\text{н}}) 2\pi/365, \quad [5]$$

где: a – среднегодовая температура; c – амплитуда; N – календарные сутки; $N_{\text{н}}$ – фаза аппроксимирующей синусоиды.

Однако, прогноз температуры требует исходной функции, по которой можно построить прогнозируемую. Найти ее можно – либо классифицируя года по началу наступления весны (раннее, нормальное или позднее), получить стандартные уравнения и затем относить текущий (прогнозируемый) год к одному из классов, строя функцию, которая будет описывать прогнозируемые температуры; – либо подбором типичного года и по этому году определять коэффициенты Фурье функции, а затем с их помощью вычислять предполагаемую температуру на любом отрезке времени в прогнозируемом году. В этом случае в качестве критерия типичности можно использовать корреляционный анализ. В наших экспериментах при коэффициентах корреляции между годами равными 0,7272; 0,6020 и 0,4916 сумма квадратов отклонений расчетных (прогнозируемых) значений температуры от фактически наблюдаемых составляла 1913,48; 2723,65 и 5112,07, соответственно типичности года, определяемого по коэффициентам корреляции. Таким образом, уменьшение точности в определении типичности года на 0,12 увеличивало ошибку прогноза почти в 1,5 раза, а при уменьшении коэффициента корреляции на 0,24 – более чем в три раза. Таким образом, можно считать, что коэффициент корреляции не ниже 0,7 с достаточной точностью типизирует год и значения температуры этого года можно использовать для приближения Фурье функции.

Рассмотрев основные вопросы развития эпифитотии бурой ржавчины и ее влияние на продукционные процессы ценоза пшеницы, можно приступить к моделированию логики эксперта – специалиста по защите растений.

Как правило, перед тем как вынести решение специалист знакомится с посевом и уточняет следующие вопросы:

1. Возделываемый сорт;

2. Агротехника (предшественник, внесение удобрений, предпосевная обработка почвы и др.)

3. Общее состояние посева (виды на урожай);

4. Фаза развития растений в момент проведения обследования поля;

5. Дата начала развития заболевания (если она отмечена);

6. Пораженность посева в момент проведения наблюдений.

На блок-схеме (рис. 4) эта часть работы специалиста представлена как "Ввод информации".

Вся дальнейшая работа эксперта это цепь логических умозаключений, интуиции и научных расчетов. Прогнозируя как сложатся погодные условия, специалист рассчитывает возможное развитие эпифитотии, конечную пораженность данного сорта (с учетом его иммунологических свойств), оценивает возможный недобор зерна ценозом, подбирает из доступного и разрешенного к использованию перечня препаратов те, которые обеспечат наиболее оптимальную (с позиций экономики, экологии и токсикологии) защиту ценоза (в том случае если она необходима) и в результате этой работы рекомендует технологию защиты.

На схеме эта часть работы представлена в виде отдельных функционально завершенных блоков. Вводимая информация формирует промежуточную базу, которая служит источником данных для проведения всех необходимых расчетов. Дополнительные данные хранятся в постоянных базах данных, представленных на схеме как "Иммунология" (т.е. информация о генотипе устойчивости), "Погода" (т.е. метеоданные ближайшей метеостанции за последние 20 лет, в том числе и данные за текущий год) и "Склад" (т.е. информация о наличии препаратов их эффективности, стоимости и правилах применения). По мере необходимости из постоянной и промежуточной баз данных извлекается необходимая информация и поступает в блоки прогноза. В блоке прогноза температуры используется банк метеоданных, устанавливается типичный год по которому рассчитывается возможный ход температур. В блоке прогноза развития эпифитотии используются данные о пораженности ценоза, хранящиеся в промежуточной базе данных, фактические значения метеоданных, хранящихся в базе данных "Погода", расчетные значения хода температур в текущем году, хранящиеся в промежуточной базе. В этом блоке рассчитывается:

1. Время инокуляции паразитом и соответствующая ему стадия развития растений;

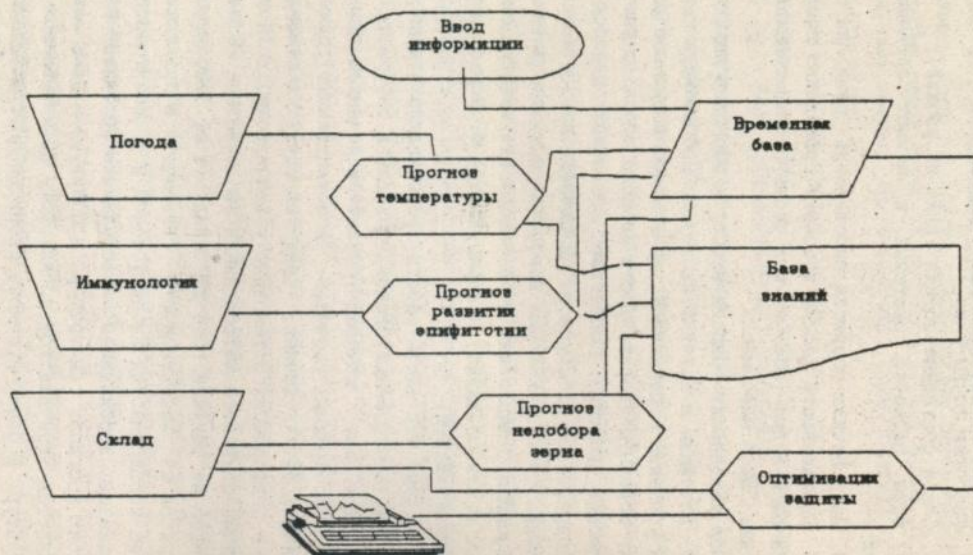


Рис. 3. Блок-схема экспертной системы

2. Возможная пораженность растений в конце вегетации;

3. Площадь под кривой развития болезни.

Результаты расчета запоминаются в промежуточной базе и служат исходными данными для дальнейших расчетов в блоке "Прогноз недобора зерна".

На основании всех расчетных данных, хранящихся в промежуточной базе проводится оптимизация защитных мероприятий в одноименном блоке, в котором кроме расчетных, используются данные о наличии препаратов и их хозяйственно-биологической характеристике. Здесь же формируется отчет - рекомендация о проведении защитных мероприятий с учетом их экономической целесообразности.

Мы не упоминали еще об одном - основном блоке, в котором хранятся все алгоритмы расчетов, поступающие в соответствующие блоки по мере необходимости, - это база знаний.

ВЫВОДЫ И ПРЕДЛОЖЕНИЯ К ПРАКТИЧЕСКОМУ ИСПОЛЬЗОВАНИЮ

1. Устойчивость растений пшеницы к *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* Rob. ex Desm. - сложное свойство и обуславливается множеством механизмов. Поэтому классификация генотипов как при создании сортов, устойчивых к паразиту, так и при планировании защитных мероприятий, должна основываться на изучении комплекса их иммунологических и морфофизиологических особенностей (интенсивности поражения растений в конце вегетации, типе реакции на внедрение паразита, величине латентного периода, скорости нарастания интенсивности поражения, площади под кривой развития болезни, толерантности, толерантности и изменчивости элементов структуры урожая при поражении паразитом).

2. Методом гибридологического и диаллельного анализа показано, что контроль иммунологических показателей осуществляется не полигенно и гены расоспецифической устойчивости при появлении в популяции паразита вирулентных рас, контролируют такие признаки, как размер урединопустул и количество спор, образуемых одной урединопустулой.

3. Увеличение численности популяции бурой ржавчины происходит в условиях с ограниченными пищевыми ресурсами. Нами на базе функций Ферхюльста разработана модель продвижения паразита по ценозу и его давления на ценоз пшеницы:

$$R = R_{T_0} + \alpha / q (\exp(q \tau) - \exp(q \tau_0)).$$

4. Определение степени выносливости генотипа к возбудителю бурой ржавчины нельзя характеризовать по изменению массы 1000 семян, так как этот показатель мало изменяется под воздействием паразита. Более информативными при определении толерантности и толремности являются изменения показателей кустистости, озерненности колоса, массы зерна одного колоса и массы зерна одного растения. Причем, о степени выносливости можно судить лишь по соотношению изменчивости этих показателей с учетом интенсивности поражения листовой пластинки в конце вегетации растений.

5. Установленные закономерности изменчивости морфофизиологических показателей продуктивности растений под воздействием *Ruscinia gondita* f. sp. *tritici* Rob. ex Desm. методами морфофизиологии и биохимии, позволили создать феноменологическую модель, согласно которой относительная стабильность массы 1000 семян обеспечивается за счет изменчивости таких показателей как кустистость, число зерен в колосе и масса зерна колоса.

6. В генетических исследованиях по изучению характера наследования иммунологических свойств необходимо учитывать, что скороспелость (как уход от поражения) хорошо комбинирует с генами детерминирующими такие показатели как интенсивность поражения растений патогеном в конце вегетации и площадь под кривой развития болезни, и плохо с генами, контролирующими скорость нарастания интенсивности поражения и продолжительности скрытого периода течения болезни.

7. Системные фунгициды триазоловой группы (байлетон и тилт), также как и возбудитель бурой ржавчины, угнетающе воздействуют на продукционные процессы растений пшеницы. В связи с этим, при изучении выносливости сортов и определении порогов вредоносности необходимо учитывать реакцию сорта на используемый препарат и, манипулируя инфекционным фоном, добиваться различных уровней пораженности, используя их в качестве контроля.

8. Исследование биохимических изменений в пораженных и обработанных препаратами триазоловой группы (тил, байлетон) растений пшеницы в сопоставлении с изменением элементов продуктивности показало, что препараты подавляют активность жизненно важных ферментов, характеризующих активность синтетических процессов в тканях растений и, тем самым, могут снижать урожай. При этом, в годы неблагоприятные для развития возбудителя на устойчивых и умеренно устойчивых сортах недобор зерна защищенных растений может достига-

ть 100 – 200 кг/га.

9. Технология защиты посева должна начинаться с момента создания сорта с определенными иммунологическими параметрами, обеспечивающими надежную защиту сорта от паразита не только за счет уменьшения общего инокуляма, но и за счет того, что недобор зерна, пораженного ценозом, делает экономически невыгодным проведение защитных мероприятий с помощью химических препаратов.

10. Изучение иммунологических свойств и норм реакций генотипов в различных условиях среды позволили разработать модели:

– периода скрытого течения болезни, описываемого системой дифференциальных уравнений с тремя частными производными:

$$\left\{ \begin{array}{l} \frac{dp}{dt}_1 = x_1 e^{x_2 t_1} x_2 \\ \frac{dp}{dt}_2 = x_3 e^{x_4 t_2} x_4 \\ \frac{dp}{dt}_3 = x_5 e^{x_6 t_3} x_6 ; \end{array} \right.$$

– прогноза нарастания интенсивности поражения, описываемого функцией Ферхльста:

$$N = f(N_1, \tau) + f_1(N_2, \tau) ;$$

– прогноза недобора зерна, описываемого уравнением множественной регрессии без свободного коэффициента:

$$y = a_1 x_1 + a_2 x_2 + a_3 x_3 + a_4 x_4 + a_5 x_5 .$$

которые можно использовать при создании сорта и при изучении поведения генотипов, обладающих различными иммунологическими показателями.

11. На базе вышеперечисленных моделей создана экспертная система, в которой оптимизация защиты посевов пшеницы от патогена осуществляется с помощью прогноза развития эпифитотии возбудителя бурой ржавчины и недобора зерна пораженным ценозом с учетом сортовых особенностей и складывающихся погодных условий.

12. Многолетние исследования устойчивости различных сортов озимой пшеницы к возбудителю бурой ржавчины, проведенные в различных районах (Юго-Запад Украины и Юг России) к различным по вирулентности популяциям возбудителя (европейская и закавказская) позволили подтвердить факт существования длительного сохранения полевой

устойчивости и значительно расширить сортимент идентифицированных сортов с устойчивостью этого типа, которые мы рекомендуем в качестве источников и доноров: Transfer, Jastin, Red Coat, Arthur, Arthur 71, CI 13090, Fox, Atlas 66, Purdue 5396 A-4-11-4, Purdue 45/48, Purdue Abe, Nadadores 60652, Lindon, Oasis, Agent, Kawfers, Timpaw, Adam, Purdue 6234, Lakota, Sage, Chinese 66, Purdue 509 A 1020, Riley 67, (Frontana/Mida/Kenya 117/11), Скороспелка 36, Ранняя 12, Прибой, Степняк, Донская безостая, Херсонская 552, Пересвет, Обрий, Лан, Краснодарская 6, Павловка, Бригантина, Степная 7, Ершовская, Трофимовка, Тарасовская интенсивная, (Прибой х Кавказ), (Lerma Rojo 64 х Кавказ), (Tr 114/65 A х Прибой), МПР 11359, МПР 11355, NS 14/65, NS 14/88, NS 171/2, NS 975, Бисерка, NS 439, NS 13/19, Novosadska Rana, Златна Долина, Zg 4240/73, Zg 4293/73, Zg 2396/73, Zg 2463/74, Златокласс, Zg 3406/76, Moslavka, Zg 5439/75, NS 2630/1, Балкан, NS 14/04, Рубин, Димитровка 5-12, Преслав, Плиска, Кардам, Тервел, Чародейка, Скития, Тангра, Тракия, Загоря, Димитровка 5-14, Turda 195, Lovrin 32, Lovrin 34, Но 7703/56, Но 5080/166, TAW 4532, TAW 12724/74, Fakir, Inia 66, Mexico 120, Mexico 50 B-21, Super x, Tr 229, Tr 114/65 A, Tr 354, Kenya Farmer, Kenya 4225, Kenya 117 A, Frontana.

Основное содержание опубликовано в следующих работах:

1. Пути изучения типов устойчивости пшениц к ржавчине // IX конгресс ЗУКАРПИЯ, Л., 1980, 1-й симпозиум, с. 10 (в соавт.).
2. Некоторые аспекты создания сортов устойчивых к бурой ржавчине // IV съезд УОГиС им. Н.И.Вавилова, ч. 2, К., "Наукова думка", 1981, с. 12-14 (в соавт.).
3. Иммунологическая характеристика и селекционная ценность мутантов озимой пшеницы // VII Всесоюзное совещание по иммунитету с.-х. растений к болезням и вредителям, Новосибирск, 1981, с. 178-179 (в соавт.).
4. Генетика устойчивости к бурой листовой ржавчине // Всесоюзная конференция "Проблемы и пути повышения устойчивости растений к болезням и экстремальным условиям среды в связи с задачами селекции", ч. 3, Л., 1981, с. 23 (в соавт.).
5. Диаллельный анализ устойчивости озимой мягкой пшеницы к бурой листовой ржавчине // IV съезд ВОГиС им. Н.И.Вавилова, ч. 2, Кишинев, "Штиинца", 1982, с. 35 (в соавт.).

6. Генетика устойчивости пшеницы к бурой ржавчине и мучнистой росе // Тр. Междунар. раб. совещания "Селекция пшеницы, ячменя и тритикале на устойчивость к болезням", Прага, ЧССР, 1982, с. 5 - 6 (в соавт.).
7. Пути изучения типов устойчивости пшеницы к ржавчине // Сельскохозяйственная биология", 1983, N 3, с. 116 - 119 (в соавт.).
8. Испытание байлетона 25-WP на посевах озимой пшеницы // "Зерновое хозяйство", 1983, N 12, с. 30 - 32 (в соавт.).
9. Типы устойчивости пшеницы к ржавчине и методы их выявления в селекционной практике // Всесоюзное совещание "Теория и практика использования иммунитета с.-х. культур к болезням", Литовская ССР, "Дотунава", 1984, с. 53 (в соавт.).
10. Генетическое изучение мутантов озимой пшеницы к ржавчине // "Научно-технич. сборник ВСТИ", 1984, 1, /51/, с. 52-54
11. О связи количества хлорофилла и активности каталазы с продуктивностью растений озимой пшеницы, пораженной бурой ржавчиной // "Научно-технич. бюл. ВСТИ", 1985, 1 /55/, с. 28 - 32 (в соавт.).
12. Изучение структуры популяций бурой ржавчины злаков по их составу в пробах воздуха пограничного слоя атмосферы // Микология и фитопатология, 1985, т. 19, вып. 1, с. 66 - 70 (в соавт.).
13. Генетика типов устойчивости пшеницы к бурой ржавчине // "Вопросы селекции и генетики зерновых культур", София, "Земиздат", 1985, с. 41 - 55
14. Генетико-иммунологическая характеристика доноров устойчивости к бурой ржавчине // VIII Всесоюзное совещание по иммунитету растений к вредным организмам (тез. докл.), Рига, 1986, 3, ч. 1, с. 181 - 183
15. Устойчивый к болезням исходный материал для селекции озимой пшеницы на юге Украины // II Международная конференция стран членов СЭВ по селекции и генетике зерновых культур, ЧССР, Прага-Рузине, 1986, с. 23-24 (в соавт.).
16. Сходство и различие специфической и неспецифической типов устойчивости и методы их выявления // "Физиолого-биохимические основы иммунитета к грибным болезням растений", Уфа, 1986, с. 86
17. Изучение возможности ранней диагностики горизонтальной устойчивости пшениц к возбудителю бурой ржавчины // "Физиолого-биохимические основы иммунитета к грибным болезням растений", Уфа, 1986, с. 113 (в соавт.).

18. Биохимическая оценка степени частичной устойчивости пшеницы к стеблевой и бурой ржавчине. (Методические рекомендации) // М., 1990 24 с. (в соавт.).

19. Влияние возделываемых сортов пшеницы на направление отбора генов вирулентности возбудителя бурой ржавчины // Биологические науки, 1991, N 1, с. 134 - 140 (в соавт.).

20. Methodological aspects of breeding for tolerance to *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* Rob. ex Desm. in wheat // Proc. Eighth Europ and Mediterr. Cere. Rusts and Mildew Conf., Munchen, 1992, (в соавт.).

21. Прогноз вредоносности комплекса болезней озимой пшеницы и объемов ожидаемых обработок посевов // Методические рекомендации, Москва, 1993 41 с. (в соавт.)

22. Полисахаридрасщепляющие ферменты, ассоциированные с клеточными стенками, и их возможное значение в возникновении восприимчивости и толерантности к ржавчинным грибам. // Микология и фитопатология, 1993, т. 27, вып. 3, с. 43-50 (в соавт.)

23. Латентный период развития возбудителя бурой ржавчины и его роль в оценке фитосанитарного состояния посевов пшеницы // Координационное совещание "Совершенствование контроля фитосанитарного состояния с/х культур с целью предотвращения вспышек массового развития развития болезней вредителей и сорняков", Москва, 1994, с. 120-122 (в соавт.)

Підп. до друку 12.04.94
Папір друк. № 3. Спосіб друку офсетний. Умови друк. арк. 204.
Умови фарбо-відб. 2.2. Обл.-вид. арк. 20.
Тираж 1000. Зам. № 4-1750.

Фірма «ВІПОЛ»
252151, Київ, вул. Волинська, 60.

3

462181

AB 29.776