

ХАСАНОВ Б.А.

**РЖАВЧИННЫЕ БОЛЕЗНИ ПШЕНИЦЫ В
УЗБЕКИСТАНЕ И БОРЬБА С НИМИ**

Ташкент - 2007

**ПРОЕКТ
«ПОВЫШЕНИЕ ПРОИЗВОДИТЕЛЬНОСТИ ЗЕРНОВЫХ КУЛЬТУР»**

**Агентство по реструктуризации сельскохозяйственных предприятий
При Министерстве сельского и водного хозяйства
Республики Узбекистан**

**Институт Генетики и экспериментальной биологии растений
Академии наук Республики Узбекистан**

**РЖАВЧИННЫЕ БОЛЕЗНИ ПШЕНИЦЫ В
УЗБЕКИСТАНЕ И БОРЬБА С НИМИ**

АННОТАЦИЯ

Настоящая публикация подготовлена и издана в рамках реализации Проекта «Повышение производительности зерновых культур» с участием Азиатского Банка Развития. Данный Проект реализуется Агентством по реструктуризации сельскохозяйственных предприятий при Министерстве сельского и водного хозяйства Республики Узбекистан в соответствии с Постановлением Кабинета Министров № 492 от 21.10.2004 года «О мерах по реализации проекта «Повышение производительности зерновых культур» с участием Азиатского Банка Развития».

Основной целью проекта является сохранение и стабилизация достигнутого в Республике объёма производства зерна, при постепенном сокращении площадей под зерновыми культурами за счёт повышения урожайности и качества зерна, внедрения комплекса мероприятий интенсивной технологии зерноводства, в частности, новых прогрессивных агротехнических мероприятий, применения удобрений, сбалансированных по питательным элементам, улучшения обеспеченности сельскохозяйственной техникой, обеспечения защиты посевов от вредных организмов, совершенствования деятельности селекционно-семеноводческой работы и создания консультационных служб и демонстрационных участков.

Известно, что для стабильного сохранения взятых темпов в выращивании богатых урожаев, требуется четкая организация эффективной защиты посевов пшеницы от болезней, частота встречаемости и интенсивность развития которых сильно возрастают при применении интенсивной технологии в зерноводстве. Самыми опасными из них являются жёлтая и бурая ржавчина, вызывающие в последнее время значительные потери зерна пшеницы. Один из субкомпонентов Проекта – «Оценка фитосанитарной обстановки на посевах пшеницы», направлен на решение задач, связанных с организацией защиты посевов от основных заболеваний этой культуры.

Приведенная в книге информация о биологии и экологии возбудителей, методах учёта и оценки вредоносности ржавчинных болезней, результатах научных исследований, проведённых в рамках Проекта, а также рекомендации по определению и практическому использованию разных типов устойчивости в селекции новых сортов пшеницы, и по мерам борьбы, предназначены помочь специалистам в научно-обоснованной организации защиты этой важнейшей с.х. культуры от ржавчинных болезней.

Автор: Хасанов Батыр Ачилович, д.б.н., проф.

Институт генетики и экспериментальной биологии растений АН РУ,
руководитель субкомпонента проекта

Данная книга обсуждена и одобрена на заседании учёного совета Института генетики и экспериментальной биологии растений Академии наук Республики Узбекистан (протокол № 8 от 29 мая 2007 г.)

Книга предназначена для селекционеров и семеноводов пшеницы, руководителей, агрономов, полевых обследователей, арендаторов, преподавателей высших и среднеспециальных учебных заведений, студентов, научных работников и широкой публики в целом.

Замечания и отзывы направлять по адресу:

Республика Узбекистан, Ташкентская область, Кибрайский р-н, 102151,
п/о Юкари-юз, Институт генетики и экспериментальной биологии растений АН Руз.

Тел.: 2642390, 2647646, факс 2642230, 2964999.

Эл. почта: batyr@xnet.uz и khasanov.batyr@gmail.com

СОДЕРЖАНИЕ

	Стр.
Введение	6
1. Общие сведения о ржавчинных болезнях зерновых	7
2. Цикл развития возбудителей бурой и жёлтой ржавчины пшеницы	9
3. Симптомы ржавчинных болезней пшеницы и морфология спор возбудителей	12
4. Влияние экологических факторов на заражение пшеницы и развитие ржавчинных болезней	15
5. Источники инфекции бурой и жёлтой ржавчины пшеницы	18
6. Вредоносность бурой и жёлтой ржавчины пшеницы и методы определения потерь урожая	21
7. Устойчивость пшеницы к бурой и жёлтой ржавчине	32
7.1. Специфические взаимодействия	34
7.2. Неспецифические взаимодействия	42
7.3. Обсуждение и сравнение типов устойчивости	47
8. Физиологические расы	40
8.1. Определение рас возбудителя бурой ржавчины	49
8.2. Определение рас возбудителя жёлтой ржавчины	52
9. Генетические основы устойчивости	60
10. Прогноз развития ржавчинных болезней	63
11. Меры борьбы с ржавчинными болезнями пшеницы	65
11.1. Организационно-хозяйственные и агротехнические меры борьбы	65
11.2. Генетико-селекционный метод борьбы	66
11.3. Химические меры борьбы	67
Список основных источников литературы	73
Приложение 1. Метеоданные 1999 эпифитотийного года	80
Приложение 2. Список фунгицидов, разрешенных к применению в Республике Узбекистан для защиты посевов пшеницы от ржавчинных и других заболеваний ...	84
Приложение 3. Толковый словарь специальных научных и технических терминов	86
Реферат (на узбекском, русском и английском языках)	91

ВВЕДЕНИЕ

Перед сельским хозяйством Узбекистана поставлена задача полного обеспечения населения собственным зерном. С этой целью за годы независимости страны проделана значительная работа. Наряду с хлопководством, зерноводство становится отраслью первостепенной важности, расширены площади под зерновыми культурами, улучшается семеноводство и совершенствуется агротехника. В 1999 году на поливных землях площадью более 1,0 млн. га собрано в среднем по 31,5 ц/га, в 2000 и 2001 гг. – 31,0 ц/га, в 2003 г. – 44,0 ц/га, а в 2004 – 42,8 ц/га зерна. Подрядчики и фермеры с отдельных полей собрали по 70-80, и даже по 90-100 ц/га урожая. В то же время для полного покрытия нужды населения своим зерном требуется дальнейшее значительное повышение урожайности и доведение её постепенно до 40-50 ц/га и более. Это возможно лишь при использовании современных интенсивных технологий растениеводства, предусматривающих насыщение севооборотов основными культурами (в данном случае зерновыми культурами, главным образом пшеницей), возделывание сортов интенсивного типа, отзывчивых на удобрения, внесение в поля высоких уровней удобрений, сбалансированных по содержанию элементов, применение почвозащитной технологии, высокая культура земледелия, качественное и своевременное выполнение агротехнических требований, в том числе использование для сева высококачественных семян, а также обеспечение надёжной защиты посевов и собранного урожая от вредных организмов.

Особое значение имеет защита посевов пшеницы от ржавчинных болезней из-за большой опасности, связанной с их способностью быстро распространяться на огромные территории и наносить большой вред урожаю. В течение последних десятилетий в мире достигнут значительный прогресс в борьбе с этими заболеваниями, в частности, с помощью селекции на устойчивость. Однако, из-за постоянной эволюции патогенов и появления их новых вирулентных рас чрезвычайная важность ржавчинных болезней в мире сохраняется. Поэтому при отсутствии постоянного их мониторинга и активных усилий с целью сохранения устойчивости и повышения её уровня, неизбежно возрождение этих болезней. В данной книге обобщен мировой опыт изучения бурой и жёлтой ржавчины пшеницы ведущими урединологами нашей страны, а также ближнего и дальнего зарубежья, приведены детальные сведения о биоэкологических особенностях, вредоносности, физиологических расах возбудителей, методах определения и использования различных типов устойчивости при селекции сортов на иммунитет, прогнозе болезней и мерах борьбы с ними применительно к условиям Узбекистана и всей Центральной Азии.

1. ОБЩИЕ СВЕДЕНИЯ О РЖАВЧИННЫХ БОЛЕЗНЯХ ЗЕРНОВЫХ КУЛЬТУР

Ржавчинные болезни зерновых культур, особенно пшеницы, являются чрезвычайно важными, наиболее вредоносными и опасными во многих частях мира. На зерновых культурах паразитируют 5 видов ржавчинных грибов (табл. 1), из которых в Узбекистане на пшенице встречаются в основном два – возбудители жёлтой (полосатой) и бурой (или листовой) ржавчины. З.А. Шаварина (38) отмечает, что по данным ГСУ (государственных сортоучастков) вспышки жёлтой ржавчины в Узбекистане и Таджикистане за 36 летний период (1940-1975 гг.) отмечались 17 раз, т.е. в среднем чаще одного раза в два года. По собранным нами неполным литературным данным (10, 26, 38 и др.), умеренные или сильные эпифитотии жёлтой ржавчины пшеницы в Узбекистане и других Центральноазиатских странах наблюдались в 1968, 1970, 1978, 1982 (локально в долине реки Сурхандарья) и 1999 гг., бурой – 1941, 1947, 1949, 1952, 1963, 1969, 1978, 1979 и 1981 гг. В остальные годы наблюдалось отсутствие этих болезней или депрессия в их развитии.

Третьим видом болезни – стеблевой (чёрной) ржавчиной – пшеница в нашей стране поражается крайне редко, лишь в предгорной и равнинно-холмистой зонах отдельных вилоятов, всегда в конце вегетации (конец мая - начало июня), с поражённостью посевов не более 1-5%. Такое слабое поражение не причиняет вреда пшенице (16). По этой причине в данной работе информация о стеблевой ржавчине пшеницы, кроме симптомов болезни, не приводится.

Таблица 1. Главные виды и специализированные формы возбудителей ржавчинных болезней зерновых культур (80,90)

Вид патогена	Специализированные формы (f.sp.)	Основное поражаемое растение-хозяин
<i>Puccinia graminis</i> Pers. – возбудитель стеблевой ржавчины злаков	<i>tritici</i>	Пшеница, тритикале, ячмень
	<i>secalis</i>	Рожь, ячмень
	<i>avenae</i>	Овес
<i>Puccinia triticina</i> Eriks. – возбудитель бурой ржавчины пшеницы	f.sp. не выделены	Пшеница, тритикале
<i>Puccinia striiformis</i> West. – возбудитель жёлтой ржавчины злаков	<i>tritici</i>	Пшеница, тритикале, ячмень
	<i>hordei</i>	Ячмень
<i>Puccinia anomala</i> Rostr. – возбудитель карликовой (листовой) ржавчины ячменя	неизвестны	Ячмень
<i>Puccinia coronata</i> Cda. – возбудитель корончатой ржавчины овса	неизвестны	Овес

Внутри каждого вида возбудителей ржавчины зерновых имеются так называемые «специализированные формы» (forma specialis, мн. ч. formae speciales, сокращенно f. sp.). Название f.sp. указывает на главное поражаемое растение-хозяин. Каждая такая форма

способна поражать несколько близкородственных видов злаков. Главные общепризнанные специализированные формы возбудителей ржавчины зерновых перечислены в таблице 1. В свою очередь, каждая специализированная форма состоит из разных физиологических рас, различающиеся друг от друга рядом физиологических и биохимических признаков, а также, что очень важно с практической точки зрения, способностью заражать лишь определенные сорта растения-хозяина.

2. ЦИКЛ РАЗВИТИЯ ВОЗБУДИТЕЛЕЙ БУРОЙ И ЖЁЛТОЙ РЖАВЧИНЫ ПШЕНИЦЫ

Ржавчинные грибы, поражающие хлебные злаки, могут развиваться по полному или неполному циклам. В полном цикле развития последовательно сменяются следующие пять типов спороношений:

- 0- пикноспоры, образуются в спермагониях (пикнидах) на промежуточном растении-хозяине. Эти гаплиодные споры самостоятельно не способны заражать растения, но участвуют в половом процессе и обеспечивают дикариотизацию мицелия;
- 1- эциоспоры, образуются в эциях на промежуточном растении-хозяине. Заражают хлебные и дикорастущие злаки;
- 2- урединиоспоры, образуются в урединиях на листьях (и других частях) хлебных и дикорастущих злаков (рис. 1, 2, 3); заражают эти злаки многократно и дают за вегетационный сезон несколько генераций;
- 3- телиоспоры, образуются в телиях на листьях (и других частях) хлебных злаков, обычно на месте бывших урединий (рис. 1, 2, 3);
- 4- базидиоспоры, образуются на базидиях, которые, в свою очередь, образуются на телиоспорах при их прорастании, заражают только промежуточное растение-хозяин.

Возбудитель бурой ржавчины – двудомный разнохозяйный вид с полным циклом развития (промежуточные хозяева – виды василистника, лещицы и др.), жёлтой – однохозяйный с неполным циклом. У последнего промежуточный хозяин не обнаружен¹. Хотя в некоторых странах бурая ржавчина может проходить весь цикл развития, в условиях Узбекистана оба возбудителя развиваются по неполному циклу, образуя только урединио- и телиоспоры. Последние не играют никакой роли в развитии или возобновлении заболеваний. Важное значение имеют лишь урединиоспоры, с помощью которых происходит первичное и последующее заражения растений, распространение заболевания на посевах, а также урединиомицелий, посредством которого может быть обеспечена перезимовка возбудителей бурой и жёлтой ржавчины на посевах пшеницы и дикорастущих злаках (10, 32, 38, 39) (см. также раздел 5).

¹ *Примечание.* По последним данным промежуточными хозяевами возбудителя жёлтой ржавчины являются виды барбариса (Jin Y., Szabo L., Carson M. Century-old mystery of *Puccinia striiformis* life history solved with the identification of *Berberis* as an alternative host. *Phytopathology*, 2010, v. 100, No. 5, pp. 432-435.).

**а****б****в****г**

Рис. 1. Жёлтая ржавчина злаков: **а, б, в**- урединии на листьях пшеницы (начальные и последующие фазы развития болезни) (Интернет); **г** - урединиоспоры (~400х) (80).

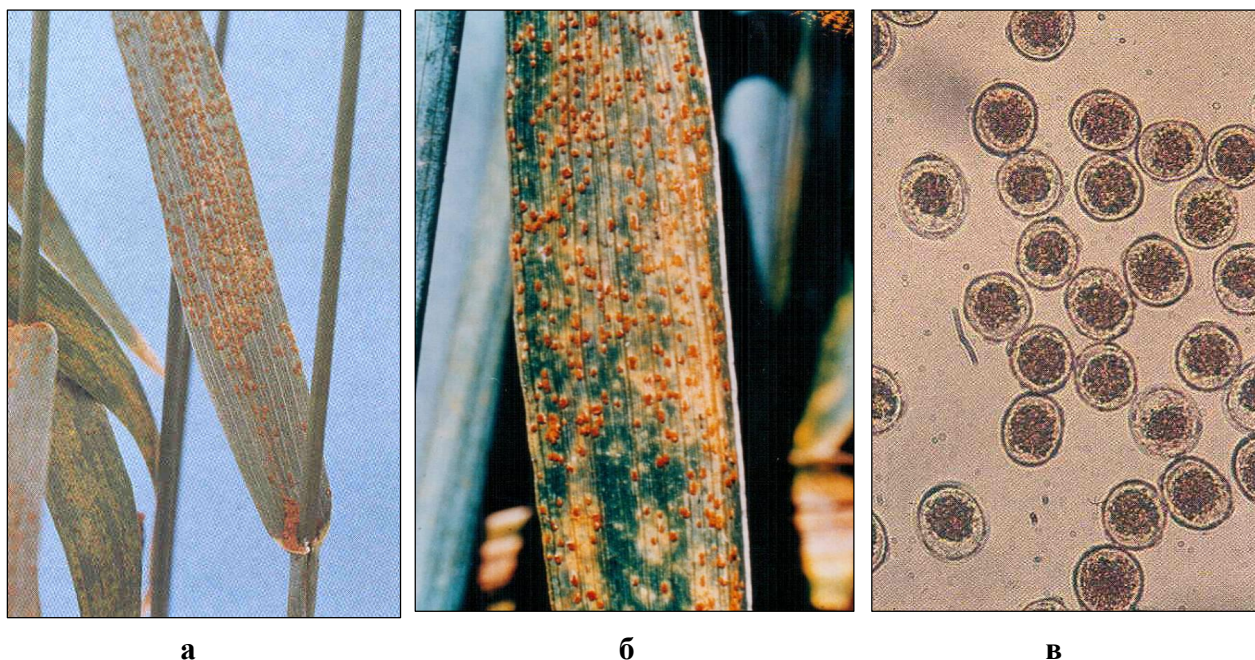


Рис. 2. Бурая ржавчина пшеницы: **а, б**- урединии на листьях (при разных увеличениях) (Интернет); **в**- урединиоспоры (~350х) (80).

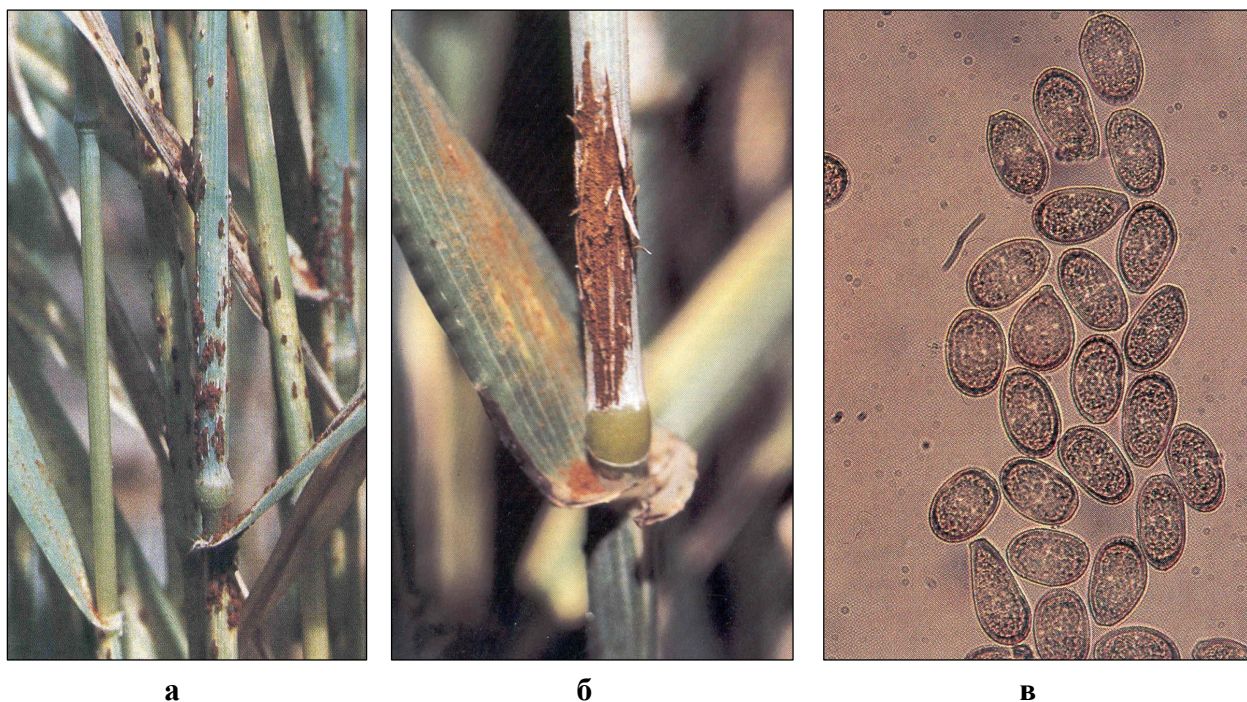


Рис. 3. Стеблевая ржавчина злаков: **а, б**- урединии на стеблях пшеницы (при разных увеличениях) (Интернет); **в**- урединиоспоры (~350х) (80).

3. СИМПТОМЫ РЖАВЧИННЫХ БОЛЕЗНЕЙ ПШЕНИЦЫ И МОРФОЛОГИЯ СПОР ВОЗБУДИТЕЛЕЙ

Сравнительные описания симптомов ржавчин пшеницы и спор их возбудителей приведены в таблице 2.

Жёлтая ржавчина (рис. 1) поражает листья, иногда листовые влагалища, колосковые чешуйки, ости и зерно. В отличие от бурой и стеблевой ржавчины, жёлтая ржавчина развивается местно-диффузно, образуя на листьях ярко-желтые, разной длины строчки и полосы урединий (уредопустул). Они на верхней поверхности листьев располагаются значительно плотнее, чем на нижней. В урединиях развивается пылевидная масса урединиоспор, разрывающие эпидермис. В конце сезона на поражённых листьях под эпидермисом образуются темно-бурые до черных, продолговатые или в виде коротких полосок, телии (телейтопустулы), содержащие телиоспоры.

Бурая ржавчина (рис. 2) поражает листья, иногда листовые влагалища. На верхней, в меньшей степени нижней поверхности листьев образуются беспорядочно разбросанные по листовой пластинке овально-округлые, округлые, желтовато-бурые урединии. Внутри них образуется пылевидная жёлто-бурая масса урединиоспор. В конце вегетации или при наступлении неблагоприятных условий погоды, на поражённых стареющих листьях (и листовых влагалищах) образуются телии. Они чёрные, продолговатые, покрытые эпидермисом, с глянцевым оттенком, содержат телиоспоры.

Стеблевая ржавчина (рис. 3) поражает стебли, листовые влагалища, реже листья (обе поверхности), колосковые чешуйки и ости. Урединии, образующиеся на поражённых органах, продолговатые, в виде коротких полосок или эллипсоидальные, сливающиеся, на листьях всходов почти ромбовидные, заполненные кирпично-красной или красновато-бурой пылевидной массой урединиоспор. К концу вегетации на месте урединий образуются телии. Они под эпидермисом, чёрные, выпуклые, содержат телиоспоры (28, 32, 80, 89, 90, 97).

Таблица 2. Симптомы ржавчинных болезней пшеницы и морфология спор их возбудителей (28, 32, 33, 80, 90, 97)

Признаки болезней и органов спороношения их возбудителей	Жёлтая ржавчина	Бурая ржавчина	Стеблевая ржавчина
Поражаемые органы	Листья, иногда листовые влагалища, при сильном развитии болезни – колосковые чешуйки, ости и зерно	Листья, реже листовые влагалища	Стебли, листовые влагалища, реже листья, колосковые чешуйки и ости
Тип поражения	Местно-диффузный (системный), в поражённой ткани листьев мицелий растёт в длину, образуя строчки или полосы, состоящие из многих урединий	Локальный, мицелий в поражённой ткани далеко не распространяется и образует обычно одну урединию с кучкой близко расположенных мелких урединий вокруг	Локальный
Расположение урединий на поражённых органах	В виде правильных полосок, расположенных между жилками, на обеих поверхностях листьев	Беспорядочно разбросанные на верхней, реже на нижней поверхности листьев	Беспорядочно разбросанные, на стеблях при слиянии в виде полос
Форма, окраска и размеры урединий	Продолговатые до почти округлых, лимонно-желтые, размеры 0,3-2,5x0,2-0,5 мм	Овально-округлые до округлых, желтовато-бурые, 0,5-2,0 мм в диам.	Продолговатые, в виде коротких полосок, эллипсоидальные, сливающиеся (на листьях всходов часто ромбовидные), красновато-бурые, размеры 0,3-32,0x0,3-0,5 мм
Форма, окраска и размеры урединиоспор	Более-менее округлые, жёлто-бурые, 15-34 мкм в диам.	Более-менее округлые до широкоовальных, жёлто-бурые, 17-29 мкм в диам.	Узкоэллипсоидальные или узкоовальные, красновато- или желтовато-бурые, размеры 21-40x11-22 мкм

4. ВЛИЯНИЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИХ ФАКТОРОВ НА ЗАРАЖЕНИЕ ПШЕНИЦЫ И РАЗВИТИЕ РЖАВЧИННЫХ БОЛЕЗНЕЙ

Эпифитотии, или массовые заболевания растений, возникают только при сочетании определенных условий. Возможность массового поражения посевов пшеницы ржавчинными заболеваниями определяется наличием инфекционного начала возбудителя (источников инфекции), степенью восприимчивости районированных в данной зоне сортов, сроком первичного заражения растений и условиями погоды в течение вегетационного периода (28).

Главнейшие факторы погоды, определяющие развитие ржавчинных грибов – влажность и температура воздуха. Урединиоспоры, попав на листья и другие зелёные части пшеницы, чтобы вызвать заражение, должны сначала прорасти. Прорастание спор гриба и заражение протекают только при наличии на растениях капельно-жидкой влаги (росы или капель дождя) и соответствующей температуры воздуха (28). Бурая ржавчина пшеницы развивается быстро при температурах от 10 до 30°C и встречается в каких-либо количествах везде, где возделывается эта культура. В отличие от нее жёлтая ржавчина распространена в странах и регионах с прохладным климатом или в прохладные годы. Требования этих болезней к экологическим факторам суммированы в таблице 3. В то же время в отличие от данных, приведенных в таблице, ряд других авторов указывают на требование возбудителем жёлтой ржавчины более высоких температур для заражения пшеницы и диффузного развития в тканях: оптимум 14-20°C, минимум 5-7°C и максимум 26°C (8, 9, 13, 63).

В зависимости от температуры воздуха **латентный** (называемый также инкубационным или скрытым) период, т.е. время от внедрения возбудителя заболевания в ткань растения-хозяина до проявления первых внешних симптомов, для обоих видов ржавчины составляет от 5-6 до 26 дней и более (8, 32, 90) (рис. 4). В связи с тем, что в полевых условиях оптимальная температура наблюдается не постоянно, обычно развитие каждой новой генерации возбудителей ржавчины происходит один раз за 8-12 (в среднем около 10) дней.

Спорулирующие на листьях урединии жёлтой ржавчины в зимний период погибают при -4°C ; однако, неспорулирующий мицелий в ткани бессимптомно поражённого листа сохраняется и при более низких температурах, если только лист остается живым (94). Так, *P. striiformis* сохранял жизнеспособность в листьях пшеницы после 4-дневного пребывания при $-17,8^{\circ}\text{C}$ (56); есть сообщение, что латентная инфекция этого патогена выдерживала температуру в -29°C (56). В условиях Европы латентный период возбудителя жёлтой ржавчины зимой может превышать 188 дней (94). Весной при достижении дневной температуры в 5°C латентная инфекция возобновляет споруляцию (95). Как установлено в Голландии, если условия окружающей среды весной благоприятны для жёлтой ржавчины, развитие из перезимовавшей латентной инфекции всего одной урединии на гектар посева пшеницы может вызвать эпифитотийное развитие заболевания (95).

Таблица 3. Требования ржавчинных болезней пшеницы к условиям окружающей среды (8, 9, 32, 80, 90)

Стадия развития возбудителя ржавчины	Температура, °С			Влияние освещения (света)	Необходимость свободной капельной влаги (роса, дождь)
	Минимум	Оптимум	Максимум		
Бурая ржавчина					
Прорастание урединиоспор	2	15-25	31-32	слабое	необходима
Рост ростковой трубки	5	15-25	31	слабое	необходима
Развитие апрессория		15-25		нет	необходима
Внедрение в ткани	10	20-25	31	нет	необходима
Рост в тканях	2	25	35	сильное	не необходима
Образование новых урединиоспор	10	25	35	сильное	не необходима
Жёлтая ржавчина					
Прорастание урединиоспор*	0-1	7-15	23-26	слабое	необходима
Рост ростковой трубки		10-15		слабое	необходима
Развитие апрессория	не образуется				
Внедрение в ткани	2	8-13	23	слабое	необходима
Местно-диффузный рост в тканях**	3	12-15	20	сильное	не необходима
Образование новых урединиоспор*	5	12-15	20	сильное	не необходима

* По данным Абиева (1) оптимум составляет 14-16°С, максимум 25°С.

** По данным Койшибаева (16) оптимум составляет 15-17°С, максимум 21°С.

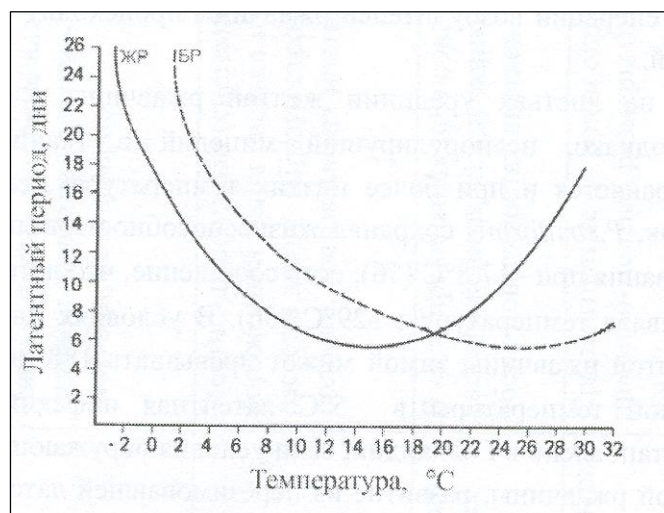


Рис. 4. Латентный период первичной инфекции жёлтой (ЖР) и бурой (БР) ржавчин при различных температурах (90).

Важным фактором является также освещение, от интенсивности которого зависит скорость диффузного развития возбудителя жёлтой ржавчины, длина латентного периода, тип инфекции и восприимчивость сортов пшеницы (8, 14, 85, 87). Так, сообщают, что наиболее восприимчивый тип реакции пшеницы сорта Мингечаур наблюдался при освещении в 30-40 клк (8), а наивысшая скорость роста мицелия возбудителя в ткани листьев пшеницы – при интенсивности света в 13,5 клк (14).

В ряде регионов мира ржавчинные болезни на посевах зерновых культур развиваются ежегодно и наносят большой урон урожаю. В отношении бурой ржавчины пшеницы к таким регионам относятся Северная Африка, Юго-Восточная Азия, Восточная Европа, Северная и Южная Америка, в отношении жёлтой ржавчины – Восточная Африка, Дальний Восток, Западная Азия и Западная Европа (80,90). В остальных регионах мира, где условия окружающей среды маргинальны (пограничны) между благоприятными и неблагоприятными для ржавчинных болезней, их сильное развитие наблюдается лишь при наличии следующих факторов (80):

- ◆ наступление необычно благоприятных для болезней погодных условий;
- ◆ возделывание восприимчивых сортов;
- ◆ наличие источника инфекции;
- ◆ применение благоприятных для болезней агротехнических приёмов.

В Узбекистане, который входит в число регионов с маргинальными условиями, бурая ржавчина пшеницы встречается почти ежегодно, но, как правило, в конце вегетации, и, поэтому, обычно не вызывает значительных потерь урожая. Однако, в годы с необычно влажной и теплой весной, при более раннем появлении и интенсивном развитии болезни недобор урожая может быть более значительным (см. раздел б). Установлено, что такое сильное развитие бурой ржавчины пшеницы наблюдается в предгорной и горной зонах один раз в 2-4 года, равнинной – 5-6 лет и пустынной – 8-9 лет (10).

В отношении жёлтой ржавчины Узбекистан входит в число стран, где заболевание может развиваться в сильной степени один раз в несколько лет (38) или лишь в его отдельных регионах, при возделывании восприимчивых сортов, вызывая при этом большие потери урожая (до 30-50%). А.А. Чумаков (35) сообщал, что ощутимые потери урожая пшеницы от этой болезни наблюдаются в предгорных районах Центральной Азии в среднем раз в 2 года. Однако в настоящее время, в связи с резким увеличением в последние годы площадей возделывания пшеницы на поливных землях, наблюдается развитие жёлтой и бурой ржавчины на посевах восприимчивых сортов с большей частотой (ежегодно в отдельных районах) и значительной вредоносностью (39).

Агрометеорологическая информация (данные по температуре, влажности и осадкам) является одним из главнейших факторов, используемых для постановки сезонного и краткосрочного прогнозов ржавчинных болезней (см. раздел 10).

5. Источники инфекции бурой и жёлтой ржавчины пшеницы

Встречаются три основных типа источников инфекции ржавчинных болезней пшеницы (80):

1. Альтернативное (промежуточное) растение-хозяин.
2. Экзогенный инокулюм – урениоспоры неместного (экзогенного) происхождения.
3. Эндогенный инокулюм – урениоспоры местного (эндогенного) происхождения.

В зависимости от происхождения инфекции эпифитотии ржавчинных болезней можно подразделять на два типа – экзофитотии и энфитотии. Энфитотии – это массовые вспышки болезней, возникающие от местного (эндогенного), из года в год присутствующего в определенном районе, источника инфекции. Экзофитотии – вспышки болезней, вызванные неместным источником инфекции (28).

Альтернативный хозяин у видов ржавчин, встречающихся в Узбекистане, не имеется (жёлтая) или не имеет никакого значения в качестве источника инфекции (бурая).

Экзогенный инокулюм – главный источник инфекции в регионах, где экологические условия чрезвычайно неблагоприятны для сохранения возбудителей ржавчины. Экзогенный инокулюм переносится движением воздушных масс и осаждается на землю каплями дождя. В азиатской части северного полушария Земли перенос урениоспор экзогенного происхождения по воздуху в течение вегетационного периода происходит обычно в направлении с запада на восток, но на это влияют географические особенности и сезон (81).

Экзогенная инфекция приводит к развитию ржавчинных болезней характерным образом, что может помочь определить её экзогенность (80). Как правило, первичный инокулюм оседает на вновь появляющиеся ткани. Поэтому при обследовании посевов самые старые уренинии, появившиеся в результате первичного заражения пшеницы экзогенными урениоспорами, находят на одном и том же ярусе. Однако эти уренинии, в связи с ростом растений в течение латентного периода, появляются не в самой верхней части растений. Вторичные инфекции появляются на том же ярусе или слегка выше или ниже первичных урениний. В целом, на большой территории первичные инфекции встречаются в виде очагов или очажков. При экстремальных для патогена условиях погоды, эти очаги встречаются лишь в определённых экологических нишах. Характер произвольного распространения экзогенного инокулюма обуславливается распространением спор по всему пути при переносе по воздуху и их осадением дождевыми каплями.

Для определения экзогенного инокулюма используют делянки-ловушки, засеваемые восприимчивым и адаптированным к местным условиям сортом пшеницы, который необходимо высевать рано. Размер делянки должен быть 15 кв.м, однако, более крупные делянки (до 60 кв.м и более) позволяют определить наличие и небольших количеств экзогенной инфекции или при менее благоприятных условиях погоды. Междурядья в делянках должны составлять не менее 30 см (95).

В целом доказать экзогенность инфекции трудно. Для этого необходимо изучить приведенные ниже 10 критериев, которые должны коррелировать (80):

- ◆ Фенология посевов в регионе-источнике.
- ◆ Фенология ржавчины в регионе-источнике.
- ◆ Условия погоды в регионе-источнике.
- ◆ Наличие траектории воздушных течений из региона-источника в изучаемый регион.
- ◆ Наличие урединиоспор в воздухе в промежутке между регионом-источником и изучаемым регионом.
- ◆ Данные по улавливанию спор в изучаемом регионе.
- ◆ Погодные условия в изучаемом регионе.
- ◆ Фенология посевов в изучаемом регионе.
- ◆ Фенология ржавчины в изучаемом регионе.
- ◆ Сходство фенотипов (рас) в регионе-источнике и изучаемом регионе.

Для условий Узбекистана наличие экзогенной инфекции бурой и жёлтой ржавчины пшеницы неизвестно. Доказано, что причиной развития на посевах этих заболеваний является эндогенный инокулюм (10, 26, 38, 39).

Эндогенный инокулюм. Большинство эпифитотий ржавчинных болезней являются энфитотиями и обуславливаются наличием эндогенных источников инфекции (80). Как установили Цадокс и Боумэн (95), единственной перезимовавшей урединии жёлтой ржавчины на гектар посева пшеницы может быть достаточно для возникновения опустошительной энфитотии.

Зараженные растительные остатки пшеницы в условиях Узбекистана (и Центральной Азии) не являются источником инфекции бурой и жёлтой ржавчины, так как имеющиеся на них урединиоспоры полностью погибают в течение летнего периода. Патогены не сохраняются летом и на растениях самосева пшеницы. Единственными резерваторами этих болезней в летний период являются вегетирующие в горах и предгорьях дикорастущие злаки – виды эгилопса, пырея, костра, полевицы, вейника и другие для бурой, виды эгилопса, пырея, плевела, лентоостника, ежа сборная и другие – для жёлтой ржавчины (10, 38). Установлено, что возбудитель бурой ржавчины способен заражать более 110 видов (19, 26), а жёлтой – более 40 видов дикорастущих злаков (19, 26, 33, 38, 46, 91). Весной для отрастающих всходов озимой пшеницы эти дикорастущие злаки не являются источником инфекции, так как урединиоспоры на них созревают поздно (в мае-июне).

Эндогенным источником первичной инфекции бурой и жёлтой ржавчины в Узбекистане являются урединиоспоры, образующиеся на дикорастущих злаках в горной и предгорной зонах (16, 26, 32, 38, 39). Осенью они ветром переносятся на появившиеся всходы озимой пшеницы и заражают их. Возбудители болезней зимуют в листьях всходов в урединиостадии с помощью латентного или спорноносщего мицелия. Весной при наступлении благоприятных температурных условий на листьях всходов проявляются урединии из латентного мицелия. Образовавшиеся в них урединиоспоры распространяются по воздуху и заражают новые ткани листьев пшеницы, на которых, по истечении латентного периода, проявляются урединии второй генерации, затем, таким же образом, последующих генераций и т.д. Если рядом с озимыми находятся яровые посевы, инфекция весной распространяется и на них.

Эндогенный инокулюм имеет следующие признаки (80): самые старые инфекции (т.е. первые урединии) обычно располагаются на низком ярусе (2-3 см от поверхности земли); поля с более ранними посевами обычно поражаются сильнее и содержат больше очагов; впоследствии болезнь распространяется равномерно по горизонтали и вертикали и достигает верхних ярусов.

6. ВРЕДНОСНОСТЬ БУРОЙ И ЖЁЛТОЙ РЖАВЧИНЫ ПШЕНИЦЫ И МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПОТЕРЬ УРОЖАЯ

Вредоносность ржавчинных болезней пшеницы и размеры вызываемых ими потерь урожая зависят от ряда факторов, в том числе от срока первичного поражения (т.е. фазы развития пшеницы, когда началось заболевание), интенсивности развития болезни, погодных условий вегетационного периода и уровня устойчивости или толерантности сорта.

Точное определение фазы развития пшеницы имеет важное значение не только при изучении вредоносности ржавчинных (и других) болезней, но и при проведении фенологических учётов, исследовании симптомов, постановке прогноза развития заболеваний и т. д. В этих целях исследователями составлены различные шкалы. Описание трёх наиболее популярных из них (48, 80,90,96) приведено в таблице 4. Нами в данной работе использована десятичная шкала Цадокса с соавторами (96), являющаяся одной из наиболее подробных и широко используемых (рис. 5, табл. 4.).

При поражении ржавчинными болезнями могут наблюдаться следующие нарушения нормального развития растений пшеницы (1, 8, 9, 10, 11, 12, 38, 90) :

- ◆ уменьшение фотосинтеза;
- ◆ ослабление корневой системы и способности усваивать питательные вещества и воду;
- ◆ усиление транспирации;
- ◆ снижение роста растений;
- ◆ уменьшение диаметра стебля и его устойчивости к поломке и полеганию;
- ◆ уменьшение количества цветков и количества зёрен в колосе;
- ◆ уменьшение абсолютного веса зёрен (щуплость зёрен);
- ◆ иногда – уменьшение количества продуктивных стеблей;
- ◆ при сильном поражении – прекращение роста растений, фотосинтеза и их гибель;
- ◆ снижение общего урожая зерна;
- ◆ снижение урожая соломы.

Всё вышесказанное относится к прямым потерям. Косвенные потери включают потери щуплого зерна при уборке урожая (особенно механической), осложнения со сбором урожая полегших и низкорослых растений, снижение качества (содержания белка) и рыночной стоимости зерна.

Экспериментальное определение вредоносности ржавчинных заболеваний и величины вызываемых ими потерь урожая зерна проводят сравнением заражённых и незаражённых ржавчиной растений. Для этого находят поля, на которых наблюдается раннее (фазы между 37 и 59 по шкале Цадокса – см. табл. 4 и рис. 5) естественное развитие бурой или жёлтой ржавчины. На поле разбивают 8 делянок, каждая по 100 кв. м (10x10 м). Из них в шахматном порядке отбирают 4 делянки, которые защищают от болезни одно- или двукратным опрыскиванием одним из эффективных фунгицидов (см приложение 2). Таким способом растения на 4 делянках содержатся свободными от ржавчины, тогда как на остальных четырех, при благоприятных условиях погоды, болезнь будет развиваться в сильной степени. В день разбивки делянок (до обработки

растений фунгицидами), затем через каждые 7-10 дней проводят учёты болезни. При этом в каждой из делянок определяют распространённость болезни (%) подсчетом числа больных растений и интенсивность (степень) поражения листьев (%). Последнюю определяют по модифицированной шкале Кобба (часто называемой также шкалой Питерсона и др.) (75) для бурой ржавчины и шкале Маннерса (67) – для жёлтой (рис. 6 и 7). Оба вида ржавчины учитывают по главному стеблю пшеницы. В каждой пробе учитывают 10 стеблей. При этом запись поражённости ведут по ярусам (каждого листа), начиная сверху. Листья, которые оказываются засохшими более чем наполовину, не принимают в расчет при вычислении средней поражённости растения (31) (табл. 5). После определения поражённости растений в пробах, вычисляют среднюю поражённость растений в делянке. В конце сезона, после последнего учёта, определяют динамику развития болезни по фенофазам (по датам учётов) в защищенных и незащищенных фунгицидами делянках.

При поражении чешуек, колоса и зерна жёлтой ржавчиной можно использовать следующую шкалу (8): 0- нет поражения; 1- поражены единичные колосковые чешуйки; 2- поражено около 1/3 колоса; единичное поражение зёрен; 3- поражено около 1/2 колоса или зёрен в колосе; 4- поражены почти все колосковые чешуйки или зёрна в колосе.

По созревании пшеницы с каждой из делянок отдельно отбирают репрезентативные количества проб урожая (например, 10 проб с делянки, каждая с 1 кв. м, в шахматном порядке). Подсчитывают количество продуктивных стеблей, обмолачивают урожай и определяют массу 1000 семян, вес зерна с 1 колоса и вес зерна с каждой делянки или её определенной площади. Потери урожая рассчитывают по формуле:

$$y = \frac{A - a}{A} \cdot 100,$$

где y- потери урожая, %; A- урожай с защищённой делянки (г/кв. м или ц/га); a- урожай с незащищённой делянки (г/кв. м или ц/га).

Для проведения таких опытов по потерям урожая возможно использование делянок и с меньшей площадью, состоящих, по крайней мере, из 4 рядов длиной по 5 м, в 4 повторностях. Для определения урожая используют только 2 средних ряда, при этом крайние 0,3 м с обоих концов делянки не убирают. Однако, с уменьшением размера делянки с 10х10 м до 5х2 м снижается и достоверность полученных результатов. Точность оценки снижается также при величинах потерь урожая менее 10% (80).

Таблица 4. Шкалы, используемые для обозначения стадий (фаз) развития зерновых культур

Десятичная шкала Цадокса с соавт. (96)		Коды по шкалам	
Код	Стадия (фаза) развития зерновой культуры	Фикеса (48)	Роумига (цит. по 80)
	Прорастание		
00	Семя сухое	-	-
01	Начало набухания	-	-
03	Набухание завершилось	-	-
05	Из семени появился корешок	-	-
07	Из семени появился coleoptile	-	-
09	На кончике coleoptile появился листок	1	-
	Рост всходов		
10	Первый лист выходит из coleoptile	1	1
11	Первый лист развернут; второй лист на более 1 см длины	-	1
12	2 листа развернуты	-	-
13	3 листа развернуты	-	-
14	4 листа развернуты	-	-
15	5 листьев развернуты	-	-
16	6 листьев развернуты	-	-
17	7 листьев развернуты	-	-
18	8 листьев развернуты	-	-
19	9 и более листьев развернуты	-	-
*	Кушение	2	-
20	Есть лишь главный стебель	3	2
21	Есть главный стебель и 1 побег	3	2
22	Есть главный стебель и 2 побега	3	-
23	Есть главный стебель и 3 побега	3	-
24	Есть главный стебель и 4 побега	3	-
25	Есть главный стебель и 5 побегов	3	-
26	Есть главный стебель и 6 побегов	3	-
27	Есть главный стебель и 7 побегов	3	-
28	Есть главный стебель и 8 побегов	3	-
29	Есть главный стебель и 9 и более побегов	3	3
	Удлинение (рост) стебля		
30	Появился ложный стебель (только для озимых посевов)	4-5	4-5
31	1й узел заметен	6	6
32	2й узел заметен		
33	3й узел заметен	-	-
34	4й узел заметен	-	-
35	5 узел заметен	-	-
36	6й узел заметен	-	-
37	Флаговый лист едва заметен	8	8
39	Язычок (чехлик) флагового листа едва заметен	9	9
	Трубкование (выход в трубку)		
41	Обертка флагового листа растянута (начало трубкования)	10	-
43	Трубки чуть заметно утолщены (середина трубкования)	10	10
45	Трубки утолщены (поздняя фаза трубкования)	10	10

Десятичная шкала Цадокса с соавт. (96)		Коды по шкалам	
Код	Стадия (фаза) развития зерновой культуры	Фикеса (48)	Роумига (цит. по 80)
47	Обёртка (влагалище) флагового листа открыта	10.1	-
49	Видны первые ости (лишь у остистых форм)	10.1	11
	Появление соцветия (колошение)		
51	Первый колосок колоса едва заметен	10.1	-
53	¼ колоса появилась	10.2	12
55	½ колоса появилась	10.3	13
57	¾ колоса появилась	10.4	14
59	Выход колоса завершен	10.5	15
	Цветение		
61	Начало фазы цветения	10.5.1	16
65	Середина фазы цветения	-	17
69	Цветение закончилось	10.5.3	18
	Образование зёрен		
-	Зерна в середине колоса достигли 1/8 своего размера	-	19
-	Зерна в середине колоса достигли ¼ своего размера	-	20
-	Зерна в середине колоса достигли ½ своего размера	-	21
-	Зерна в середине колоса достигли ¾ своего размера	-	22
	Молочная спелость зерна		
71	Водяная спелость зерна	10.5.4	23
73	Начало фазы молочная спелость зерна	11.1	24
75	Середина фазы молочная спелость зерна	11.1	25
77	Поздняя молочная спелость зерна	11.1	26
	Восковая спелость		
83	Начало фазы восковая спелость зерна	11.2	27
85	Мягкая восковая спелость зерна (отпечаток ногтя пальца не остаётся)	11.2	28
87	Твердая восковая спелость зерна (отпечаток ногтя пальца остаётся, колос теряет хлорофилл)	11.2	29
	Созревание		
** 91	Зерно твердое (трудно раздробить ногтем большого пальца)	11.3	29
***92	Зерно твердое (невозможно раздробить ногтем большого пальца)	11.4	30
93	Зерна в колосе в дневное время расшатываются	-	-
94	Перезрелость, соломина высохла и стала хрупкой	-	-
95	Семена впали в покой	-	-
96	Семена жизнеспособны и дают 50 %-ное прорастание	-	-
97	Семена непокоящиеся	-	-
98	Семена впали в покой вторично	-	-
99	Вторичный покой теряется	-	-

* Коды раздела «Кушение» могут быть использованы для дополнения кодов других разделов таблицы (могут быть использованы совместно).

** Спелость для клейковины (содержание влаги около 16 %). Хлорофилл в колосе большей частью утерян.

*** Спелость для комбайнной уборки (содержание влаги 16 %).

Примечание: см. иллюстрации на рис. 5.

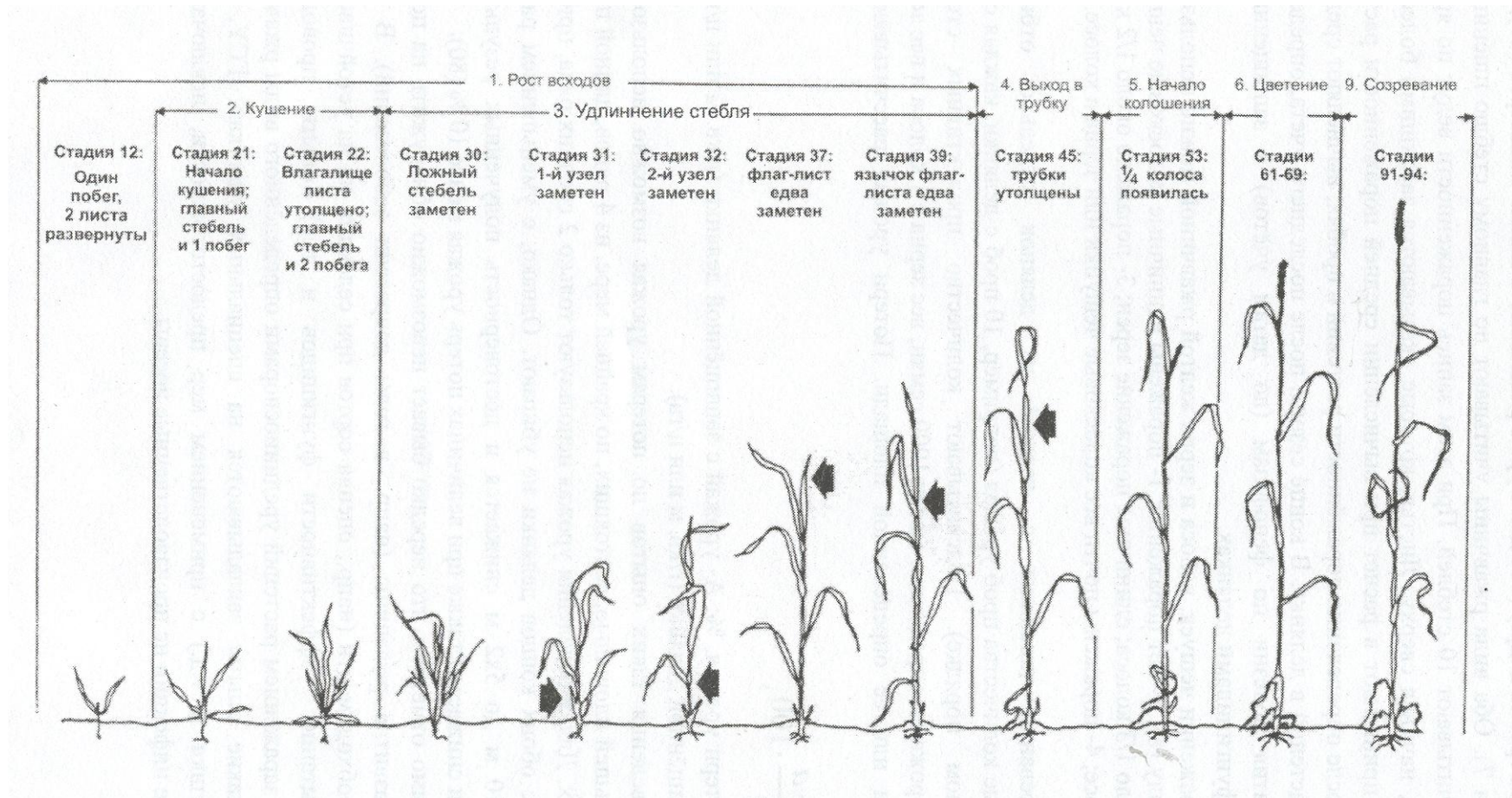


Рис. 5. Иллюстрации к десятичной шкале Цадокса с соавторами (96) стадий (фаз) развития зерновых культур (см. табл. 4)

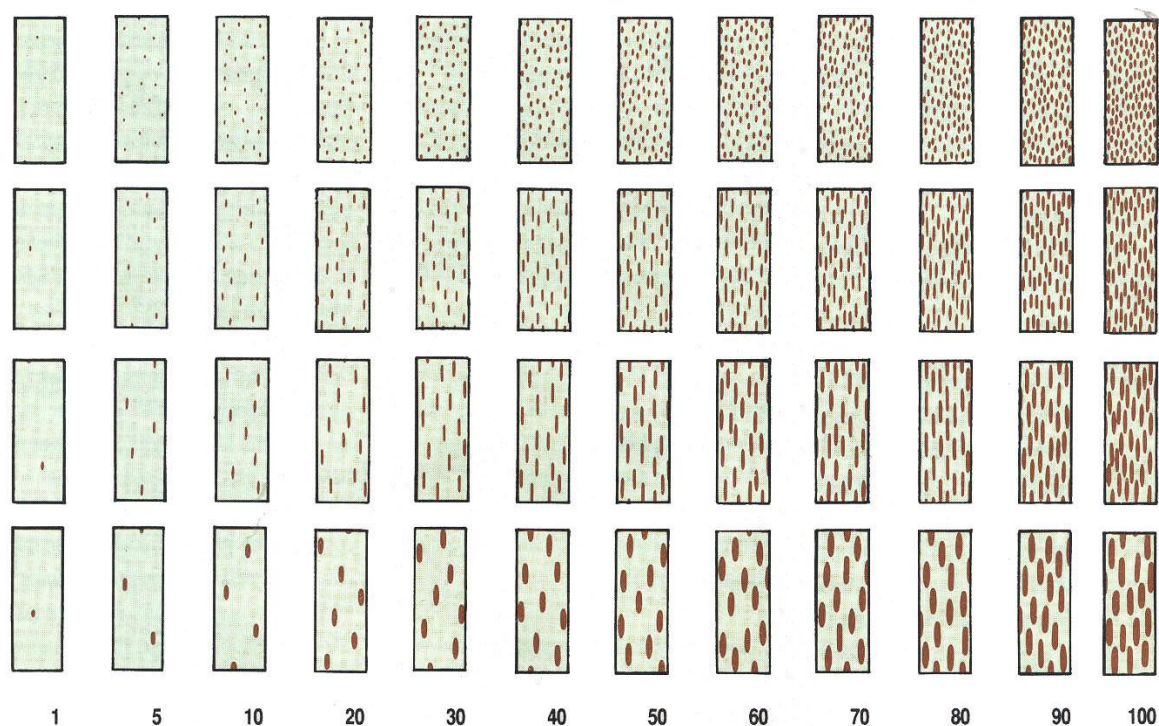


Рис. 6. Модифицированная Питерсоном и др. (75) шкала Кобба для определения интенсивности поражения листьев злаков бурой ржавчиной (%) при различных размерах урединий.

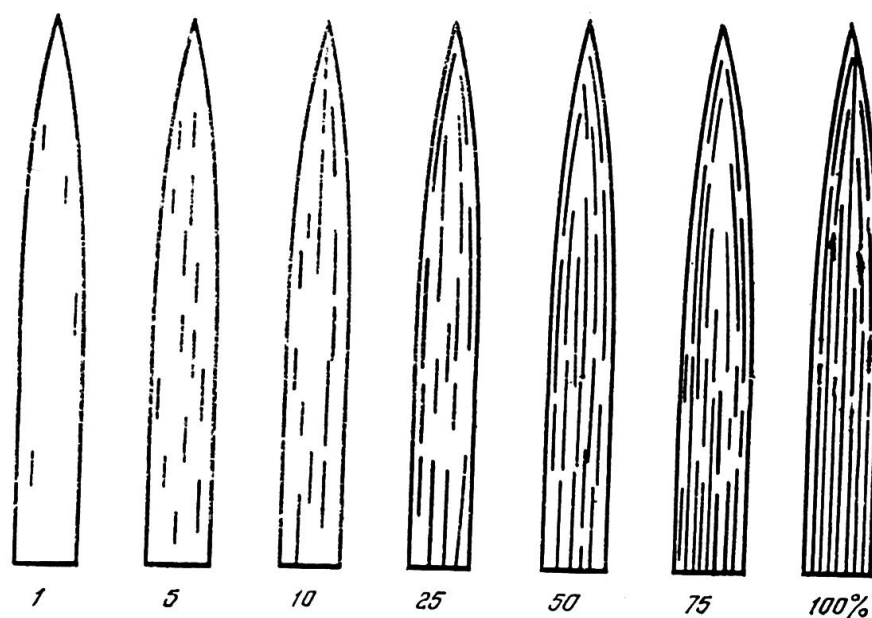


Рис. 7. Шкала Маннерса (67) для определения степени поражённости листьев злаков жёлтой ржавчиной (%).

Таблица 5. Пример записи первичных данных по интенсивности поражения листьев бурой или жёлтой ржавчиной

1	Дата обследования
2	Область, район, хозяйство, бригада и т.д.
3	Название сорта пшеницы
4	Фаза развития растений
5	Площадь поля
6	Вид ржавчины, обнаруженный на посевах
7	Заметка о наличии других болезней, повреждений насекомыми, гербицидами и другая необходимая информация

Порядок стеблей (растений)	Интенсивность поражения листьев, %				Среднее поражение листьев растений, %
	1й (флаго-вый) лист	2й лист сверху	3й лист сверху	4й лист сверху	
1	-	0	5	40	45:3=15,0
2	-	0	15	40	55:3=18,3
3	0	5	10	60	75:4=18,7
4	-	0	10	30	40:3=13,3
5	0	10	25	40	75:4=18,7
6	-	10	15	20	45:3=15,0
7	1	5	5	25	36:4=9,0
8	0	10	0	60	70:4=17,5
9	1	30	50	80	161:4=40,3
10	-	30	30	50	110:3=36,7
Среднее	712 : 35 = 20,3				(15,0 + 18,3 + 18,7 + 13,3 + 18,7 + 15,0 + 9,0 + 17,5 + 40,3 + 36,7) : 10 = 20,3%

Распространённость болезни в пробе – 100 % (поражён по меньшей мере один лист на каждом из просмотренных растений).

Средняя поражённость листьев в пробе (можно рассчитать двумя способами) = 20,3%.

Необходимо отметить, что нередко бывает невозможно обнаружить на посевах естественное развитие ржавчины (напр., в годы депрессии заболеваний). В таких случаях, при необходимости (напр., при оценке сортов при селекции их на устойчивость к болезням, испытание эффективности фунгицидов и т. д.), опыты проводят с искусственным заражением растений урениоспорами определённого вида ржавчины. Как правило такие опыты закладываются на специальных участках (ГСУ, ГСС, питомники-ловушки и т.д.) с применением мер предосторожности, исключающих распространение инфекции на производственные посевы.

В случае широкого распространения ржавчины (напр., в годы вспышек) и невозможности сохранить делянки свободными от неё, для определения приблизительного уровня возможных потерь урожая используют специальные шкалы и/или уравнения регрессии. Однако, для этого необходимо наличие информации о динамике развития болезни или, по меньшей мере, об интенсивности поражения листьев на какую-либо одну фазу развития пшеницы. В таблице 6 приведена шкала Честера (45), разработанная в 1940

г. для бурой ржавчины и наиболее часто используемая в мире. Можно пользоваться также шкалой Степанова и Чумакова (31) (табл. 7), которая является результатом интерполяции данных шкалы Честера (45).

Исследователи уделяют много внимания определению взаимосвязи между поражаемостью пшеницы жёлтой ржавчиной и снижением урожая. Однако, иногда результаты исследований разных авторов в этом плане не вполне согласуются. Так, Долинг и Дудсон (47) составили два уравнения, отражающие зависимость между заражением пшеницы жёлтой ржавчиной в фазу цветения и потерями урожая:

$$1) y=0,268x+3,9 \text{ и } 2) y=3,01 \cdot \sqrt{x}-3,6,$$

где y - потери урожая, %; x - интенсивность поражения листьев пшеницы в фазу цветения.

Однако, позже Манди (72) установил, что рассчитанные с помощью этих формул потери оказываются ниже, чем в действительности, и, на основании собственных исследований составил новые уравнения:

$$3) y=0,442x+13,8 \text{ и } 4) y=4,87 \cdot \sqrt{x}-0,13.$$

В то же время для конца фазы цветения автор (72) предложил два других уравнения:

$$5) y=0,44x+3,5 \text{ и } 6) y=5,06 \cdot \sqrt{x}-17,5.$$

Если известна динамика развития жёлтой ржавчины не листьях пшеницы в течение вегетационного периода, то для определения потерь урожая можно использовать шкалу Кайдаш и др. (13) (табл. 9).

Таблица 6. Взаимосвязи между интенсивностью поражения листьев пшеницы бурой ржавчиной, фазой развития растений и потерями урожая (45)

Интенсивность поражения листьев* (%) по фазам развития пшеницы**						Потери урожая (%)
Всходы (11-12)	Рост стебля (узлование) (31-32)	Трубкавание-колошение (41-59)	Цветение (61-69)	Молочная спелость (73-77)	Ранняя восковая спелость (83)	
-	-	следы	10	25	40	1
-	следы	10	25	40	65	3
Следы	10	25	40	65	100	10
10	25	40	65	100	100	20
25	40	65	100	100	100	35
40	65	100	100	100	100	50
65	100	100	100	100	100	70
100	100	100	100	100	100	90

* Интенсивность поражения по модифицированной шкале Кобба (75) (рис. 6).

** Фазы развития пшеницы по Цадоксу и др. (табл. 4, рис. 5).

Таблица 7. Приблизительные потери урожая зерна пшеницы от бурой ржавчины (31)

Интенсивность поражения листьев* (%)	Потери зерна (%) по фазам развития**		
	Колошение (51-59)	Цветение (61-69)	Молочная спелость (73-77)
10	3,0	1,0	0
20	7,8	2,3	0,8
30	13,3	5,4	1,4
40	20,0	10,0	3,0
50	26,0	14,0	6,0
60	32,0	18,0	8,8
70	37,2	22,1	11,5
80	41,5	26,5	14,4
90	45,9	30,8	17,0
100	50,0	35,0	20,0

* Интенсивность поражения по модифицированной шкале Кобба (75) (рис. 6).

** Фазы развития пшеницы по Цадоксу и др. (табл. 4, рис. 5).

В случаях поражения заболеванием колосьев, вредоносное влияние жёлтой ржавчины на урожай определяется дополнительно по шкале Зейналовой (табл. 10). При этом полевая всхожесть зерна снижается на 14-19 % (11, 12).

Исследования Гузь (10), проведённые на очень жёстком искусственном фоне бурой ржавчины (в зависимости от вариантов опыта, с одно-, двух- или трёхкратной инокуляцией делянок урединиоспорами), показали, что это заболевание может быть высоко вредоносным и в условиях Узбекистана. Так, потери урожая по сортам Кзыл Шарк и Красная Звезда, при раннем (кущение) поражении делянок составили 46,0 и 54,6%, при позднем (молочная спелость) – 17,6 и 25,5% соответственно. В то же время необходимо отметить, что в естественных условиях нашей страны такое раннее (кущение) и сильное (распространение болезни 100%, интенсивность поражения листьев 44,0 %) развитие бурой ржавчины не наблюдается, поэтому и потери урожая от бурой ржавчины не достигают величин более 5-10%, а в годы эпифитотий – 20-40%.

В условиях Узбекистана жёлтая ржавчина пшеницы развивается значительно сильнее и с большей скоростью, чем бурая. Анализ с использованием данных поражённости листьев и колосьев пшеницы жёлтой ржавчиной в эпифитотийные 1968, 1970 (38) и 1999 годы и известных шкал (табл. 8, 9, 10) показывает, что потери урожая от этого заболевания в такие сезоны могут достигать 40-50% и более¹. Абсолютный вес 1000 семян в годы вспышек может снижаться на 16-25 % (38) и более.

¹ *Примечание.* Эпифитотии 2009 и 2010 г.г. показали, что в хозяйствах нашей страны при отсутствии химических мер борьбы потери урожая зерна пшеницы от жёлтой ржавчины могут достигать 80-85%.

Таблица 8. Приблизительные потери урожая зерна пшеницы от жёлтой ржавчины (31, 40, 72)

Интенсивность поражения листьев* (%)	Потери урожая зерна (%) по фазам развития **				
	Конец трубкования-начало колошения (49-51)	Колошение (51-54)	Цветение (61-65)	Конец цветения (69)	Налив зерна (19-22)
10	8,5	6	17,6	7,6	3,4
20	15,0	12	22,0	12,0	5,8
30	21,3	18	26,4	16,3	9,3
40	27,5	24	30,9	20,7	13,3
50	33,5	30	35,3	25,1	17,7
60	39,4	36	39,7	30,0	22,2
70	45,2	42	44,1	33,0	26,0
80	50,9	48	48,5	38,3	28,5
90	56,5	54	53,0	42,7	30,0
100	62,0	60	57,4	47,1	33,0
Источник	(40)	(31)	(72)***	(72)***	(31)

* Интенсивность поражения по шкале Маннерса (67) (рис. 7).

** Фазы развития пшеницы по Цадоксу и др., за исключением фазы налива зерна, коды которой приведены по Роумигу (табл. 4, рис. 5).

*** Приведенные данные рассчитаны по следующим уравнениям регрессии: для фазы цветения: $y=0,442x+13,8$, для фазы конец цветения: $y=0,44x+3,15$, где y - потери урожая, %, x - интенсивность поражения, % (72).

Таблица 9. Возможные потери урожая зерна озимой пшеницы от жёлтой ржавчины (13)

Интенсивность поражения листьев* (%) по фазам развития пшеницы **				Потери урожая (%)
Трубкование (41-49)	Цветение (61-69)	Налив зерна (19-22)	Молочная спелость (73-77)	
0	1-5	5-10	5-7	5-7
1	1-5	15-20	10-15	10-15
1-5	10-20	30-60	20-30	20-30
10-20	50-80	70-80	40-50	40-50
40-60	70-90	90-100	60-70	60-70

* Интенсивность поражения по шкале Маннерса (67) (рис. 7).

** Фазы развития пшеницы по Цадоксу и др., за исключением фазы налива зерна, коды которой приведены по Роумигу (табл. 4, рис. 5).

Таблица 10. Недобор урожая пшеницы при различной степени поражения колосьев жёлтой ржавчиной (11, 12)

Интенсивность поражения колосьев		Масса семян в колосьях, г	Недобор урожая, %
Балл	%		
0	0	5,7	0
1	1-25	5,5	2,6
2	26-50	4,3	17,9
3	51-75	3,6	23,2
4	76-100	3,1	29,6

Экспериментальное моделирование развития жёлтой ржавчины с интенсивностью, близкой к наблюдаемым в естественных условиях при вспышках болезни, провела Шаварина (38) на высоковосприимчивом (Кзыл Шарк) и средневосприимчивом (Сурхак 5688) сортах в течение трёх лет. Ею было установлено, что в условиях нашей страны в эпифитотийные годы жёлтая ржавчина может снижать общий урожай у высоковосприимчивого сорта на 39,5-67,2 %, средневосприимчивого – на 10,4-47,6 %; вес 1000 зёрен у этих сортов снижается на 22,4-56,5 % и 4,8-25,8 %, соответственно (табл. 11).

Таблица 11. Влияние жёлтой ржавчины на урожай пшеницы (Ташкентский вилоят, 1967-1969) (38)

Сорт пшеницы, варианты опыта	Интенсивность поражения* в фазу 73-77**			Вес 1000 зёрен, г			Потери урожая, %		
	1967	1968	1969	1967	1968	1969	1967	1968	1969
С. Кзыл шарк Опыт Контроль	95,5	78,0	100,0	31,2	43,6	21,4	39,5	41,8	67,2
	0	0	0	40,2	45,4	49,2	-	-	-
С. Сурхак 5688 Опыт Контроль	46,7	81,3	64,6	37,9	24,4	36,3	10,4	47,6	30,1
	0	0	0	39,8	30,5	48,9	-	-	-

* Интенсивность поражения листьев по шкале Маннерса (рис. 7).

** Фаза развития пшеницы по шкале Цадокса и др. (табл. 4, рис. 5).

7. УСТОЙЧИВОСТЬ ПШЕНИЦЫ К БУРОЙ И ЖЁЛТОЙ РЖАВЧИНЕ

При поражении растений определённым патогеном одни особи могут оказаться **восприимчивыми**, другие **устойчивыми**. Система хозяин-паразит является сложным комплексом двух организмов, поэтому восприимчивость или устойчивость хозяина с одной стороны, и вирулентность (патогенность) или авирулентность (непатогенность) паразита с другой стороны – понятия взаимосвязанные, и их нельзя рассматривать отдельно. Более точно состояние взаимоотношений хозяина и патогена можно назвать **совместимыми** и **несовместимыми**. Паразит считается вирулентным, если растение-хозяин восприимчив или слабоустойчив к нему. Высокая устойчивость связана с низкой патогенностью или вирулентностью. В первом случае точнее говорить о совместимости, во втором – о несовместимости. Однако, в практике фитопатологи и селекционеры чаще оперируют понятиями восприимчивость и устойчивость или вирулентность (патогенность)¹ и авирулентность (непатогенность) (15, 80).

Доказано, что основное и радикальное средство защиты пшеницы от ржавчинных болезней – это селекция устойчивых сортов. Известны случаи, когда отдельные сорта сохраняли устойчивость к бурой и жёлтой ржавчине в течение многих лет. Например, устойчивый к бурой ржавчине сорт мягкой пшеницы Эра и производные от него сорта, занимавшие ежегодно до 1,0-1,5 млн. га и более в Северной Америке, сохранили устойчивость более 30 лет (80). Однако, большинство сортов пшеницы сохраняют устойчивость к ржавчине 3-7, в среднем около 5 лет (15, 80); это является обычной продолжительностью жизни сорта в местах, где постоянно и активно выполняются селекционные программы. Потеря сортами устойчивости через 3-7 лет возделывания, а некоторыми из них даже до начала их коммерческого использования, свидетельствует о том, что устойчивость сортов к ржавчине непостоянна. Причина этого в том, что эволюция патогенных свойств паразитов приводит к появлению их новых, вирулентных, рас. Растение-хозяин с новыми генами устойчивости отбирает эти расы, позволяя им выжить и накапливаться в популяции. Со временем старые расы большей частью элиминируются, а популяция будет состоять преимущественно из новых рас, способных поражать ранее устойчивый сорт (15).

Существенный вклад в изучение взаимоотношений паразита и хозяина внесла **теория «ген-на-ген»**, разработанная Флором (34, 49, 50) и модифицированная Пирсоном (74), которую впоследствии многие исследователи применяли для системы пшеница-ржавчина (5, 23, 64, 79 и др.). Флор показал, что каждому гену устойчивости растения-хозяина соответствует комплементарный ему ген вирулентности, позволяющий паразиту преодолеть защитное действие конкретного гена устойчивости и паразитировать на устойчивом хозяине. По Флору устойчивость, как правило, доминантна, а вирулентность рецессивна. Теория Флора обычно иллюстрируется схемой (табл. 12), где R и r –

¹ Необходимо отметить, что хотя термины «вирулентность и патогенность» часто используются как синонимы, однако, это не так. Патогенность – это способность паразита поражать определенное растение-хозяин, а вирулентность является мерой патогенности отдельных изолятов (рас) паразита к разным сортам этого растения-хозяина. Различные степени вирулентности отражают разные типы инфекции (или типы реакции растений-хозяев) (см. далее табл. 13, 14 и 15).

доминантный и рецессивный аллели гена специфической устойчивости растения, R и r – доминантный и рецессивный аллели гена вирулентности паразита, «—» - реакция

Таблица 12. Взаимоотношения паразита и хозяина по теории «ген-на-ген», выраженные в виде типов инфекции, между одним геном устойчивости хозяина и одним геном вирулентности патогена

Гены вирулентности паразита	Гены устойчивости хозяина		
	RR	Rr	rr
PP	-	-	+
Pp	-	-	+
pp	+	+	+

несовместимости (иммунность или устойчивость – низкий тип инфекции), «+» - реакция совместимости (восприимчивость, высокий тип инфекции). Как видно из таблицы, совместимая реакция возникает в том случае, если отсутствуют доминантные аллели гена устойчивости либо им соответствуют гомозиготные состояния рецессивных аллелей гена вирулентности (или, иначе говоря, когда гены одного либо обоих партнеров находятся в гомозиготном рецессивном состоянии). В случае сочетания доминантного аллеля гена устойчивости растения с доминантным аллелем комплементарного гена вирулентности гриба наблюдается реакция несовместимости. Для поражения сорта с двумя, тремя и более генами устойчивости, расе патогена необходимо иметь, соответственно, минимум два, три и более генов вирулентности. Несовместимость паразита и хозяина при этом возникает при комплементарности любой одной пары аллелей доминантных генов, независимо от состояния других (5, 7, 23).

Устойчивость пшеницы к ржавчинным болезням может быть измерена с помощью следующих критериев, которые нередко связаны друг с другом (5, 15, 80):

1. Потери урожая. Устойчивые сорта поражаются с меньшей интенсивностью и теряют меньше урожая, чем восприимчивые. Однако, толерантные (выносливые) сорта, даже при сильном поражении ржавчиной, снижают урожай относительно меньше, чем нетолерантные.
2. Интенсивность (степень) поражённости листьев и других органов растений (рис. 6, 7).
3. Число урединий на единицу инокулюма (обозначается также термином *рецептивность*).
4. Продолжительность латентного периода; отражает скорость развития и распространения патогена в тканях растения-хозяина.
5. Размеры урединий; определяются типами инфекции (описание типов инфекции приводится ниже в данном разделе).
6. Время, в течение которого урединия спорулирует; этот показатель также связан с типами инфекции.
7. Характер развития телий как показатель прекращения образования урединиоспор.

Взаимодействия между растением-хозяином (пшеницей) и патогеном (возбудителем ржавчины) разделяют на две категории – **специфические** и **неспецифические** (80). Специфическими называют такие взаимодействия, когда изолят (клон, раса) патогена вызывает развитие на определенном генотипе (сорта, линии) хозяина таких признаков

болезни (тип инфекции, или, реакцию растения-хозяина), которые отличаются от признаков, развивающихся при заражении этого же генотипа другим изолятом возбудителя в тех же условиях окружающей среды. Неспецифические – это такие взаимодействия, когда различные изоляты вызывают развитие на растении-хозяине определенного генотипа одинаковых признаков болезни.

7.1. СПЕЦИФИЧЕСКИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ

Обусловленную специфическими взаимодействиями устойчивость часто называют **вертикальной, расоспецифической, олигогенной** или просто **специфической** (5, 6, 7, 23, 79, 80, 92, 93). Вертикальная устойчивость часто контролируется олигогенами (которые при скрещиваниях дают менделевское расщепление) и обычно выражается в форме сверхчувствительности. Взаимодействия этого типа дали основание возникновению теории «ген-на-ген». В работах, касающихся этой теории (15, 49, 64, 74, 79 и др.) часто делаются три предположения, которые не являются абсолютно верными во всех случаях (80):

1. Специфическая устойчивость обусловлена доминантными генами. Однако, известны рецессивные гены устойчивости к стеблевой ржавчине (Sr12, Sr17).
2. Доминирование является полным. Это не так со многими Sr-генами (79).
3. Авирулентность доминантна. Выявлено много случаев, когда авирулентность была рецессивной (79).

Устойчивость к определенному изоляту патогена является генетическим признаком и поэтому устойчивый сорт никогда не теряет свою устойчивость к данному изоляту. Устойчивость может быть неэффективной или может не проявляться под воздействием определенных факторов окружающей среды (температуры, освещения), уровня питания, возраста хозяина, но ген устойчивости в сорте остаётся. Сорт может быть устойчивым к одному изоляту и восприимчивым к другому, и наоборот, изолят может быть вирулентным к одному сорту и авирулентным к другому (табл. 12, 20).

Различают два вида специфической устойчивости – проростковую, которая может проявляться в течение всего онтогенеза, и устойчивость взрослых растений, проявляющуюся после фазы кущения (23); их определяют с помощью разных методов.

Определение специфической устойчивости на всходах можно проводить в лабораторных условиях на отрезках листьев пшеницы на слое ваты, смоченной раствором бензимидазола (23) или в теплице на первых развернутых листьях (80). Заражают их спорами отдельного изолята (расы) или смесью рас, в зависимости от цели опыта. В качестве контроля в опыт включаются универсально восприимчивые сорта. После полного проявления симптомов болезней, через 8 (в лабораторных условиях) или 10-14 (в теплице) дней после заражения определяют **типы инфекции**. Типы инфекции являются видимым результатом взаимодействия растения-хозяина, патогена и условий окружающей среды. Типы инфекции на всходах учитывают по 5-балльной (баллы 0-4) модифицированной шкале Мэйна и Джэксона (66) для бурой ржавчины (табл. 13) и по шкалам Мак Нила и др. (70) или Гасснера и Штрайба (54) – для жёлтой (табл. 14). Отдельные типы инфекции на всходах для обоих видов ржавчины показаны на фотографиях (рис. 8).

На типы инфекции при взаимодействии определенных пар хозяина и патогена влияют условия окружающей среды, возраст растения-хозяина, его питание, плотность

инокулюма и время. Реакция всходов и тип инфекции часто меняются при изменении факторов окружающей среды. Поэтому при изучении типа инфекции необходимо создавать стандартные условия (см. раздел 8), а также включать, в качестве контроля, сорта с известными генами устойчивости и универсально восприимчивые сорта. В публикациях необходимо указывать, при каких параметрах экологических факторов определяли тип инфекции.

Необходимо с осторожностью интерпретировать результаты определения специфической устойчивости на всходах, особенно к жёлтой ржавчине, так как это заболевание требует более строгого контроля параметров окружающей среды при тестировании из-за чувствительности патогена, а также из-за того, что: 1) типы инфекции менее дискретны; 2) существует множество рецессивных генов устойчивости пшеницы; 3) многие гены устойчивости проявляют аддитивные эффекты; 4) имеются гены, чувствительные к температуре; 5) действие многих генов проявляется лишь на стадии взрослых растений (80).

Необходимо отметить, что в селекционных программах не наблюдается чёткой взаимосвязи между типом инфекции и полезной устойчивостью. Выявленная на всходах устойчивость может оказаться неэффективной (не проявляться) в полевых условиях или с другими изолятами патогена. В целом, считают, что сорта, проявляющие типы инфекции 3 и 4 (бурая ржавчина) или 7, 8 и 9 (жёлтая) не подходят для коммерческого использования. В регионах, благоприятных для развития ржавчин, типы инфекции 2, X, Y, Z, (бурая) и 5-6 (жёлтая) также не могут обеспечить достаточную устойчивость (80).

Определение специфической устойчивости на взрослых растениях. Устойчивость взрослых растений можно оценивать в теплице или в поле (80). **Испытания в теплице** проводят с искусственным заражением растений пшеницы урединиоспорами соответствующего вида ржавчины, с использованием более плотных концентраций инокулюма. Заражают растения, в зависимости от цели опыта, в одну из фаз развития – появление и полное развертывание флагового листа, трубкование, колошение (стадии 39-41, 43-49, 51-59 по шкале Цадокса и др. – см. табл. 4 и рис. 5) или позже. Опыты проводят в 4-6 повторностях, с включением в качестве контроля, восприимчивых и устойчивых сортов. Создают и поддерживают оптимальные условия экологических факторов для заражения растений и развития болезней (см. табл. 3). По истечении латентного периода определяют типы реакции растений и интенсивность их поражения по шкалам, описанным ниже для испытаний в поле. **Испытания в поле.** В мировой практике определение устойчивости сортов и линий к ржавчинным болезням в полевых условиях является главным методом селекции пшеницы на иммунитет (80). Ржавчины сильнее поражают здоровые, буйно растущие посевы, поэтому на опытных полях необходимо применять максимальные из рекомендованных норм азотных удобрений. Устойчивость взрослых растений обычно оценивают в полевых условиях ближе к концу вегетационного периода путем сочетания двух типов учётов:

- 1) Определение интенсивности поражения листьев по модифицированной шкале Кобба для бурой (см. рис. 6) и по шкале Маннерса для жёлтой (см. рис. 7) ржавчины.
- 2) Определение **полевых типов реакции** (полевых типов инфекции) растения-хозяина на инфекцию а) бурой ржавчины по сокращенной шкале Мэйна и Джэксона (66, 80) и б) жёлтой ржавчины по сокращенной шкале Мак Нила и др. (70) (см. табл. 15 и рис. 9).

При интерпретации результатов испытания взрослых растений в полевых условиях необходимо учитывать, что на интенсивность поражения и реакцию растения-хозяина влияют стадия развития растений, степень устойчивости сортов и вирулентности патогена, количество инокулюма и факторы окружающей среды. Нередко бывает трудно определить, почему урединии маленькие – из-за устойчивости, большого их числа на единицу площади или просто они молодые и ещё не достигли своего максимального размера. Наряду с тест-сортами, интенсивность поражения, тип реакции и фазу развития растений необходимо определять на контрольных сортах с известной устойчивостью и восприимчивостью.

По выбору исследователя, ржавчины учитывают на всех или определенных листьях, а желтую – и на колосьях. Установлено, что 26, 12 и 3 % потенциального урожая пшеницы определяется вкладом флагового, второго и третьего сверху листьев, соответственно. Поэтому ржавчины часто учитывают на флаговом листе, что отражает более раннее начало заболевания и теснее связано с потерями урожая (84).

Ученые СИММУТ рекомендуют записывать учётные данные, сочетая интенсивность поражения и тип реакции, например (90):

tR= интенсивность поражения в виде следов (t-trace) с устойчивым типом реакции (R).

5MR= интенсивность поражения 5% с типом реакции умеренной устойчивости (MR).

60S= интенсивность поражения 60% с типом реакции восприимчивости (S) и т.д.

Также по рекомендации СИММУТ (80, 90), в настоящее время данные учётов интенсивности поражения и типа реакции растения-хозяина, определенные в полевых условиях, исследователи стали обозначать одной величиной, называемой коэффициентом инфекции (КИ). КИ рассчитывают умножая интенсивность поражения (определенную по шкалам Кобба или Маннерса) на константы типа реакции растения-хозяина. Эти константы для разных типов реакции составляют следующие величины: иммунная реакция = 0,0; R=0,2; MR=0,4; MS=0,8 и S=1,0 (см. табл. 15). Пример расчета КИ приведен в таблице 16. Применение КИ облегчает сравнение данных, например, полученных в разных ГСУ, ГСС, питомниках и т.д. При этом использование двух разных факторов для расчета может привести к получению одинаковых или близких величин КИ от разных значений этих учётных факторов. Например, КИ=32 может быть результатом развития многих мелких урединий (80MR), тогда как умеренное количество урединий восприимчивого типа (30S) может дать КИ=30. В целом низкие значения КИ отражают низкие уровни интенсивности поражения.

Питомники для скрининга сортов на устойчивость могут быть созданы для контроля за поражаемостью болезнями районированных устойчивых сортов и поиска источников устойчивости к расам ржавчинных грибов, имеющих в данном регионе. Создание и использование таких питомников является самым легким и дешевым способом, позволяющим осуществлять успешную селекционную программу на устойчивость к ржавчинным болезням в течение многих лет. Их обычно располагают в предгорных районах или зоне развития и распространения болезней. Согласно рекомендаций СИММУТ (80), тест-сорта обычно высевают между восприимчивыми сортами-распространителями инфекции. Каждый сорт или линию сеют в рядки длиной 1 или 2 м с междурядьями 30 см.

Таблица 13. Описания реакций растения-хозяина и типов инфекции в системе пшеница – бурая ржавчина (шкала Мэйнса и Джэксона) (61, 66, 78, 80)

Реакция растения-хозяина	Обозначение типа инфекции	Симптомы болезни	Международный символ кода реакции растения-хозяина
Иммунная	0	Нет урединий или других видимых глазом признаков болезни	0
Практически иммунная	;	Нет урединий, но имеются очень мелкие пятнышки сверхчувствительности или хлороза	
Высокоустойчивая	1	Очень мелкие урединии, окруженные некрозом или пятнышками сверхчувствительности	VR
Среднеустойчивая	2	Урединии маленькие или среднего размера, часто окружены хлорозом или некрозом; зелёные участки с урединиями могут быть окружены хлоротической или некротической каймой	MR
Гетерогенная	X	Урединии разных размеров, беспорядочно разбросаны на поверхности одного и того же листа	
Гетерогенная	У	Упорядоченное распределение урединий разных размеров, более крупные у кончика листа	
Гетерогенная	Z	Упорядоченное распределение урединий разных размеров, более крупные у основания листа	
Средневосприимчивая	3	Урединии среднего размера, иногда с хлорозом	MS
Восприимчивая	4	Крупные урединии без хлороза	S
	Дополнительные признаки, добавляемые к обозначениям типов инфекции		
	=	Размеры урединий в нижнем лимите для определённого типа инфекции	
	-	Размеры урединий иногда меньше, чем обычно, для определённого типа инфекции	
	+	Размеры урединий иногда больше, чем обычно, для определённого типа инфекции	
	++	Размеры урединий в верхнем лимите для определённого типа инфекции	
	C	Хлороза больше, чем обычно, для определённого типа инфекции	
	N	Некроза больше, чем обычно, для определённого типа инфекции	

Примечания:

1. При появлении различных типов инфекции на одном и том же листе в результате заражения одним биотипом, типы инфекции разделяются запятой; обычно первым указывается превалирующий тип инфекции (напр., 2,3 или ;1С или 3,1N и т.д.).
2. Данная шкала обычно используется для определения типов инфекции лишь на всходах пшеницы.

Таблица 14. Описание реакций растения-хозяина и типов инфекции в системе пшеница – жёлтая ржавчина; шкалы Мак Нила и др. (70) и Гасснера и Штрайба (54)

Реакция растения-хозяина	Обозначение типа инфекции		Симптомы болезни	Международный символ кода реакции растения-хозяина
	Мак Нил др. (70)	Гасснер и Штрайб (54)		
Иммунная	0	i	Нет видимого заражения	0
Высокоустойчивая	1	00	Некротические/хлоротические пятнышки без споруляции	VR
Устойчивая	2	0	Некротические/хлоротические полосы без споруляции	R
Умеренно устойчивая	3	I	Некротические/хлоротические полосы, следы споруляции	MR
Слабопромежуточная	4	I	Некротические/хлоротические полосы, слабая споруляции	LM
Промежуточная	5		Промежуточная споруляция, некротические/хлоротические полосы	M
Высокопромежуточная	6	II	Умеренная споруляция, некротические/хлоротические полосы	HM
Умеренновосприимчивая	7	II	Обильная споруляция, некротические/хлоротические полосы	MS
Восприимчивая	8	III	Обильная споруляция, с хлорозами	S
Высоковосприимчивая	9	IV	Обильная споруляция, без хлорозов	VS

Примечание. Шкала Гасснера и Штрайба (54) используется для определения типов инфекции лишь на всходах пшеницы (80). При этом используются также дополнительные признаки, добавляемые к обозначениям типов инфекции (см. табл. 13).

Таблица 15. Определение типов реакции пшеницы на заражение бурой и жёлтой ржавчиной в полевых условиях по международным шкалам

Реакция пшеницы к заражению бурой и жёлтой ржавчиной				
Тип реакции			Симптомы	
Код	Кон-станты	Обозначение	Бурой (66, 80)	Жёлтой (70)
0	0,0	Иммунность	Нет видимых признаков болезни	
R	0,2	Устойчивость	Урединии очень мелкие	Балл 2. Некротические/хлоротические полосы без споруляции
MR	0,4	Умеренная устойчивость	Урединии мелкие	Балл 4. Слабая споруляция, некротические/хлоротические полосы
MS	0,8	Умеренная восприимчивость	Урединии средней величины, несколько меньших размеров, чем при высоковосприимчивом типе реакции	Балл 7. Обильная споруляция, некротические/хлоротические полосы
S	1,0	Полная восприимчивость	Крупные урединии без хлороза	Балл 9. Обильная споруляция без хлороза

Таблица 16. Пример расчета коэффициентов инфекции (90)

Место проведения испытаний	Данные учётов	Интенсивность поражения x константу	Коэффициент инфекции
1	tR*	1x0,2	0,2
2	5 MR	5x0,4	2,0
3	10 MS	10x0,8	8,0
4	20 S	20x1,0	20,0
Средний коэффициент по этим 4 точкам = (0,2+2,0+8,0+20,0):4=7,6			

* В случае интенсивности поражения в виде следов, для удобства расчётов она принимается за 1%.

Восприимчивые сорта сеют через каждые 20 рядков. В качестве дополнительного контроля используют родительские пары, взятые для скрещиваний, которые включают через каждые 100 рядков гибридных линий, в качестве специального контроля – сорта или линии с желательным уровнем устойчивости или для идентификации наличия определенных рас. Инокулируют растения в питомнике по возможности в более ранние сроки, чтобы обеспечить интенсивное развитие и распространение болезней. Для этого используют смеси рас, распространенных в регионе. Учитывают интенсивность поражения и тип реакции растений по меньшей мере один раз в конце сезона. Если проводится лишь один учёт, его проводят в период от начала до середины восковой спелости.

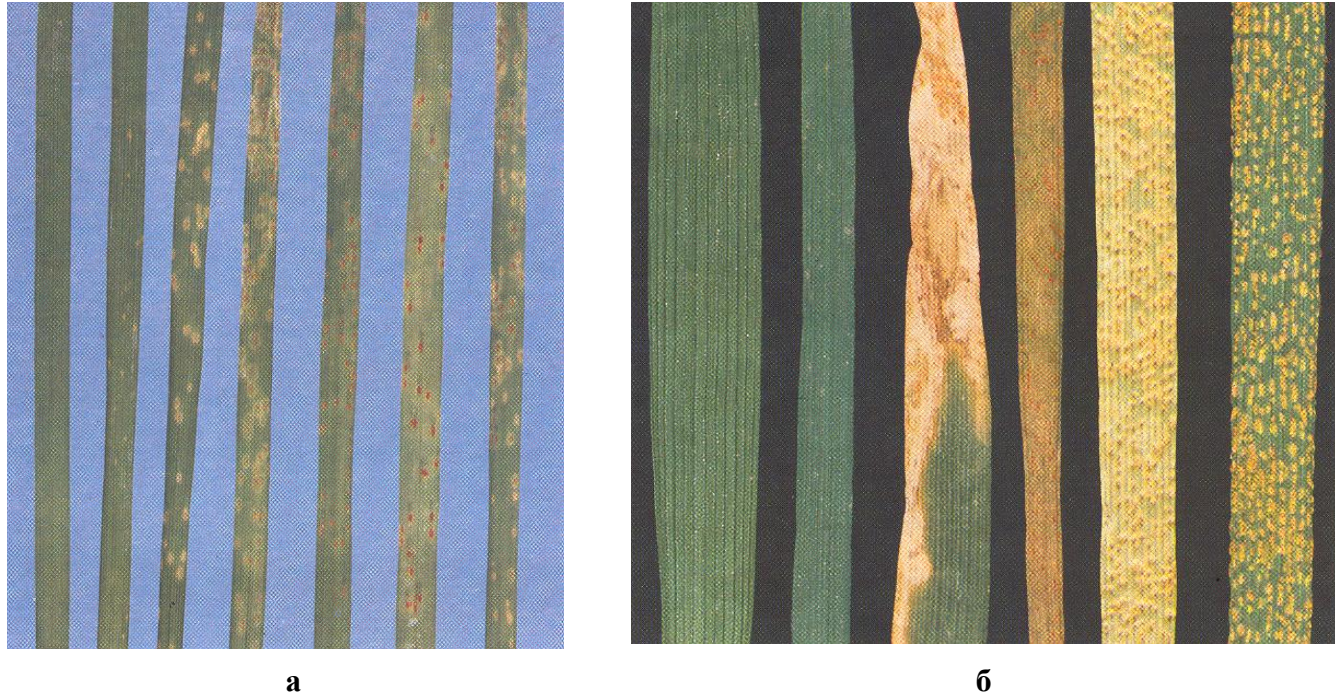


Рис. 8. Типы инфекции ржавчины на всходах.
а – бурая ржавчина (фото Р.П. Сингха); **б** – жёлтая ржавчина (фото Р.У. Стаббса) (80).

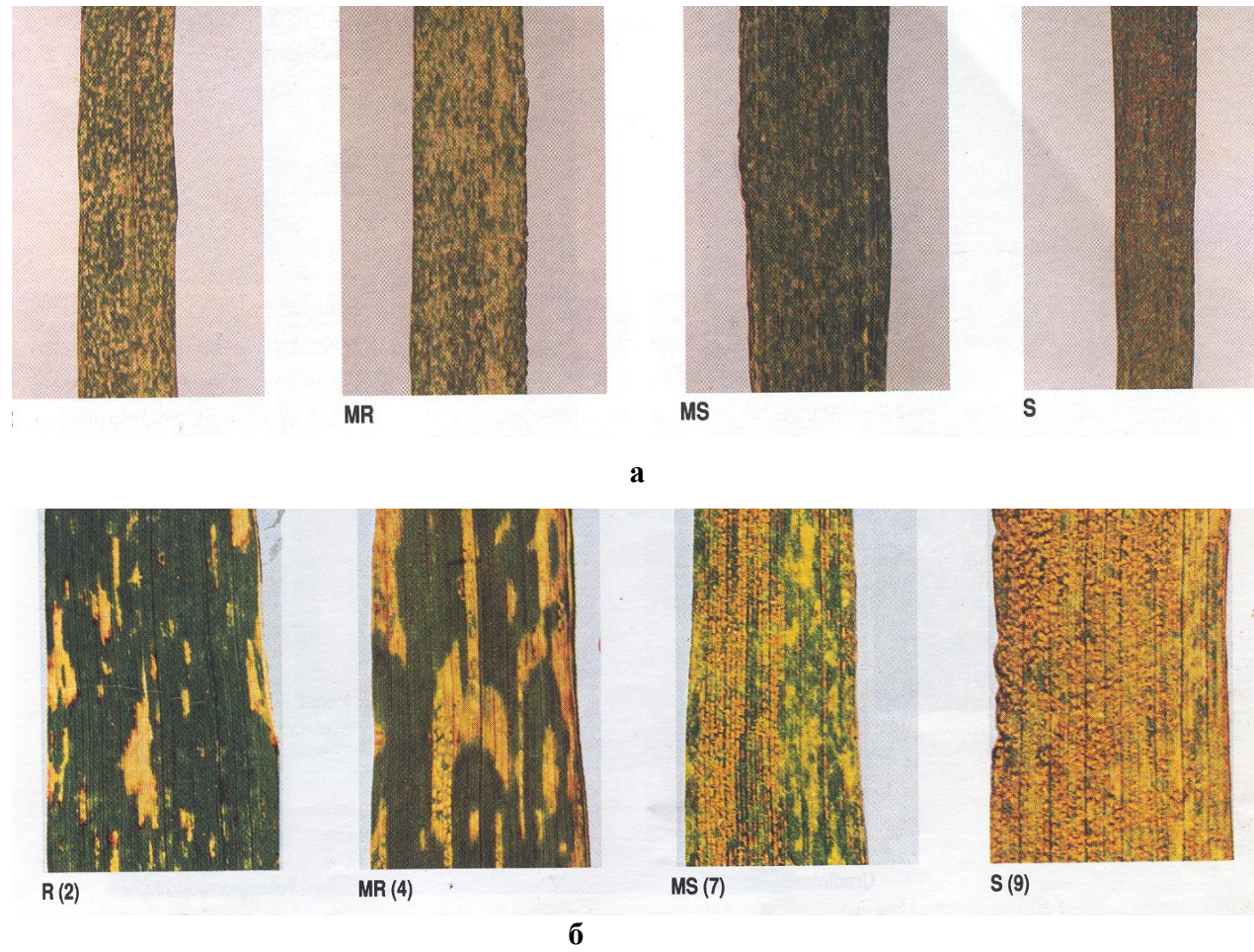


Рис. 9. Типы реакции взрослых растений пшеницы к ржавчинным болезням: А – к бурой, Б – к жёлтой (80).

7.2 НЕСПЕЦИФИЧЕСКИЕ ВЗАИМОДЕЙСТВИЯ

Обусловленную неспецифическими взаимодействиями устойчивость обычно называют **горизонтальной, расонеспецифической** или просто **неспецифической**, а также **возрастной, взрослых растений, приводящей к медленному нарастанию ржавчины** (slow rusting), **частичной, общей и полевой** (6, 7, 23, 80, 90, 92, 93 и др.). Некоторые исследователи полевую устойчивость определяют как общую, состоящую из обоих типов (вертикальной и горизонтальной) устойчивости (5).

Гипотезу о существовании двух типов устойчивости – вертикальной и горизонтальной – впервые выдвинул и представил доказательства их существования Вандерпланк (92). В основном специфическая устойчивость эффективна только против определенных рас возбудителя ржавчины, тогда как неспецифическая – против всех. Полагают, что эта устойчивость не утрачивается при изменении расового состава популяции паразита, т.к. она выходит за рамки его приспособительных возможностей (5). Поэтому, несмотря на трудность определения неспецифической устойчивости, ей придается большое значение (5, 58, 62, 73, 76, 77, 78, 79, 80, 86). Считается, что неспецифическая устойчивость контролируется полигенами (малыми генами), имеющими, в отличие от олигогенов, очень слабый индивидуальный эффект и проявляющихся только благодаря их суммарному воздействию. Неспецифическая устойчивость пшеницы к бурой и желтой ржавчине проявляется в том, что заражение растений происходит труднее, инфекция развивается медленнее, размеры спорулирующей урединии уменьшаются, споробразование растягивается во времени и происходит менее интенсивно, телии образуются рано. При таких взаимоотношениях интенсивность болезни никогда не достигает больших значений и, в результате, потери урожая также бывают невысокими.

Неспецифическая устойчивость пшеницы к ржавчинным болезням проявляется как в стадии всходов, так и в стадии взрослых растений. В процессе онтогенеза уровень устойчивости меняется: сорта, устойчивые в стадии всходов, утрачивают это свойство в стадии взрослых растений, и наоборот. В связи с этим неспецифическую устойчивость определяют на всходах, но чаще в стадии взрослых растений (обычно в фазу флагового листа). Наличие и величину неспецифической устойчивости определяют с помощью измерения: а) длительности латентного периода; б) рецептивности; в) скорости нарастания заболевания (иначе говоря, медленного нарастания ржавчины). Все испытания при этом проводятся на всходах или взрослых растениях (в фазе флагового листа) в теплице или фитотроне при строгом контроле условий температуры, влажности и освещения, с использованием определенного объема инокулюма точно известной плотности; обеспечивают ровное покрытие тест-растений однообразной дозой инокулюма. Используют один изолят патогена. В качестве эталонов используют сорта и линии с определенными приемлемыми показателями неспецифической устойчивости. Важные результаты тестов проверяются в полевых условиях на взрослых растениях.

Латентный период. Для определения длительности латентного периода инокулируют всходы или взрослые растения пшеницы (в фазе флагового листа) инокулюмом с точно известной плотностью. Строго контролируют условия окружающей

среды в течение инкубационного периода. Используют один и тот же изолят патогена, так как изоляты также влияют на длительность латентного периода. Поэтому, прежде чем делать обобщения, требуется оценить большое количество изолятов. Необходимо учитывать, что при использовании очень плотного инокулюма, на участках ткани со многочисленными поражениями латентный период будет короче, чем на участках с меньшим количеством поражений. Требуется включить в опыт контрольный сорт в качестве эталона с известной приемлемой длительностью латентного периода, которую определяют предварительно, до начала опыта. Учёт проводится в днях, прошедших от момента инокуляции до проявления 50% урединий. Данные обрабатываются статистически.

По результатам испытаний выбраковываются от дальнейшего испытания все линии с бóльшим, чем в эталоне, процентом раскрытых урединий (т.е. с коротким латентным периодом) и оставляются линии с тем же, что в эталоне, или меньшим количеством урединий (с длинным латентным периодом).

Необходимо учитывать, что наличие специфической устойчивости и/или низкой рецептивности также могут обусловить более длинные латентные периоды.

Четкие результаты получили Дж.Е. Парлевлье и др. (73), доказавшие наличие строгой корреляции между неспецифической устойчивостью ячменя к листовой ржавчине (*Puccinia hordei*) и длительностью латентного периода. С помощью скрещиваний и отбора они смогли удлинить латентный период паразита с 8 до 17 дней, что обеспечило сильное снижение развития болезни на посевах ячменя. Пример определения латентного периода бурой ржавчины на сортах пшеницы приведен в таблице 19.

Рецептивность – это количество урединий, образовавшихся на листьях всходов или взрослых растений пшеницы в результате инокуляции стандартными объемом и плотностью инокулюма при определенном режиме условий окружающей среды и при взаимодействии определенных генотипов растения-хозяина и патогена. Для определения рецептивности используют один изолят патогена; прежде чем делать обобщения, необходимо испытывать его в различных условиях окружающей среды. Полученные данные сравниваются с результатами испытания других изолятов. В качестве эталона берут сорт с известной и приемлемо низкой рецептивностью. Тест-материал равномерно инокулируют отобранным изолятом. При полном проявлении урединий на эталоне (на всходах через 14 дней после заражения), отбирают линии с меньшим количеством урединий (т.е. с низкой рецептивностью), чем в эталоне.

Необходимо учитывать, что на рецептивность влияют плотность инокулюма, жизнеспособность урединиоспор, факторы окружающей среды и стадия развития растения-хозяина, которые часто являются критическими для проявления этого типа устойчивости.

Примеры определения рецептивности в системе пшеница - бурая ржавчина приведены в таблицах 17, 18 и 19.

Медленное нарастание ржавчины (МНР), называемое также частной устойчивостью, определяется, в зависимости от изучаемого критерия, в тепличных или полевых условиях, и, в широком смысле, *отражается более низкой динамикой и интенсивностью поражения одного сорта по сравнению с другим при одинаковых прочих условиях*. МНР обуславливается комплексом факторов и может быть результатом: а)

проявления меньшего количества урединий (т.е. низкой рецептивности); б) меньшего их размера; в) более длинного латентного периода; г) возрастной устойчивости, проявляющейся только в определенных фазах роста растения-хозяина; д) взаимодействия факторов окружающей среды с устойчивостью патогена.

Таблица 17. Оценка неспецифической устойчивости пшеницы сорта Моцинаве к бурой ржавчине (лабораторный опыт на газонах листьев пшеницы на субстрате с бензимидазолом) (23)

Сорта пшеницы	Количество урединий на газон **		Количество спор в одной уредине		Индекс устойчивости
	Фактическое	Относительно стандарта	Фактическое	Относительно стандарта	
Моцинаве *	200	0,16	256	0,52	0,08
Саратовская 29, стандарт*	1555	1,00	493	1,00	1,00

* Использованы флаговые листья сорта Моцинаве и листья всходов сорта Саратовская 29.

** Приблизительно соответствует термину «рецептивность», принятому СИММУТ.

Таблица 18. Размеры и число урединий *Puccinia triticina* на взрослых растениях сортов пшеницы в теплице (Эль Батан, Мексика, 1983) (76)

Генотипы (сорта) пшеницы	Всходы		Взрослые растения	
	Размеры урединий, мм ² *	Количество урединий/см ² (рецептивность) *	Размеры урединий мм ² *	Количество урединий/см ² (рецептивность) *
Джазко	0,1605 a	4,28 a	0,1055 a	3,48 a
Катадин	0,2028 a	7,14 a	0,1052 a	2,23 a
Пэйвон 76	0,2098 a	9,28 a	0,1033 a	2,80 a
Доув	0,2368 b	4,00 a	0,1062 a	3,01 a
Иния 66 (контроль)	0,2625 b	20,28 b	0,1194 b	11,51 b

* Значения, помеченные разными буквами, статистически существенно различаются в тесте Даннэтта при P=0,05.

Часто для отбора устойчивости, связанной с МНР, используют низкую интенсивность поражения в конце сезона. При наличии данных нескольких учётов интенсивности поражения за сезон (определении динамики болезни), рассчитывают так называемую «площадь под кривой развития болезни», которую также используют для определения наличия МНР.

Возможность и величина МНР зависит от генотипов хозяина и изолята. Например, установлено (80), что стеблевая ржавчина пшеницы развивается на сорте Маркиз медленнее, чем на сорте Марокко и быстрее, чем на сорте Ли, а на сорте Тэтчер – медленнее, чем на трёх этих сортах (т.е. МНР на Тэтчер>Ли>Маркиз>Марокко).

Ниже в таблицах 17, 18 и 19 приведены результаты определения отдельных компонентов устойчивости пшеницы, связанных с медленным развитием бурой ржавчины (23, 76). В то же время мы считаем некорректным сравнение данных, полученных российскими авторами (23) с использованием, в одном и том же испытании, листьев

одного сорта (Саратовская 29) в фазу всходов, а другого сорта (Моцинаве) – в фазу флаггового листа. Кроме того, ввиду неопределенности, нельзя использовать параметр «количество урединий на газон» (23) при определении рецептивности сорта (лучше применять принятый СИММУТ параметр «количество урединий/см²»).

Таблица 19. Анализ компонентов медленного развития двух изолятов (рас) бурой ржавчины пшеницы (Мексика) (76)

Генотипы (сорта) пшеницы	Изолят (раса)	Латентный период, дни *	Период до полного проявления инфекции дни, *	Число урединий/см ² (рецептивность*)
Марокко (контроль)	87.34 А	5,00 а	10,00 а	22,89 е
Марокко (контроль)	87.40 А	5,00 а	10,00 а	20,46 е
Сиете-Церрос (контроль)	87.34 А	6,00 b	10,40 b	11,98 d
Сиете-Церрос (контроль)	87.40 А	6,00 b	10,00 а	12,39 d
Опата 85	87.34 А	7,60 c	12,85 d	7,40 cd
Пэйвон 76	87.34 А	7,65 c	12,00 c	8,05 cd
Джинаро 81	87.40 А	8,19 d	14,00 е	2,26 ab
Сери 82	87.40 А	8,80 c	14,00 е	0,87 а
Майна «S»	87.40 А	8,05 cd	13,00 d	6,11 bc
Кайуц «S»	87.40 А	9,45 f	13,00 d	0,75 а
НСР		0,53	0,19	4,74

* Значения, помеченные разными буквами, статистически существенно различаются в тесте Дункана при P=0,05 (см. значения НСР – наименее существенных различий).

Таким образом, исследователями СИММУТ подтверждено влияние на латентный период, рецептивность и размеры урединий таких факторов, как фаза развития растений и генотипы хозяина и паразита (табл. 18, 19).

Агрессивность. Считают (80), что медленное нарастание ржавчины – сравнительная величина по отношению к определенному контролю (обычно к восприимчивому или устойчивому сорту) и может быть обусловлено поражением неагрессивным патогеном. В тоже время имеется путаница в применении терминов *агрессивность*, *патогенность* и *вирулентность*, которые толкуются разными авторами неодинаково. Цадокс (93) считал агрессивность характеристикой развития болезни, связанной с количеством и степенью проявления вирулентности (цит. по 5) (табл. 20). Если это так, то агрессивность не может быть критерием измерения степени горизонтальной устойчивости, и в частности, медленного развития ржавчины. Рольфс и др. (80) применяют термины агрессивность и патогенность или вирулентность и патогенность в качестве синонимов. Не соответствует общепринятым представлению Михайловой и др. (23), которые предлагают определять агрессивность длительностью латентного периода и числом спор в урединиях. Парлевлье (73) считает, что сортоспецифическая вирулентность и сортонеспецифическая агрессивность, (принятые в настоящее время термины) являются сторонами, участвующими в определении, соответственно расоспецифической и расонеспецифической устойчивости. Однако, нет соответствующего термина для определения названия такой стороны для общей устойчивости. Поэтому автор (73) предложил использовать для указанных выше трёх сторон названия агрессивность сортоспецифическая, агрессивность сортонеспецифическая и просто агрессивность (табл.

21). В данной книге мы придерживаемся определения терминов, принятых в настоящее время (вирулентность для специфической и агрессивность – для неспецифической устойчивости).

Таблица 20. Характеристика вирулентности и агрессивности клонов* ржавчинного гриба (Zadoks, 1959 – цит. по (5))

Клоны паразита	Реакция взаимодействия 4х сортов с клонами				Характеристика клонов паразита по вирулентности и агрессивности
	1	2	3	4	
1	4	4	4	4	Высоковирулентный, высокоагрессивный
2	0	4	0	0	Высоковирулентный, слабоагрессивный
3	2	2	3	1	Слабовирулентный, высокоагрессивный
4	2	0	0	0	Слабовирулентный, слабоагрессивный

* Клон – культура, возникшая в результате бесполого размножения.

Таблица 21. Терминология, предлагаемая Дж. Парлевлье (73)

Тип устойчивости	Термины, которыми обозначают свойства патогенов	
	В настоящее время	Предлагаемые Парлевлье
Расоспецифическая	Вирулентность (сортоспецифическая)	Агрессивность сортоспецифическая
Расонеспецифическая	Агрессивность (сортонеспецифическая)	Агрессивность сортонеспецифическая
Общая (расоспецифическая + расонеспецифическая)	-	Агрессивность

В настоящее время придание растениям длительной (неспецифической) устойчивости является целью многих ученых и селекционеров. Быстрое увеличение информации о взаимодействиях растений-хозяев и нехозяев с патогенами показывает, что фитопатологическая наука приближается к возможности рассмотрения программ по внедрению длительной устойчивости в растения с помощью геной и молекулярно-генетической инженерии. Однако, в связи с исключительной трудностью работы с малыми генами, выведение сортов с длительной устойчивостью и внедрение их в практику сельского хозяйства все еще представляет большие трудности. Некоторые гены, обеспечивающие длительную устойчивость к пшенице идентифицированы и используются в селекционной практике. Признанными генами длительной устойчивости к бурой ржавчине являются Lr34 и Lr46, к жёлтой – Yr18, к стеблевой – Sr2, к мучнистой росе ячменя – mlo. В то же время имеются сообщения, что неспецифическая устойчивость у пшеницы к жёлтой ржавчине может обеспечиваться наличием и ряда других генов – Yr2, Yr3 (на стадии взрослых растений), Yr9, Yr33 (на стадии всходов), а также Yr18 и Yr29; к бурой ржавчине – Lr12, 13, 17, 18, 20, 21, 22, 29, 34, 35, 37, W (на стадии взрослых растений), Lr16 (на стадии всходов), Lr22, и, возможно, Lr12 (в сочетании с другими генами). Активно картируются эти и другие гены устойчивости пшеницы к бурой ржавчине, а также к мучнистой росе (41).

На основании наблюдений, проведенных сотрудниками CIMMYT и ICARDA совместно с местными учеными в питомниках-ловушках на почти изогенных линиях сорта пшеницы Avocet в 2002 г., было установлено, что главными генами, обеспечивающими устойчивость к желтой ржавчине в Узбекистане (и других странах Центральной Азии) являются Yr5, Yr10, Yr15, Yr17 и YrSp; к бурой ржавчине (по предварительным данным) - Lr9, Lr10, Lr12, Lr13, Lr28 и Lr34 (71).

7.3. ОБСУЖДЕНИЕ И СРАВНЕНИЕ ТИПОВ УСТОЙЧИВОСТИ

Против ржавчинных грибов в настоящее время признаётся наличие двух типов устойчивости – специфической и неспецифической, сравнительная характеристика которых приведена в табл. 22. Из этих типов относительно легче изучить специфическую устойчивость (см. раздел 8) и очень трудно – неспецифическую. Поэтому неудивительно, что за десяток лет до 1971 г. количество публикаций по специфической устойчивости составило 875, а неспецифической – только 60 (27).

Анализы показывают, что использование специфической устойчивости принесло и приносит огромную практическую пользу в борьбе со стеблевой ржавчиной, оказалось умеренно эффективным против бурой (но ожидается увеличение эффективности в ближайшем будущем), однако пока не оправдало надежд в отношении желтой ржавчины пшеницы (86). В связи с недостаточной эффективностью специфической устойчивости, особенно быстрой её потери после введения новых устойчивых сортов в практику из-за появления новых вирулентных рас ржавчины, в последние 30 лет значительно интенсифицировались исследования неспецифической устойчивости (62), с которой связывают большие надежды. Эти надежды связаны, в основном, с равной эффективностью этого типа устойчивости ко всем расам ржавчинных грибов и её длительностью.

Таблица 22. Сравнительная характеристика специфической и неспецифической устойчивости пшеницы к ржавчинным болезням (по данным литературы*)

Тип устойчивости	Специфичность взаимодействия генотипов хозяина и паразита	Контролирующие гены	Проявление устойчивости	Сохранение устойчивости в поле	Идентификация устойчивости
Специфическая	Очень высокая	Олигогены	Дискретное (реакция сверхчувствительности, большие эффекты: полная задержка или резкое снижение развития болезни)	Обычно недлительное	Относительно легкая
Неспецифическая	Отсутствует или низкая	Полигены (малые гены)	Количественное (отсутствие реакции сверхчувствительности, малые эффекты, в сумме приводящие к уменьшению развития болезни)	Длительное	Трудная

Источники литературы: 5, 6, 7, 27, 58, 62, 64, 73, 76, 77, 78, 79, 80, 84, 86, 92, 93 и др.

Считают, что длительной будет устойчивость, контролируемая несколькими генами с малым эффектом. С жёлтой и стеблевой ржавчиной доказана рецессивность полигенной устойчивости пшеницы и необходимость наличия нескольких генов для проявления заметной устойчивости. При этом опыты показали, что действие этих генов не аддитивное, а умножающееся. Для иллюстрации этого приведем гипотетическую модель, где устойчивость определяют пять генов (табл. 23). В этой модели лишь сочетание четырёх или пяти генов придаёт заметную устойчивость. В случае, если у сорта имеются все пять генов, мутант паразита, способный преодолеть один из них, приведет к увеличению поражённости с 7 до 55 %.

Таблица 23. Модель, иллюстрирующая умножающееся действие малых генов устойчивости пшеницы к жёлтой и стеблевой ржавчине (62)

Гены	Снижение интенсивности поражения каждым отдельным геном, %	Интенсивность поражения растений, %
1й	3	97
2й	6	91
3й	12	79
4й	24	55
5й	48	7

На основании экспериментов, проведенных в последние годы, многие учёные (7, 27, 62, 73 и др.) приходят к выводу, что неспецифическая устойчивость также детерминируется системой «ген-на-ген». Сидху (цит. по 7) считает, что горизонтальная устойчивость представляет собой вертикальную, модифицированную факторами окружающей среды. По его мнению, разделение генов устойчивости на большие и малые генетически неопределённо. Нельсон и др. (цит. по 7) также не находят разницы между большими и малыми генами устойчивости. Они считают, что действуя раздельно против одних рас, они обуславливают специфическую, в совокупности относительно других рас – неспецифическую устойчивость. При этом полигены хозяина взаимодействуют с полигенами паразита по типу «ген-на-ген». Нотт (62) утверждает, что «устойчивость неспецифична до тех пор, пока не доказана её специфичность».

8. ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ РАСЫ

Идентификация физиологических рас и прослеживание динамики изменения их состава в популяциях по годам необходимы при селекции устойчивых к бурой и жёлтой ржавчине сортов пшеницы. Расы определяют на основе типов инфекции на сортах – дифференциаторах (сортах-тестерах): все изоляты, проявляющие одинаковые типы инфекции на одних и тех же сортах идентифицируют как одну расу. Работа включает следующие этапы: 1) сбор образцов урединиоспор ржавчины; 2) размножение их; 3) выделение монопустульных изолятов и размножение их; 4) заражение сортов – дифференциаторов (19); 5) определение типов инфекции на последних; 6) сравнение полученных типов инфекции с таковыми рас в международных ключах (регистрах) и идентификация расовой принадлежности изолятов. Инокуляцию всходов сортов-дифференциаторов бурой ржавчиной проводят при 18-23°C, далее их выдерживают при режиме 18-23°C с 16-часовым днём при освещенности не менее 7000 люкс. Относительная влажность в течение инкубационного периода должна составлять 60-70 % (19). С жёлтой ржавчиной используют следующий метод (87, 94): всходы сортов-дифференциаторов инокулируют урединиоспорами и выдерживают во влажной камере в течение 48 часов при 9°C, 16-часовым днём, с освещенностью 7 500 люкс. В пре- и постинокуляционный период растения держат в режиме 18 часовой день при 18°C с освещенностью около 20 000 люкс, 6 часовая ночь при 15°C. Учёты типов инфекции проводят через 14-17 дней после заражения. Однако, для обеспечения воспроизводимости результатов и международной коммуникации рекомендуется оценивать вирулентность патогена в следующих **стандартных контролируемых условиях**: 16 часовой день с температурой 18°C и освещенностью не менее 10 000 люкс, 8 часовая ночь с температурой 11°C (59).

8.1. Определение рас возбудителя бурой ржавчины было начато в США в 1918 г. Мэйнсом и Джексоном (66), которые для этого использовали набор из 11 сортов-дифференциаторов. Три из них позже были исключены вследствие идентичности реакции с двумя другими сортами. Оставшиеся восемь сортов вошли в международный стандартный набор сортов-дифференциаторов. Ниже приведен их список (оз.-озимые, яр.-яровые):

1.	Malakof	CI 4898	(оз.);
2.	Brevit	CI 3778	(яр.);
3.	Webster	CI 3780	(яр.);
4.	Loros	CI 3779	(яр.);
5.	Mediterranean	CI 3332	(оз.);
6.	Hussar	CI 4843	(оз.);
7.	Democrat	CI 3384	(оз.);
8.	Carina	CI 3756	(яр.).

В дальнейшем была обнаружена вариабельность типов инфекции на сортах Brevit, Carina и Hussar в зависимости от окружающих условий, особенно температуры, и они были исключены из набора сортов-тестеров (45, 60). Известные в то время 228 рас, идентифицированные на полном наборе, оценили повторно на оставшихся пяти сортах и сгруппировали их в 27 рас, которых стали называть унифицированными и отмечать индексом UN перед номером расы (43, 61).

С тех пор идентификацию расового состава бурой ржавчины проводят в СНГ по двум системам – на пяти сортах по UN – системе и на полном стандартном наборе из 8 сортов-дифференциаторов. Международные регистры (ключи) для идентификации 183 (по системе 1961 года) и 228 (по UN-системе 1966 года) рас возбудителя бурой ржавчины по типам реакции восьми сортов-дифференциаторов пшеницы приведены в «Методических рекомендациях по изучению расового состава...» (15, 19).

В каждой стране стандартный набор сортов-дифференциаторов дополняют другими, ценными производственными сортами. Их называют дополнительным набором сортов-дифференциаторов. Такому набору дают кодовое обозначение, например, в Северной Америке – NA-61 и NA-65, в Южной – SEAS-61 и т.д. Расы, выявленные на стандартном и дополнительном наборах сортов-тестеров обозначают индексами. Например, индекс 5-NA-61-9 значит, что 5 – номер расы, определенной на стандартном наборе сортов-дифференциаторов, NA-61 – регион, для которого составлен дополнительный набор (Северная Америка) и год, когда он был утвержден комитетом североамериканских исследователей, 9 – номер расы, определенной на этом наборе (15, 19).

В странах Центральной Азии, включая Узбекистан, расовый состав возбудителя бурой ржавчины пшеницы начали исследовать с 1932 года (5). В исследованиях, проводившихся на полном наборе сортов-дифференциаторов раз в несколько лет, до 1989 года идентифицировано 32 расы: 10, 11, 16, 17, 20, 21, 29, 42, 55, 57, 62, 64, 67, 71, 72, 74, 77, 84, 92, 106, 107, 116, 118, 122, 164, 167, 168, 171, 172, 176, 184, и 210 (табл. 24). Из них доминирующей в регионе является раса 77, в отдельные годы – 20, 164, 176, 184, 16, 167, 21, иногда – 116, 62, и 21 (18, 20, 21, 25, 30, 26). Характеристика вирулентности этих рас приведена в таблице 25, а информация об остальных расах имеется в международных регистрах (19, 67).

Система идентификации рас на сортах-дифференциаторах имеет свои недостатки. Так, кроме известных генов устойчивости, на типы их реакции может влиять вся их генетическая основа (генотип в целом). Эти сорта могут содержать неизвестные гены (гены-модификаторы и т.д.), которые могут также влиять на взаимодействие хозяина и патогена. Чтобы избежать непредсказуемой вариабельности из-за влияния неизвестных факторов генотипов сортов и для улучшения воспроизводимости исследований расового состава, канадские исследователи, путём переноса отдельных генов с помощью скрещиваний, серий бэкроссов и отбора создали близкие к изогенным (моногенным) линии («near-isogenic lines») озимой пшеницы сорта Thatcher, теоритически при этом каждая линия содержит лишь один ген устойчивости. С 1989 года североамериканские исследователи бурой ржавчины отобрали для дальнейших работ 12 таких линий с генами устойчивости Lr1, 2a, 2c, 3, 3ka, 9, 11, 16, 17, 24, 26 и 30 (65, 80, 83); позже были получены линии с генами Lr 2b, 3ba, 10, 12, 14a, 14b, 15, 18, 20, 23, 28 и V(I).

Таблица 24. Расы *Puccinia triticina*, зарегистрированные на посевах пшеницы, дикорастущих злаках и в воздухе в странах Центральной Азии в 1932-1989 гг. (по литературным данным)

Годы	Расы возбудителя бурой пшеницы (в порядке преваляирования)		Источник литературы
	Основные	Сопутствовавшие или редкие	
1932-1941	20		5
1941-1971	20, 77, 21		5
1966-1971	77, 20	57,122,71,29,74,11,72,106,92,55,116,71,107	21
1976	184, 20, 164	116, 77, 168, 164, 62	26
	У*: 164, 20	184, 77, 164, 116	
1977	184, 62, 20, 116, 77, 171, 17		20
1978	20, 164, 77	167, 176, 184	26
	У*: 164, 20, 77	167, 184, 176	
1979	77, 20, 164	167, 184, 176	26
1980	77	20, 164, 167, 176, 184	26
	У*: 77	64, 20, 176, 184	
1983-1985	77, 16	20, 67, 118, 167, 210	25
1984	77	16, 122, 184	26
	ДЗ*: 77	184, 172	
	В*: 77	20, 42, 184	
1985	77, 176	20, 122, 164, 167, 176, 184	26
	У*: 77, 167,176,	20, 122, 184	
1986	77	57, 184, 172, 10, 20, 122	26**
	77	167, 20, 184, 164	26***
	ДЗ*: 77	10	26**
		167, 20, 84	26***
	В*: 77	16	26
1987	176, 77	20, 184, 167, 164	26
	ДЗ*: 77	172, 122, 184	26**
	ДЗ*: 20, 176, 77	184, 167	26***
	В*: 77	122, 184, 10, 167	26
1988	176, 77	167, 20, 184, 164	26
	ДЗ*: 77	184, 20	26**
	ДЗ*: 167,176, 77	20, 164, 184	26***
	В*: 77	184, 20, 172	26
1989	ДЗ*: 77	184	26**
	ДЗ*: 20, 164	184, 176, 167, 77	26***
	В*: 77	184	26

* Расы зарегистрированные: У- в Узбекистане, ДЗ-на дикорастущих злаках, В- в воздухе при авиафитопатологических исследованиях (26).

** Информация В.А. Мостового и др. (26).

*** Информация Г.Ф. Солотчиной и др. (26).

Таблица 25. Характеристика вирулентности рас возбудителя бурой ржавчины пшеницы, превалировавших в странах Центральной Азии и Узбекистана

Стандартный номер расы	Международный UN-номер расы	Типы инфекции на сортах-дифференциаторах							
		Malakof	Carina	Brevit	Webster	Loros	Mediterranean	Hussar	Democrat
Типы инфекции по шкале Мэйнса и Джексона (см. табл. 13)									
77	13	4	4	4	4	4	4	4	4
20	9	4	4	4	4	4	0	4	0
164	12	1-	2	4-	3	4	2+	4	1+
176	17	0	1±	3-	3++	3-	3	1	3++
16	1	2	2	2	2	2	1	2	1
167	17	0	2	3++	3++	4	3+	3	3
21	13	4	4	2	4	4	4	4	4
116	13	2-3	2-3	2-3	2-3	2-3	2-3	2-3	2-3
62	2	0	0	4	0	0-2	4	3	4
Типы инфекции по международным шкалам (см. табл. 13 и 15)*									
77	13	S	S	S	S	S	S	S	S
20	9	S	S	S	S	S	R	S	R
164	12	R	R	S	S	S	R	S	R
176	17	R	R	S	S	S	S	R	S
184	8	S	S	S	S	S	S	S	R
16	1	R	R	R	R	R	R	R	R
167	17	R	R	S	S	S	S	S	S
21	13	S	S	R	S	S	S	S	S
116	13	I	I	I	I	I	I	I	I
62	2	R	R	S	R	R	S	S	S

* R- устойчивый (тип инфекции 0, 0;, 1, 2-, 2, 2+);
 S- восприимчивый (тип инфекции 2++, X, 3 и 4);
 I- промежуточный (тип инфекции 2-3).

Необходимо отметить, что оценка образцов спор ржавчины лишь в фазу всходов неизбежно даёт неполную картину о вирулентности в популяции патогена. Для более глубокого познания вирулентности *Puccinia triticina* рекомендуется изучать также неспецифическую устойчивость (см. раздел 7) и проводить другие специальные исследования (44, 45, 82).

8.2. Определение рас возбудителя жёлтой ржавчины. Система Гасснера-Штрайба. О наличии физиологической специализации у *Puccinia striiformis* f.sp. *tritici* впервые сообщили Хангерфорд и Оуэнс (57) в 1923 г., что позже было подтверждено другими исследователями (42, 53, 54). Первую систему идентификации и номенклатуры рас жёлтой ржавчины составили Гасснер и Штрайб (53, 54), которая, после ревизии Фукс (51, 52), использовалась повсеместно до внедрения новой системы в 1970 г. (59). Стандартный набор сортов-дифференциаторов Гасснера и Штрайба состоял из следующих 11 сортов пшеницы (оз. – озимый, яр. – яровой сорт):

1. Michigan Amber (оз.)
2. Blé rouge d'ecosse (?)
3. Strubes Dickkopf (оз.)
4. Webster (яр.)
5. Holzapfels Frühweizen (?)
6. Vilmorin 23 (оз.)
7. Heines Kolben (яр.)
8. Carstens V (оз.)
9. Spaldings Prolific (оз.)
10. Chinese 166 (оз.)
11. Rouge prolific barbu (?)

При ревизии Фукс (52) исключила из этого набора сорт Holzapfels Frühweizen и добавила три новых сорта пшеницы – Lee, Reichersberg 42 и Nord Desprez; она опубликовала сводные данные по типам реакции этих сортов к 27 расам патогена (15, 52).

Гасснер и Штрайб (53, 54) включили в набор, кроме вышеуказанных 11 сортов пшеницы, также 6 сортов ячменя, 1- ржи и 1- *Triticum dicoccum* var. *triccum*. Типы инфекции 66 рас жёлтой ржавчины на этом наборе был обобщен Стаббсом в 1985 г. (88).

Новая система. С появлением сортов с новыми генами устойчивости, отсутствующими в стандартном наборе, а также нестабильности типов инфекции из-за чувствительности некоторых сортов, система Гасснера–Штрайба стала не удовлетворять требованиям селекционеров. В 1970 г. на совещании европейских исследователей было принято решение о переходе к новой системе идентификации рас жёлтой ржавчины (59). Для того, чтобы сделать систему приемлемой для всех стран, было рекомендовано использовать два набора сортов-дифференциаторов – международный и европейский (табл. 26). Кроме того, решено было дополнять их сортами, способными дифференцировать местную популяцию патогена. Состав местного дополнительного набора сортов-дифференциаторов может меняться, но сорта международного и европейского наборов должно быть постоянным для всех стран (19, 59).

Нумерация рас, идентифицированных на международном и европейском наборах сортов-тестеров, проводится по системе Хабгуда (19, 23, 55). Для обозначения расы, сорта-дифференциаторы должны располагаться в строго фиксированном (константном) линейном порядке, и каждому из них присваивается десятичный номер от 2^0 до 2^7 (2^n) (табл. 26).

Реакция каждого сорта-дифференциатора к определенному изоляту патогена пишется, используя цифру 0 для устойчивости (R) и 1- для восприимчивости (S). На всходах к устойчивым относят типы инфекции 0, 1, 2, 3 и 4, к восприимчивым – 5, 6, 7, 8 и 9 (табл. 14); на взрослых растениях устойчивыми считают типы реакции R и MR, восприимчивыми – MS и S (табл. 14, 15). Полученные серии нулей и единиц рассматриваются как бинарный (двоичный) номер и переводятся в десятичные значения, давая простой, уникальный номер для каждой расы. Для определения номера расы достаточно сложить десятичные значения сортов, которые проявляют реакцию восприимчивости к данной расе. Приведем примеры (табл. 27): в первом примере к изоляту ржавчины из восьми сортов-тестеров восприимчивы четыре: H, E, C, B. Тогда

номером расы будет 150 ($2^7+2^4+2^2+2^1=128+16+4+2$). Во втором примере к изоляту восприимчивы два из восьми сортов-тестеров: G и A; номер расы в этом случае – 65 ($2^6+2^0=64+1$).

**Таблица 26. Сорта-дифференциаторы
международного и европейского набора (19, 59)**

Десятичное обозначение	Наборы сортов-дифференциаторов	
	Международный	Европейский
1 ($=2^0$)	Chinese 166	Hybrid 46
2 ($=2^1$)	Lee	Reichersberg 42
4 ($=2^2$)	Heines Kolben	Heines Peko
8 ($=2^3$)	Vilmorin 23	Nord Desprez
16 ($=2^4$)	Moro	Compair
32 ($=2^5$)	Strubes Dickkopf	Carstens V
64 ($=2^6$)	Suwon 92x Omar	Spaldings Prolific
128 ($=2^7$)	Clement *	Heines VII

* Сорт Clement был введен в набор позже.

Таким образом, номер расы при использовании системы Хабгуда становится информативным. Его можно расшифровать и определить, какие сорта-дифференциаторы поражаются данной расой. Для этого цифру 2 нужно возвести в максимальную степень, чтобы сумма полученных чисел равнялась номеру расы. Например, раса 85 ($=64+16+4+1=2^6+2^4+2^2+2^0=01010101$) поражает сорта G, E, C, и A, а раса 100 ($64+32+4=2^6+2^5+2^2=01100100$) вирулентна к сортам G, F и B. Таким образом, краткий номер расы содержит информацию о реакциях большого количества сортов-дифференциаторов.

Номер расы жёлтой ржавчины рекомендуется писать следующим образом: в десятичной системе, сначала пишут номер по международному набору, затем – номер по европейскому набору с приставкой E (например, 36E132). В качестве примера Джонсон и др. (59) по этой системе описали некоторые европейские расы патогена, ранее известные под старыми номерами (табл. 28).

Определение рас на взрослых растениях. Устойчивость пшеницы к жёлтой ржавчине в фазе взрослых растений изучена далеко недостаточно. Она часто встречается у сортов пшеницы и имеет важное значение, так как широко используется в коммерческих посевах. Установлено, что устойчивость многих сортов в фазе взрослых растений также является расоспецифической и легко определяется с помощью тестов на сортах-дифференциаторах. Реакции всходов и взрослых растений часто не совпадают. Поэтому СИММУТ рекомендует определить расы патогена сначала в фазу всходов, а затем, в фазе взрослых растений (58, 80, 89, 94).

Таблица 27. Примеры использования системы Хабгуда для нумерации физиологических рас патогена

Параметры	Сорта-дифференциаторы								Номер расы
	Н	Г	Ф	Е	Д	С	В	А	
Десятичное обозначение	2^7	2^6	2^5	2^4	2^3	2^2	2^1	2^0	
	128	64	32	16	8	4	2	1	
Пример 1 Реакция 1 го сорта	S	R	R	S	R	S	S	R	
Бинарное обозначение	1	0	0	1	0	1	1	0	10010110
Десятичное обозначение	2^7			2^4		2^2	2^1		$2^7+2^4+2^2+2^1=150$
Пример 2 Реакция 2 го сорта	R	S	R	R	R	R	R	S	
Бинарное обозначение	0	1	0	0	0	0	0	1	01000001
Десятичное обозначение		2^6						2^0	$2^6+2^0=65$

Почти изогенные линии. По причинам, изложенным в разделе 8.1 в отношении бурой ржавчины, создание и использование близких к изогенным линий пшеницы для идентификации рас патогена на генной основе является актуальным и для жёлтой ржавчины (см. также раздел 9). Уже начато создание таких линий, например, на основе сорта Агоона с генами устойчивости Yr1, 5, 6, 15, и 17, и более успешно, на основе ярового сорта Avocet с генами Yr 1, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 15, 17, 18, 24, 26, 32, A, Sp, Sk (информация CIMMYT) и т.д.

Расы жёлтой ржавчины в Центральной Азии. Изучение расового состава жёлтой ржавчины в этом регионе начато в 1963 году по системе Гасснера-Штрайба, затем, с 1977 года – по новой системе на международном и европейском наборах сортов-тестеров (3, 8, 9, 26, 38). В исследованиях, проводившихся на наборе сортов-дифференциаторов Гасснера и Штрайба идентифицировано 30 рас: 5/6, 9, 11, 14, 19, 20, 23, 25, 28, 29, 31, 40, 42, M, 1H, X, X₁, N, C, a-1, a-2, a-3, a-4, a-6, a-7, a-8, a-9, a-10 (табл. 29). Из них в регионе доминировала раса 31, иногда, в отдельные года, наряду с ней или отдельно, превалировали также расы 20, a-8, 14, 23, 25, 40 и a-4 (3, 26). Характеристики вирулентности доминировавшей и превалировавших рас приведены в таблице 30, информация о типах инфекции остальных рас имеется в международных регистрах (15, 19, 88). По новой системе, на международном и европейском наборах в Центральной Азии в 1978-1989 гг. идентифицировано 45 рас жёлтой ржавчины: 0E0, 0E18, 0E128, 0E129, 2E0, 2E18, 4E0 4E2, 4E8, 4E16, 4E17, 4E18, 4E20, 4E22, 4E29, 4E129, 4E134, 4E150, 5E0, 5E20, 5E22, 5E28, 5E152, 6E0, 6E1, 6E16, 6E20, 6E22, 6E128, 6E132, 6E141, 6 E148, 6E150, 7E20, 7E22, 7E122, 7E132, 7E148, 7E149, 7E150, 15E150, 15E182, 39E150, 47E150, 47E182 (табл. 29). Из них в 1986-1989 гг. превалировали расы 6E20, 6E148 и 7E148.

Таблица 28. Европейские расы жёлтой ржавчины пшеницы (19, 59)

Номер расы		Реакция на сортах-дифференциаторах *														
		международного набора							европейского набора							
Новый	Старый	Suwon 92x Omar	Sturbes Dickkopf	Moro	Vilmorin 23	Heines Kolben	Lee	Chinese 166	Heines VII	Spadings Profitific	Carstens V	Compair	Nord Desprez	Heines Peko	Reichersberg 42	Hybrid 46
Десятичное обозначение		2 ⁶	2 ⁵	2 ⁴	2 ³	2 ²	2 ¹	2 ⁰	2 ⁷	2 ⁶	2 ⁵	2 ⁴	2 ³	2 ²	2 ¹	2 ⁰
0E8	32												8			1
0E9	32												8			
0E72	32/43									64			8			
6E6	20/A					4	2							4	2	
32E0	8		32													
32E32	7		32								32					
32E128	8B		32						128							
33E32	27/53		32					1			32					
36E132	54		32			4			128					4		
37E132	60		32			4		1	128					4		
39E134	60A		32			4	2	1	128					4	2	
40E8	3/55		32		8								8			
40E9	3/550 Opal		32		8								8			1
41E8	58		32		8			1					8			
41E136	58c		32		8			1	128				8			
82E16	20A	64		16			2					16				
104E9	3/55	64	32		8								8			1
104E137	3/55D	64	32		8				128				8			1
108E9	1B	64	32		8	4							8			1

* Баллы десятичного обозначения проставлены в случаях восприимчивой реакции сорта-дифференциатора (S), пустая клетка означает устойчивый тип реакции.

Таблица 29. Расы *Puccinia striiformis*, зарегистрированные на посевах пшеницы и дикорастущих злаках в Центральной Азии в 1963-1989 годах (по литературным данным)

Годы	Расы возбудителя жёлтой ржавчины пшеницы (в порядке превалирования)		Источник литературы
	основные	сопутствовавшие или редкие	
Расы, определенные по системе Гасснера Штрайба			
1963-1966	20, 25, 31, 5/6, M, H, X, E		8
1966-1969	31, 40, 19, 25, X, X ₁ , a-1, a-2, a-8, N		3
1966-1971	14, 20, 31	11, 25, 1H, 2H, 40, 29, 28, a-4c, 5/6, a-1, a-8	21
1967-1968	31, 40, a-8, X		3
1965	31	9	38
1966	31	20, 40, X, C, 25	
1967	31	20, a-1, 25, 40, C	
1968	31	25, 20, a-1, 23, C, a-4, 40, X, a-8, 5/6, a-10, a-2, a-9	
1969	31		
1970	31	C, 25, a-3, 20, 40, a-7, a-1, a-8, a-10, a-2	
1973	31	20	
*1965	31	42	
*1966	31	20, 40 X, 25, C	
*1967	31	a-1, 25, 20, 40, C	
*1968	31	25, a-1, C, a-2, a-4, a-8, a-10	
*1969	31		
*1970	31	20, a-7, C, 25, a-8, a-10	
*1973	31		
*1974	31		
*,**1967	20, 25	31, a-1	
*,**1968	31, 23, 20	a-1, a-8, 5/6	
*,**1969	31, 20, a-4	25, 23	
*,**1970	31	20, a-4, 23, a-1, a-8, 25, C, a-10	
1975	31, a-8, a-1, X, X ₁ , N, 25		
1976	31, a-8, a-10, X, a-1, X ₁		18
1978	a-10, a-8	a-1, a-3, a-7	26
*1978	a-8	a-3, a-10, a-1	
1979	31, 20	a-10, a-6, a-2, a-4, a-7	
*1979	31	a-10, a-7, 20, a-6, a-4, a-2	
*1980	20	31, a-2	
Расы, определенные по новой системе			
1978	2E0	6E16, 6E0, 0E0, 4E0	26
*1978	2E0	4E0, 6E16, 0E0	
1979	4E16	4E0, 7E149, 0E0, 0E18, 0E129, 2E18, 4E2, 4E8, 4E17, 4E18, 4E20, 4E22, 4E29, 4E129, 4E134, 4E150, 5E0, 5E20, 5E22, 5E28, 5E152, 6E0, 6E1, 6E141, 7E122	
*1979	0E0, 4E0, 5E28	2E18, 4E2, 4E129, 5E0, 7E22, 0E18, 0E128, 4E8, 4E16, 4E17, 4E20, 6E0, 6E141	
*1980	6E22	7E22	
1986	6E20, 7E20, 7E148	6E16	
1987	6E148, 6E20	6E150, 6E132, 6E22, 6E128, 7E148, 7E20, 7E150	
1988	6E148, 6E20	6E150, 7E148, 15E150, 7E20, 7E150, 7E132, 6E132, 39E150, 47E150, 47E182, 6E22, 7E22, 15E182	
1989	7E148, 6E20, 6E148	7E20, 15E150	
1986-1989	6E20, 6E148, 7E148	7E20, 6E150, 15E150, 6E16, 6E22, 7E22, 6E128, 6E132, 7E132, 7E150, 39E150, 15E182, 47E150, 47E182	
**1986-1989	6E20, 6E22, 6E148, 6E150, 7E148		

Расы зарегистрированы:

* в Узбекистане; ** на дикорастущих злаках.

Примечание: в 1978 г. на пшенице и дикорастущих злаках расовый состав был идентичен.

Таблица 30. Характеристика вирулентности рас возбудителя жёлтой ржавчины пшеницы, преваляровавших в странах Центральной Азии и Узбекистане

Раса	Основные сорта-дифференциаторы											Дополнительные сорта-дифференциаторы			
	Michigan Amber	Ble rouge d'ecosse	Strubes Dickkopf	Webster	Holzpf. Fruh.	Vilmorin 23	Heines Kolben	Carstens V	Spaldings Prolific	Chinese 166	Rouge Prolifique barbu	<i>Triticum dicoccum</i> var. <i>dicoccum</i>	Fong Tien	Heines Franken	Petkuser
Типы инфекции по шкале Гасснера и Штрайба (см. табл. 14)															
31	4	0	0	4	00	0	3	0	i	4	i	4	3	00	i (0)
20	4	0	0	4	0	0	3	0	i	i	i	4	4-	00	i (0)
14	4	0+	0	0	0	0	0	0	i	i	i	4	4-	00	i (0)
23	0	00	00	i	i	i	0	i	i	2+	0/00	4	4	i	i (0)
25	4	0	00	4-	00	00	0	i	i	i	i	4	0	00	i (0)
40	4	0	0	4-3	0	0	3	0	i	i	i	4			
Типы инфекции по международным шкалам (см. табл. 14 и 15)*															
31	S	R	R	S	R	R	S	R	R	S	R	S	S	R	R
20	S	R	R	S	R	R	S	R	R	R	R	S	S	R	R
a-8	S	S	R	S	R	R	S	R	R	R	S				
14	S	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	S	S	R	R
23	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	R	S	S	R	R
25	S	R	R	S	R	R	R	R	R	R	R	S	R	R	R
40	S	R	R	S	R	R	S	R	R	R	R	S			
a-4	R	R	R	S	R	R	R	R	R	R	R				

* R- устойчивый (типы инфекции i, 0, 0+, 00, 1, 2, 2+ по шкале Гасснера-Штрайба, 0, 1, 2, 3, 4 – по шкале Мак Нила и др.)

S- восприимчивый (типы инфекции 2++, 3, 4 по шкале Гасснера-Штрайба, 5, 6, 7, 8 и 9 – по шкале Мак Нила и др.)

9. ГЕНЕТИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ УСТОЙЧИВОСТИ

Устойчивость пшеницы к ржавчинным болезням обуславливается наличием у них отдельных генов устойчивости или их сочетаний. Гены устойчивости пшеницы к бурой ржавчине обозначаются сокращением Lr (от английских слов «leaf rust» - листовая (бурая) ржавчина) с добавлением номера гена и/или одной-нескольких букв, показывающих происхождение гена, например, Lr2a, Lr9, LrB, LrExch и т.д. Гены устойчивости пшеницы к жёлтой ржавчине обозначаются сокращением Yr (от английских слов «yellow rust» - жёлтая ржавчина) с добавлением номера гена и/или одной-нескольких букв, показывающих происхождение гена, например, Yr2, Yr3a, YrA, YrSp, YrSD и т.д.

По имеющимся неполным данным, у пшеницы выявлено более 55 генов устойчивости к бурой (Lr 1, 2, 2a, 2b, 2c, 2d, 3, 3a, 3bg, 3d, 3ka, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 14a, 14b, 15, 16, 17, 17b, 18, 19, 20, 21, 22a, 22b, 23, 24, 25, 26, 27, 28, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 36, 37, 38, 39, 40, 41, 44, 46, 52, Exch, B, OD-4, T3, Tc, Tr, W) и более 45 – к жёлтой ржавчине (Yr1, 2, 3, 3a, 3b, 3c, 3N, 3V, 4, 4a, 4b, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11, 12, 13, 14, 15, 16, 17, 18, 21, 24, 26, 27, 29, 32, 33, A, Av, CV, EM, H52, Inter, KAZ, MXP, SD, Sk, SOZ, Sp [=SP?], SPA, Su [SU?], TSS) (3, 5, 58, 62, 65, 73, 83). В обзорной работе СИММУТ (80) приведены названия сортов-источников этих генов, сортов-тестеров, с помощью которых можно определить их наличие, сведения о наличии сцеплений с другими генами устойчивости к ржавчинным болезням и другая полезная информация. Установлено местонахождение многих Lr-генов и некоторых Yr-генов в геномах и хромосомах пшеницы (табл. 31).

Таблица 31. Местоположение генов устойчивости к ржавчинным болезням в геномах пшеницы (80)

№ хромосомы	Геном А	Геном В	Геном D
Гены устойчивости к бурой ржавчине (Lr - гены)			
1	10	26, 33, 46	21, 40, 41
2	11, 17, 37, 38	13, 16, 23, 25	2*, 15, 22*, 39
3		27	24, 32
4	4, 12, 25, 31	28, 30	
5		18, 52	1
6		3*, 9, 36	
7	20	14*	19, 29, 34 (T2)
Гены устойчивости к жёлтой ржавчине (Yr – гены)			
1		9, 10, 15, 21, 29, H52	
2	1, 17, 32, CV	5, 7	8, 16
3			
4			
5			
6			
7		2, 6	18

*В данном локусе находятся множественные аллели.

В бывшем Среднеазиатском институте фитопатологии в 1976-1990 гг. генофонд вирулентности популяций ржавчинных грибов определяли на моногенных линиях сорта пшеницы Thatcher с генами Lr 1, 2, 2a, 2в, 2с, 2d, 3, 9, 10, 12, 13, 14, 14a, 14b, 16, 17, 18, 19, 20, 23, 24, 25, 26, 27, 31, Tr и Yr 1, 2, 3, 4, 4b, 5, 6, 7, 8, 9, 10, 11. Выявлена высокая эффективность генов устойчивости Lr9, 19, 24, 25, 27, 31, Tr; Yr 4b, 5, 9, 10, 11 (3).

Гены устойчивости пшеницы не проявляются, если оцениваемые популяции ржавчины содержат соответствующий ген или гены вирулентности (раса ржавчины может одновременно нести гены вирулентности против нескольких генов устойчивости). Поэтому крайне важно использовать в генетико-селекционных исследованиях чистые расы с известными сочетаниями генов вирулентности/авирулентности. Для определения наличия у пшеницы генов устойчивости к ржавчинным грибам обычно используют метод постулирования генов, генетический и цитогенетический анализы. Для *постулирования генов* всходы сорта с неизвестными генами устойчивости вместе с контрольными линиями растения-хозяина с установленными генами устойчивости индивидуально тестируют изолятами патогена с широким набором генов авирулентности/вирулетности. Для того, чтобы постулировать ген(ы) устойчивости, у всех изолятов сравниваются типы инфекции и спектр ответных реакций тест-сортов с избранными генотипами (80). Высокий тип инфекции на тест-линии указывает, что эта линия не имеет генов устойчивости, к которым тест-изолят имел бы гены авирулентности. Например, тест-изолят с геном, авирулетным к Yr3, продуцирующий высокий тип инфекции на тест-линии, будет указывать, что ген устойчивости Yr3 не имеется у этой линии. Если бы он имелся, линия была бы устойчивой и проявила бы низкий тип инфекции. В случаях, когда тест-линии проявляют такой же спектр и характер низких и высоких типов инфекции, что и на контрольной линии с установленными генами, постулируется, что тот ген имеется и у тест-линии (см. табл. 32). *Генетический анализ* проводят скрещиванием устойчивого и восприимчивого сортов или различных родительских линий с одним или более установленными генами. Исследуются гибриды F₁, F₂, F₃ и F_б. На основе наследуемости устойчивости в различных дочерних поколениях оценивают количество расщепляющихся генов устойчивости. Согласно закону расщепления Менделя, при отсутствии сцепления, ожидаемые в F₂ соотношения устойчивых к восприимчивым растениям могут составлять 3:1 (при наличии одного доминантного гена), 7:9 (2 рецессивных гена), 15:1 (2 доминантных гена), 9:7 (2 комплементарных гена) и т.д. (3, 5, 80). *Цитогенетический анализ* проводят с использованием растений пшеницы, у которых отсутствует одна (моносомии) или две (дисомии) хромосомы, одно плечо хромосомы (телосомии) или одна хромосома и одно плечо другой хромосомы (монотелосомии). При этом изучают потомства скрещивания избранных устойчивых сортов со стандартными восприимчивыми моно-, ди-, тело- или монотелосомиками и определяют местонахождение генов на хромосомах. С помощью этого метода достаточно быстро осуществляют перенос отдельных генов устойчивости на желаемые сорта пшеницы (80).

Таблица 32. Пример постулирования генов на модели с жёлтой ржавчиной (80)*

Сорта и линии пшеницы	Уг-гены	Типы инфекции по шкале МакНила и др.				Заключение о наличии (постулирование) генов устойчивости в тест-линиях
		Изоляты жёлтой ржавчины				
		1	2	3	4	
Контрольные линии						
Minister	3c	1	1	9	9	
Moro	10	2	9	2	9	
Линия E	Нет	9	9	9	9	
Тест линии						
Линия 1	?	1	1-2	9	9	3c
Линия 2	?	2	9	2-	9	10
Линия 3	?	0	7+	1N	9	**
Линия 4	?	9	9	9	9	Нет
Линия 5	?	1-2	1	2	9	3c, 10

* Пример изменен автором.

** Линия устойчива, но проявляемые низкие типы инфекции не связаны с Уг 3c или Уг 10. С помощью использованных изолятов невозможно постулировать гены устойчивости данной линии.

10. ПРОГНОЗ РАЗВИТИЯ РЖАВЧИННЫХ БОЛЕЗНЕЙ

Различают многолетний, сезонный долгосрочный и сезонный краткосрочный прогнозы. *Многолетний прогноз* позволяет проводить перспективное планирование мероприятий по борьбе с болезнями, определять потребность на ряд лет в химических средствах и технике, необходимых для защиты посевов в различных регионах, устанавливать необходимость проведения тех или иных организационно-хозяйственных, агротехнических и других мероприятий. *Долгосрочный прогноз* позволяет конкретизировать план защиты растений в предстоящем году. *Краткосрочный прогноз* предназначен для определения экономической целесообразности и сроков проведения защитных опрыскиваний фунгицидами. Многолетний и долгосрочный прогнозы определяют стратегию, а краткосрочный прогноз – тактику защиты.

Прогноз ржавчинных болезней пшеницы имеет очень важное практическое значение, ибо неподготовленность к борьбе с ними или несвоевременное проведение защитных мероприятий может повлечь за собой значительную или даже полную гибель урожая. Важно предвидеть и депрессию болезни и тем самым предупредить ненужные расходы сил и средств на борьбу с ней. Следовательно, для борьбы с ржавчинными болезнями пшеницы очень важен сезонный (долгосрочный и краткосрочный) прогноз (31).

Многолетний прогноз. Предвидение нарастания или затухания ржавчинных болезней может быть осуществлено на определенной территории по годам (повременная форма прогноза) или по расширению и сужению ареалов болезней, а также изменению зон вредоносности патогена (территориальная форма прогноза). Для постановки *повременного прогноза* используют показатели, характеризующие изменение популяций патогенов, особенно, появление и нарастание численности вирулентных рас и биотипов и динамику накопления заразного начала, состав сортов и их устойчивость к ржавчинным болезням, изменение условий произрастания растений в связи с агротехникой, мелиорацией и т.д. В этих же целях можно использовать данные об усилении агрессивности ржавчин пшеницы, связанной с численным нарастанием у сортов компонентов белка водорастворимых и других фракций. Чем больше сходства таких фракций у сортов растений и их паразитов, тем больше вероятность заражения. *Территориальный* или *пространственный многолетний прогноз* основан на анализе географического распространения ржавчинных болезней с агроклиматическим обоснованием выделяемых ареалов. Для разработки индексов такого прогноза обобщают фактические данные о распространении патогенов; устанавливают границы ареалов болезни на основании агроклиматических показателей, обуславливающих развитие патогена; рассчитывают вероятность возникновения эпифитотий и определяют зоны различной вредоносности болезни в установленном ареале. Обобщение многолетних данных о фактической распространенности болезни возможно при условии правильной ежегодной регистрации их. Нанесение на карты местообитаний патогенов является исходным моментом разработки многолетнего прогноза болезней, позволяет уточнить первоначальные очаги их появления и определить районы резервации и заноса инфекции. Многолетний прогноз выражается в форме научно – обоснованного

районирования территории по степени угрозы возникновения болезней. Для этого необходимо накапливать информацию, включая картирование ежегодных данных, фиксирование очагов болезней, расширение их ареала, выделение зон по интенсивности развития болезни, выделение зон по частоте эпифитотий, обоснование вероятности эпифитотий в этих зонах (31).

Сезонный долгосрочный прогноз составляется станциями защиты растений и позволяет предвидеть потенциальную возможность возникновения эпифитотий ржавчины на прогнозируемой территории за 30-365 дней. Для его постановки используют данные о количестве заразного начала, предрасположенности возделываемых сортов пшеницы к ржавчинным заболеваниям (в т.ч. степени их устойчивости или восприимчивости к видам патогенов) и ожидаемых погодных условиях (2, 31, 37).

Краткосрочный прогноз составляется на основе ежедневных наблюдений за заспоренностью воздуха и растений возбудителями ржавчины (2), анализа условий погоды, установления дня возможного заражения и проявления болезни, определения ожидаемых интенсивности поражения посевов и потерь урожая зерна, определения целесообразности и сроков применения фунгицидов (2, 22, 37). Краткосрочный прогноз развития ржавчин может быть поставлен, следуя рекомендациям сотрудников институтов бывшего ГУНИИЭПУ (главного управления научно-исследовательских и экспериментально-производственных учреждений) СССР (2, 22). Если по какой-либо причине не удастся составить краткосрочный прогноз, то необходимость и сроки первой обработки фунгицидом определяют или по экономическим порогам развития болезней, или с помощью экспертных систем (см. раздел 11).

11. МЕРЫ БОРЬБЫ С РЖАВЧИННЫМИ БОЛЕЗНЯМИ ПШЕНИЦЫ

К мерам борьбы с ржавчинной относят организационно-хозяйственные и агротехнические (севооборот, обработка почвы, подготовка, сроки и нормы высева семян, состав, сроки и нормы внесения удобрений), генетико-селекционные (выведение и возделывание устойчивых и толерантных сортов) и химический (протравливание семян и опрыскивание вегетирующих посевов фунгицидами).

11.1. ОРГАНИЗАЦИОННО-ХОЗЯЙСТВЕННЫЕ И АГРОТЕХНИЧЕСКИЕ МЕРЫ БОРЬБЫ

Агротехнические (культуральные) меры обуславливают по меньшей мере частичную пользу в борьбе с ржавчиной. Надо только сочетать разные их способы, так как в отдельности они не всегда дают достаточный эффект (68, 80). *Севообороты* не оказывают влияния на развитие ржавчин, так как их урединиоспоры распространяются по воздуху. *Обработка почвы*, в частности, пахота с оборотом пласта, способствует уничтожению самосева пшеницы и восприимчивых сорняков, на которых могут перезимовать возбудители ржавчины. В то же время предостерегают (68), что глубокая запашка или сжигание растительных остатков определенно неприменимы в связи с риском почвенной эрозии. Если это крайне необходимо, растительные остатки надо запахивать осенью непосредственно перед севом. Во многих странах применяется почвозащитная система земледелия, предусматривающая прямой посев семян пшеницы по незапаханной стерне и позволяющая избежать риск эрозии почвы, обогащающая ее гумусом и способствующая лучшему удерживанию снега в зимнее время (16, 68). Правильно подобранные *сроки сева* могут обеспечить «уход» посевов от поражения (68). Так создание и возделывание скороспелых сортов в Австралии, или ранний сев в Мексике, позволили избежать сильного поражения пшеницы стеблевой ржавчиной (69, 80). Для борьбы с полеганием посевов пшеницы (что усиливает поражение её болезнями), некоторые зерноводы их опрыскивают *регуляторами роста* типа хлоролинхлорида (XXX, или тур). При этом у высоко- и среднерослых сортов наблюдается укорачивание и утолщение стеблей, что значительно уменьшает полегание. Однако, опять же, это может сопровождаться усилением поражённости листьев и колосьев болезнями, в частности ржавчинными (68). Внесение минеральных *удобрений* и микроэлементов должно определяться данными агрохимических анализов почвы и листовой диагностикой. Общеизвестно, что избыточное азотное питание способствует повышению вегетативной массы растений, с одной стороны, и поражаемости болезнями, с другой. И наоборот, фосфорные, и особенно калийные, удобрения повышают устойчивость (и/или толерантность) пшеницы и снижают её поражаемость ржавчинными болезнями. Необходима *пространственная изоляция* полей с целью предотвращения перехода ржавчины от озимой пшеницы на яровую; семенные посевы нужно располагать на расстоянии не менее 1 км от производственных.

11.2. ГЕНЕТИКО-СЕЛЕКЦИОННЫЙ МЕТОД БОРЬБЫ

Выведение и возделывание устойчивых (и толерантных) сортов считается одним из основных элементов интегрированной защиты растений и наиболее эффективным методом борьбы с ржавчинными болезнями пшеницы. Однако с течением времени появляются новые вирулентные расы патогенов, и сорта теряют устойчивость. Поэтому селекционные работы должны вестись непрерывно, а расовый состав возбудителей ржавчины - контролироваться постоянно, в целях идентификации эффективных к ним генов устойчивости и внедрения их в возделываемые и/или новые сорта.

Основными путями использования устойчивости в практике является внедрение в сорта пшеницы «пирамиды генов», «развертывание генов» (“gene deployment”), создание «мультилиний», а также возделывание смеси сортов («мультиваров»), каждый из которых содержит разные гены устойчивости.

Пирамида генов – это внедрение в один и тот же сорт нескольких больших и/или малых генов для придания ему более широкой устойчивости. Внедрение больших генов часто оказывалось эффективным, хотя в некоторых случаях сорт все же быстро терял устойчивость. В отношении же пирамид малых генов, их создание и сочетание с другими хозяйственно-ценными признаками в одном сорте является трудной, хотя и выполнимой задачей. Неспецифическая устойчивость, обусловленная малыми генами, очень чувствительна к факторам окружающей среды. При сильной эпифитотии она оказывается мало эффективной, поэтому маловероятна её селекция на очень жестком инфекционном фоне. Более подходящим методом в данном случае являются повторяющиеся отборы с постепенным улучшением неспецифической устойчивости сорта (73, 80).

Развертывание генов – это возделывание сортов с содержанием разных генов устойчивости в различных эпифитотийно-опасных регионах. Практическое осуществление этой стратегии является трудной задачей, так как требуется одновременные координированные действия селекционеров, государственных учреждений и зерноводов. *Мультилинии* - это линии одного и того же сорта, каждая из которых несет различный ген устойчивости. *Мультивары* же можно создать путем выбора высокоурожайного и приспособленного к местным условиям сорта и внедрения в него различных генов устойчивости через бекроссы.

Таким образом, правильное использование специфической устойчивости видится либо в создании пирамид генов и чередовании сортов с разными генами во времени и пространстве, либо в создании мультилиний и мультиваров. При этом специфическую устойчивость можно комбинировать с неспецифической, например, вводя в разные линии мультилиний или мультиваров с неспецифической устойчивостью различные большие гены специфической устойчивости (5, 6, 73, 80).

Преимуществами генетико-селекционного метода (возделывания устойчивых сортов) являются следующие: уменьшается или отпадает нужда в отдельных элементах агротехнических мер (например, использование регуляторов роста, пространственная изоляция озимых и яровых посевов) и химической защите (не надо покупать дорогие фунгициды, не расходуются средства на их транспортировку, хранение и использование,

нет нужды строго следить за погодными условиями); уменьшается загрязненность окружающей среды, расходы на селекцию новых сортов распределяются между многими зерноводами. Недостатками же являются то, что сорта со временем теряют устойчивость, необходимо выводить новые сорта, надо следить за эволюцией патогенов (контролировать расовый состав).

Перед селекционерами Узбекистана стоит задача селекции устойчивых сортов пшеницы к ржавчине. Как показали исследования СИММУТ, с этой целью могут быть использованы гены устойчивости пшеницы, показывающие эффективность к местным популяциям бурой- Lr 13, 19, 28 и к жёлтой (Yr 2, 3V, 8, 10, 15, 17) ржавчин (16, 71).

11.3. ХИМИЧЕСКИЕ МЕРЫ БОРЬБЫ

Химические меры борьбы включают протравливание семян и опрыскивание посевов пшеницы фунгицидами в период вегетации. Целесообразность применения фунгицидов для опрыскивания посевов строго определяется рядом факторов. Так, в восточных и южных штатах США не рекомендуется применять этот метод на посевах, если ожидаемый урожай менее 20 ц/га (80), так как при этом химическая защита оказывается экономически невыгодным. В Бразилии, Парагвае (80) и Австралии (41) опрыскивают посевы при ожидаемой урожайности более 10-15 ц/га. Нецелесообразно опрыскивать посевы также при слабой или даже умеренной поражённости ржавчиной созревающих растений пшеницы, особенно если инфекция ограничивается листьями нижнего яруса, так как при этом не ожидается обязательного снижения урожая под их воздействием (68). Решение о применении химзащиты принимают на основании краткосрочного прогноза развития болезни на посевах и сопряженного с этим прогноза ожидаемых потерь урожая, при угрозе массового развития ржавчины, особенно на семенных посевах (2, 31, 68).

Для принятия научно-обоснованного решения о применении мер химической защиты проводят **мониторинг** развития ржавчинных болезней путем обследования посевов пшеницы по заранее намеченным маршрутам, охватывая не менее 10 % полей в каждом районе. На каждом поле учитывают распространенность и степень поражения растений бурой и/или жёлтой ржавчиной по соответствующим шкалам (67, 75), данные записываются в специальном журнале по форме, приведенной в таблице 5; отбирают образцы поражённых растений. По маршруту движения посещают опытные поля ГСУ и ГСИ, собирают информацию о том, связано ли наличие ржавчины с определенными сортами, датами посева или методами земледелия. Обследования проводят 3 раза: в фазу кущения-стеблевания, флагового листа - выходя в трубку и колошения. Собранные данные обобщаются в виде отчета и вместе с заключением о фитосанитарной обстановке и рекомендациями авторов представляются в центры по защите растений (31, 80). Собранные в обследованиях данные используются для постановки краткосрочного прогноза развития ржавчин. Если это не удастся по какой-либо причине, то необходимость и сроки первой обработки фунгицидом определяют по экономическим порогам развития болезней (табл. 33). Согласно этой таблице, опрыскивать посевы против жёлтой ржавчины целесообразно в начале фазы выхода в трубку, если степень поражения растений составляет 1-5% при ожидаемой урожайности более 40 ц/га. Если

же ожидаемая урожайность ниже (31-40 или 20-30 ц/га), то рекомендуется обработать посеы фунгицидами при более высокой поражённости (5-10% или 10-20%, соответственно). В то же время, согласно другим авторам (37), первое опрыскивание против жёлтой ржавчины должно быть проведено при количестве больных растений 15-20% и степени поражения листьев 0,5-1%; при более поздних обработках их эффективность снижается.

Таблица 33. Примерные экономические пороги развития бурой и жёлтой ржавчины пшеницы

Ожидаемая урожайность, ц/га	Интенсивность поражения листьев (%)* в фазы развития пшеницы**					Источник литературы
	Начало выхода в трубку (41-43)	Конец выхода в трубку (45-49)	Колошение (51-54)	Цветение (61-65)	Молочная спелость (73-77)	
Бурая ржавчина						
20-30		20-30	20-40			Пыжикова, 1987 (цит. по 36)
31-40		10-15	20-25			
Более 40		5-10	10-15			
Не указана	10 и более пустул на всех листьях одного стебля					2
Не указана					40	36
Жёлтая ржавчина						
20-30	10-20					Пыжикова, 1987 (цит. по 36)
31-40	5-10					
Более 40	1-5					
Не указана		5	10	30		36, 37

* Интенсивность поражения по шкалам Кобба (75) для бурой и Маннерса (67) для жёлтой ржавчины.

** Фазы развития пшеницы по шкале Цадокса и др. (96).

Важное значение имеет определение экономической целесообразности применения фунгицидов с учётом ожидаемой урожайности и прогнозируемых потерь урожая зерна. Последние можно определять на основе анализа степени поражённости листьев (табл. 6-11) с учётом прогноза погодных условий.

В табл. 34 приведена имеющаяся в литературе информация об устойчивости сортов пшеницы к жёлтой ржавчине. Дополнительные сведения об их устойчивости к жёлтой и бурой ржавчинам могут быть получены в ближайших к пользователю ГСУ и ГСИ.

Таблица 34. Реакция сортов пшеницы, возделываемых или перспективных в Узбекистане (и других Центральноазиатских странах) по реакции к жёлтой ржавчине (по литературным данным)

Наименование сорта	Реакция к жёлтой ржавчине	Источник литературы
Мягкая озимая пшеница <i>Triticum aestivum</i> L.		
Безостая	Восприимчив	40
	Средневосприимчив	17
Горлица	Восприимчив	40
Грекум 439	?	-
Добрия	Восприимчив	40
Достук	Относительно устойчив	17, 40
Интенсивная	Восприимчив	17, 40
Княжна	Относительно устойчив	17, 40
Красноводопадская 25	Восприимчив	4
	Средневосприимчив	17
Красноводопадская 210	Восприимчив	17
Крошка	Относительно устойчив	17, 40
Маржон	Восприимчив	17
Навруз	Восприимчив	17
Озода	Восприимчив	4, 17
Ок бугдой	Средневосприимчив	СИММУТ
Половчанка	Относительно устойчив	17, 40
Прогресс	Восприимчив	17
Руфа	Относительно устойчив	17
Санзар 4	Восприимчив	17
Санзар 6	Восприимчив	17
Санзар 8	Средневосприимчив	4, 40
Саратница	Восприимчив	17
Скифанка	Восприимчив	17, 40
Спартанка	Средневосприимчив	17
Тузпишар	?	-
Улугбек 600	Относительно устойчив	17, 40
Уманка	Относительно устойчив	17, 40
Унумли бугдой	Восприимчив	40
Хосилдор	?	-
Чилляки	Восприимчив	-
Шарора	Восприимчив	4, 17
Шердор	Восприимчив	40
Южная 12	Восприимчив	4
	Средневосприимчив	17

Юна	Восприимчив	17,40
Янбош	Относительно устойчив	17
Твердая озимая пшеница <i>Triticum durum</i> Desf.		
Александровка	Относительно устойчив	40
Бахт	Восприимчив	4
	Относительно устойчив	40
Леукурум 3	?	?
Марварид	?	?
Мягкая яровая пшеница <i>Triticum aestivum</i> L.		
Гиза 163	?	?
Гиза 164	?	?
Садс 1	?	?
Садс 2	?	?
Саха 8	?	?
Саха 69	?	?
Сурхак 5688	Средневосприимчив	38
Неодур	?	?
Тетрадур	?	?

Для оценки благоприятности условий погоды для развития жёлтой ржавчины можно воспользоваться данными, приведенными в табл. 35. Данная таблица составлена на основе анализа условий погоды февраля-мая 1999 года, когда наблюдалась сильная эпифитотия жёлтой ржавчины пшеницы в Сурхандарьинской области, распространившаяся на северо-запад до Ташкентской области (см. приложение 1). Благоприятными условиями погоды для вспышек бурой ржавчины можно считать, если в апреле осадки составляли более 50 мм, число дней с осадками 1 мм и более составили не менее 15, при среднесуточной температуре 18-25°C и относительной влажности воздуха более 65 % (8, 9, 16, 32 и др.).

Если было принято решение провести химическую борьбу, то начинают опрыскивать посеы одним из фунгицидов, зарегистрированных в Республике Узбекистан против ржавчинных болезней пшеницы (приложение 2). Если посеы поражены, кроме ржавчины, и другими болезнями (мучнистая роса, септориоз, жёлтая пятнистость), то надо использовать фунгициды с широким спектром действия (альто-супер, импакт, рекс, фалькон, фоликур БТ и др.). Обработку посевов с помощью наземной штанговой аппаратуры можно проводить в течение всего светового дня, но при скорости ветра не более 6 м/с. При этом можно также использовать для опрыскивания посевов смеси фунгицидов с удобрениями (карбамид, аммиачная селитра, микроэлементы) и инсектицидами (диметоат и др.).

Таблица 35. Оценка благоприятности условий погоды для развития местных вспышек и эпифитотий жёлтой ржавчины пшеницы.

Параметры	Благоприятность параметров погоды*	Февраль, 3 декада	Март	Апрель	Май, 1 декада
Осадки	Б	15 мм и более	60 мм и более	60 мм и более	15 мм и более
	Н	Менее 10 мм	Менее 50 мм	Менее 50 мм	Менее 12 мм
Число дней с осадками 1 мм и более	Б	2 и более	10-15 и более	10-15 и более	3 и более
	Н	Менее 2	Менее 10	Менее 10	Менее 3
Среднесуточная температура воздуха	Б	Выше 7°C	7-15 °C	10-17°C	Не выше 20-21°C
	Н	Ниже 0°C	Ниже 3-5°C и выше 20-21°C	Выше 20-21 °C	Выше 20-21°C
Среднесуточная относительная влажность воздуха	Б	65 % и выше	65 % и выше	65 % и выше	60 % и выше
	Н	Менее 55-60 %	Менее 55-60 %	Менее 55-60 %	Менее 50-55 %

* Б – благоприятные для развития жёлтой ржавчины пшеницы условия погоды.

Н – неблагоприятные для развития жёлтой ржавчины условия погоды.

Преимуществами химического метода являются высокая эффективность современных фунгицидов против ржавчинных (и других) заболеваний, сохранение значительного количества урожая. Отдельные триазоловые фунгициды обладают, помимо антигрибной, также и рострегулирующей активностью, повышают устойчивость к засухе и стрессам, снижают рост растений, вызывают утолщение и укорочение стеблей, что в определенной мере защищает и от полегания посевов. Недостатками этого метода являются высокая стоимость хороших фунгицидов, расходы, связанные с их хранением, транспортировкой и использованием, необходимость хранить значительные (стратегические) запасы фунгицидов, риск развития устойчивости патогенов при частом применении, недостаточная эффективность препаратов при большом давлении инфекции и благоприятных для заболевания погодных условиях (2, 31, 32, 36, 80). При обработке такими фунгицидами, как байлетон, тилт, при некотором повышении натуры, снижается качество – уменьшаются содержание клейковины, растяжимость, упругость, сила муки и др. (32). Необходимо также отметить, что в принятой в Узбекистане практике зерносеяния не оставляется технологических полос на полях. Это, а также недостаточная обеспеченность хозяйств техникой, особенно штанговыми опрыскивателями, могут быть проблемами,

требующими решения при организации химической защиты посевов пшеницы от ржавчинных заболеваний.

#

На основании анализа различных методов защиты от ржавчинных заболеваний ученые СИММУТ (80) заключают (табл. 36), что наиболее эффективными методами защиты пшеницы от ржавчинных болезней являются создание пирамид генов, развертывание генов и опрыскивание фунгицидами; эффективность высевания мультилиний и мультиваров колеблется от низкой до высокой. Из них экономически выгодными являются создание пирамид генов, менее - развертывание генов и высевание мультиваров.

Таблица 36. Сравнительная характеристика различных методов защиты пшеницы от ржавчинных болезней (80)

Метод борьбы	Кто разрабатывает и/или применяет	Стоимость разработки и применения метода	Эффективность метода
Генетико-селекционный			
- Пирамиды генов	Селекционер	Относительно дешевая	Высокая
- Развертывание генов	Группа селекционеров и организаций	Умеренная	Высокая
- Мультилинии	Селекционер	Высокая	Низкая до высокой
- Мультивары	Производители семян	Умеренная	Низкая до высокой
Химический	Зерновод	Высокая	Высокая
Агротехнический	Зерновод	Дешевая	Низкая

СПИСОК ОСНОВНЫХ ИСТОЧНИКОВ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Абиев С.А. Жёлтая ржавчина злаков Казахстана. Алма-ата: «Гылым», 1993, 104 с.
2. Андропова М.С., Бирюкова Р.Л., Гранин Е.Ф. и др. (всего 22 автора). Рекомендации по химической защите зерновых культур от ржавчины. МСХ СССР, ГУ-НИИЭПУ. М.: «Колос», 1976, 46 с.
3. Ахмедов Р.А. О расах возбудителя жёлтой ржавчины пшеницы на юге Казахстана и в Киргизии. Автореф. канд. дис. М.: 1972, 21 с.
4. Бабоев С.К., Юсупов Ш., Мурзикова И., Хохлачева В.Е., Моргунов А.И. Изучение перспективных сортов пшеницы Центральной Азии и Закавказья на устойчивость к жёлтой ржавчине и продуктивность в условиях Узбекистана. Вестник № 1 региональной сети по внедрению сортов пшеницы и семеноводству. Алматы: 2002, с. 17-20.
5. Берлянд-Кожевников В.М., Дмитриев А.П., Будашкин Е.Б., Шитова И.П., Рейтер Б.Г. Устойчивость пшеницы к бурой ржавчине (генетическое разнообразие популяций гриба и растения-хозяина). Новосибирск: «Наука», 1978, 310 с.
6. Вандерпланк Я.Е. Устойчивость растений к болезням. М.: 1978, 253 с.
7. Волуевич Е.А., Палилова А.Н. Генетические основы устойчивости растений к болезням. Стр. 5-57 в кн.: «Проблемы иммунитета с.х. растений к болезням». Минск: «Наука и техника», 1988, 247 с.
8. Георгиевская Н.А. К познанию закономерностей развития жёлтой ржавчины пшеницы. Труды ВИЗР, 1966, вып. 26, с. 55-63.
9. Георгиевская Н.А. Расы жёлтой ржавчины в Закавказье и их значение для селекции. Автореф. канд. дис. Л.: 1967, 20 с.
10. Гузь Л.Н. Биоэкологические особенности развития бурой ржавчины пшеницы (*Puccinia recondita* Rob.: Desm. f. sp. *tritici*) в республиках Средней Азии и Южного Казахстана. Автореф. канд. дис. М.: 1988, 17 с.
11. Зейналова Ю.Д. Особенности развития жёлтой ржавчины на поливной пшенице. Вестник с.х.н., Алма-Ата, 1972, № 4, с. 101-104.
12. Зейналова Ю.Д. Вредоносность жёлтой ржавчины пшеницы в горной зоне Казахской ССР. В кн.: «Ржавчина хлебных злаков». М.: «Колос», 1975, с. 19.
13. Кайдаш А.С., Бессемельцев В.И., Добрянская И.В. Возможные потери урожая озимой пшеницы от жёлтой ржавчины (*Puccinia striiformis* West). Микология и фитопатология, 1976, т. 10, в. 6, с. 509-510.
14. Кайдаш А.С., Шинкарев В.П., Афонин С.П. Увеличение степени видимого заражения растений пшеницы жёлтой ржавчиной за счет роста мицелия в листьях. Микология и фитопатология, 1975, т. 9, в.1. с. 57-60.

15. Кирай З., Клемент З., Шаймоши Ф., Вереш Й. Методы фитопатологии. Пер. с англ. М.: «Колос», 1974, 344 с.
16. Койшибаев М. Болезни зерновых культур. Алматы: «Бастау», 2002, 368 с.
17. Койшибаев М.К., Моргунов А.И. Жёлтая ржавчина злаков. Инф. Бюлл. GTZ и СИММУТ «Семеноводство и селекция пшеницы в Центральной Азии», 2002. № 2, с. 17-20.
18. Коновалова Н.Е., ... Баженова В.М., ... Солотчила Г.Ф. и др. Распространение рас возбудителей ржавчины хлебных злаков на территории СССР в 1976 г. Микология и фитопатология, 1978, т. 2, в. 6, с. 504-510.
19. Коновалова Н.Е., Семенова Л.П., Сорокина Г.К. и др. Методические рекомендации по изучению расового состава возбудителей ржавчины хлебных злаков. М., 1977, 144 с.
20. Коновалова Н.Е., Суздальская М.В., Семенова Л.П. и др. Распространение рас возбудителей ржавчины хлебных злаков на территории СССР в 1975 г. Микология и фитопатология, 1977, т. 11, в. 6, с. 499-503.
21. Лесовой М.П., Федорова В.А., Шкоденко В.И. и др. Расообразование у *Puccinia triticina* Erikss. и *P. striiformis* West. в СССР. Микология и фитопатология, 1972. т. 6, в. 5, с. 428-435.
22. Методические указания по краткосрочному прогнозу жёлтой ржавчины пшеницы. МСХ СССР. М.: «Колос», 1972, 9 с.
23. Михайлова Л.А., Одинцова И.Г., Афанасенко О.С. Генетика взаимоотношений паразита и растения-хозяина. С. 358-375 в кн.: «Методы экспериментальной микологии. Справочник». Киев: «Наукова Думка», 1982, 550 с.
24. Мостовой В.А. Развитие возбудителя стеблевой ржавчины пшеницы (*Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici* Erikss. et Henn.) в Средней Азии. Автореф. канд. дис. М.: 1975, 21 с.
25. Мостовой В.А., Бережнова Г.И. Расовый и генотипический состав возбудителя бурой ржавчины пшеницы в Средней Азии и Северном Казахстане. Узб. биол. ж., 1988, № 2, с. 45-47.
26. Мостовой В.А., Бережнова Г.И., Гузь Л.Н., Солотчина Г.Ф., Баженова В.М. Топчий О.Н. и др. Отчеты САНИИФ по темам «Подрезка-1.1» (1986-1989), «Подрезка-1.6» (1986-1989), «Подрезка-3.1» (1986-1989), «Плодоводство-3.2» (1986-1989), «Рассмотрение-1.2» (1985), «7.1» (1977) и «9.2-179-76 ПК» (1977-1980). Ташкент: 1977-1990 (неопубл.).
27. Пирсон К., Сидху Г. Генетика взаимоотношений в системе хозяин-паразит. В кн.: «Использование мутаций в селекции растений на устойчивость к болезням». Пер. с англ. Л.: 1974, с. 15-28.
28. Санин С.С., Назарова Л.Н., Дубынина Т.С. и др. Методические указания по составлению прогнозов стеблевой ржавчины пшеницы. М.: «Колос», 1982, 40 с.

29. Санин С.С., Пыжикова Г.В., Стрижекозин Ю.А. Рекомендации: Химическая защита пшеницы от бурой ржавчины при интенсивной технологии возделывания. М.: 1988, 11 с.
30. Смирнова Л.А., Анпилогова Л.К., Соловьева А.И. и др. Расообразование у *Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici* в СССР. Микология и фитопатология, 1971, т. 5, в. 6, с. 494-499.
31. Степанов К.М., Чумаков А.Е. Прогноз болезней с.х. растений. Л.: «Колос», 1972, 272 с.
32. Турапин В.П., Мостовой В.А. Ржавчинные болезни зерновых культур в республике Казахстан и борьбы с ними. МСХ РК. Алматы: 1995, 142 с.
33. Ульянищев В.И. Определитель ржавчинных грибов СССР. Часть 2. Л.: «Наука», 1978, 384 с.
34. Флор Х.Х. Генетическое регулирование взаимодействий хозяина и паразита при болезнях, вызываемых ржавчинными грибами. В. кн.: «Проблемы и достижения фитопатологии». Пер. с англ. М.: «Урожай», 1962, с. 149-159.
35. Чумаков А.Е. Защита пшеницы от ржавчины. Л.: 1964 98 с.
36. Чумаков А.Е., Захарова Т.И. Вредоносность болезней с.х. культур. ВАСХНИЛ, ВИЗР. М.: «Агропромиздат», 1990, 128 с.
37. Чумаков А.Е., Наумова И.П., Захарова Т.И. Рекомендации по защите хлебных злаков от ржавчины и мучнистой росы. МСХ СССР. М.: «Колос», 1980, 31 с.
38. Шаварина З.А. Жёлтая ржавчина пшеницы *Puccinia striiformis* West. в республиках Средней Азии и Южном Казахстане. Дис. канд. биол. н. Ташкент: 1979, 133 с.
39. Омонов А.О. Сиддилов Р.Э. Буғдойнинг сарик, қўнғир занг ва қорақуя касалликлари ҳамда уларга қарши кураш омиллари. Пахтачилик ва дончилик, 2000, № 2, с. 33-35 (Жёлтая, бурая ржавчины и головневые заболевания пшеницы и меры борьбы с ними).
40. Ҳамраев А.Ш., Ҳасанов Б.А., Очилов Р.О., Азимов Ж.А., Эшматов О.Т., Рашидов М.И. Галла ва шолени зараркунанда, касалликлар ва бегона ўтлардан ҳимоя қилиш. Тошкент: 1999, 123 бет (Защита зерновых культур и риса от насекомых-вредителей, болезней и сорняков).
41. Abstracts of the 11-th Cereal Rusts & Powdery Mildews Conference. John Innes Centre, Norwich, England: 22-27 Aug. 2004.
42. Allison C., K. Isenbeck. Biologische Spezialisierung von *Puccinia glumarum tritici* Erikss. und Henn. Ph.Z., 1930, No2: 87-98.
43. Basile R. A diagnostik key for the identification of physiologic races of *Puccinia rubigo-vera tritici* grouped according to a unified numeration scheme. Plant Dis. Rep., 1957, 41: 508-511.

44. Browder L.E. Pathogenic specialization in cereal rust fungi, especially *Puccinia recondita* f.sp. tritici: concepts, methods of study and applications. USDA Techn. Bull. 1432. 1971:51 pp.
45. Chester K.S. The nature and prevention of the cereal rusts as exemplified in the leaf rust of wheat. Chronica Botanica, Waltham, Mass., USA, 1946: 269 pp.
46. Dietz S.M., J.W. Hendrix. Reaction of grass to stripe rust at Pullman, Washington (abstr.). Phytopathology, 1962, 52, 8: 730.
47. Doling D.A., J.K. Doodson. The effect of yellow rust on the yield of spring and winter wheat. TBMS, 1968, 51: 427-434.
48. Feekes W. Detarwe en haar milieu. Versl. techn. Tarwe comm., 1941, 12: 523-888.
49. Flor H.H. The complementary genesystems in flax and flax rust. Adv. Genetics, 1956, 8: 29-54.
50. Flor H.H. Current status of the gene-for-gene concept. Ann. Rev. Phytopathology, 1971, 9: 275-276.
51. Fuchs E. Der stand der Rassenspezialisierung beim Gelbrost (*Puccinia glumarum* [Schm.] Erikss. et Henn.) in Europa. Nachr. Deutsch. Pflanzenschutzd. Brann-shweig, 1956, 8: 87-93.
52. Fuchs E. Untersuchungen über die physiologische specialisierung des weizengelbrostes (*Puccinia striiformis* West. f. sp. tritici Erikss. et Henn.) in den Jahren 1959-1964 und über das Anfälrog-Keitsehalten einiger Weizensorten. Nachr. Deutsch. Pflanzenschutzd., 1965, 17: 161-176.
53. Gassner G., W. Straib. Experimentelle Untersuchungen über das Verhalten der Weizensorten gegen *Puccinia glumarum*. Ph.Z., 1929, 1: 215-275.
54. Gassner G., W. Straib. Die Bestimmung der bioloischen Rassen des Weizengelbrostes (*Puccinia glumarum* f. sp. tritici [Schmidt] Erikss. und Henn.). Arb. Biol. Reichsanstalt für Land und Forstwirt., 1932, 20: 141-163.
55. Habgood R.M. Designation of physiologic races of plant pathogens. Nature, 1970, Sep. 19, 227, N T-38 (N 5264): 88-89.
56. Hendrix J.W., E.H. Lloyd. Low temperature survival of the stripe rust fungus in host tissue. Phytopathology, 1966, 56, 2:148.
57. Hungerford C.W., C.E. Owens. Specialized varieties of *Puccinia glumarum* and hosts for variety tritici. J. Agric. Res., 1923, 25: 363-401.
58. Johnson R. Durable resistance to yellow (stripe) rust in wheat and its indications in plant breeding. Pages 63-75 in: CIMMYT 1988. Breeding strategies for resistance to the rusts of wheat. Mexico, D.F. CIMMYT, 151 pp.
59. Johnson R., R.W. Stubbs, E. Fuchs, N.H. Chamberlain. Nomenclature for physiological races of *Puccinia striiformis* infecting wheat. TBMS, 1972, 58, 3: 475-480.
60. Johnston C.O. Unified number for races of *Puccinia triticina*. Robigo, 1956, 1:2.

61. Johnston C.O., L.E. Browder. Seventh revision of the International register of physiologic races of *Puccinia recondita* f. sp. *tritici*. Plant Dis. Rep. 1966, 50, 10: 756-760.
62. Knott D.R. Using polygenic resistance to breed for stem rust resistance in wheat. Pp. 39-47 in: CIMMYT 1988. Breeding strategies for resistance to the rusts of wheat. Mexico, D.F. CIMMYT, 151 pp.
63. Lloyd E.H. Influence of low temperature on the behavior of wheat leaves infected with *Puccinia striiformis* West. Washington State Univ., Ph. D. Thesis, 1968.
64. Loegering W.Q. Genetics of the pathogen-host association. Pp. 165-192 in: W.R. Bushnell, A.P. Roelfs, eds. Cereal Rusts. Vol.1: Origins, Specificity, Structure, and Physiology. Orlando: Acad. Press, 1984.
65. Long D.L., J.A.Kolmer. North America system of nomenclature for *Puccinia recondita* f. sp. *tritici*. Phytopathology, 1989, 79: 525-529.
66. Mains E.B., H.S. Jackson. Physiologic specialization of the leaf rust of wheat *Puccinia triticina* Erikss. Phytopathology, 1926, 16, 1: 89-120.
67. Manners J.G. Studies on the physiologic specialization of yellow rust (*Puccinia glumarum* [Smidt] Erikss. et Henn.) in Great Britain. Ann. Appl. Biol., 1950, 37, 2: 187-214.
68. Martens J.W., W.L.Seaman, T.G. Atkinson. Diseases of field crops in Canada. An illustrated compendium. Can. Phytopath. Soc., 1994: 160 pp.
69. McIntosh R.A. Cytogenetical studies in wheat. X. Monosomic analysis and linkage studies involving genes for resistance to *Puccinia graminis tritici* in cultivar Kota. Heredity, 1978, 41: 71-82.
70. McNeal F.H., C.F. Konzak, E.P. Smith, W.S. Tate, T.S. Russell. A uniform system for recording and processing cereal research data. USDA ARS, 1971: pp. 34-121.
71. Morgounov A., M. Yessimbekova, Sh. Rsaliev, S. Baboev, H. Mumidjanov, M. Djunusova. High yielding winter wheat varieties resistant to yellow and leaf rust in Central Asia. Abstract A2.52 of the poster in: 11th Int. Cereal Rusts & Powdery Mildews Conf. Abstracts. Part 2. Posters & Workshop Sessions. John Innes Centre, Norwich, England: 22-27 Aug. 2004.
72. Mundy E.J. The effect of yellow rust and its control on the yield of Joss Cambier winter wheat. Plant Pathol., 1973, 22: 171-176.
73. Parlevliet J.E. Strategies for the utilization of partial resistance for the control of cereal rusts. Pp. 48-62 in: CIMMYT 1988. Breeding Strategies for Resistance to the Rusts of Wheat. Mexico, D.F. CIMMYT, 151 pp.
74. Person C. Gene-for-gene relationship in host-parasite systems. Can J. Bot., 1959, 37: 1101-1130.
75. Peterson R.F., A.B. Campbell, A.E. Hannah. A diagrammatic scale for estimating rust intensity of leaves and stem of cereals. Can. J. Res. Sect. C, 1948, 26, 4: 496-500.

76. Rajarams S., R.P. Singh, E. Torres. Current CIMMYT approaches in breeding wheat for rust resistance. Pp. 101-118 in: CIMMYT 1998. Breeding strategies for resistance to the rusts of wheat. Mexico, D.F. CIMMYT, 151 pp.
77. Robinson R.A. Horizontal resistance. Rev. Plant Pathol., 1973, 52, 8: 483-501.
78. Roelfs A.P. Race specificity and methods of study. Pp. 131-164 in: A.P. Roelfs, W.K. Bushnell, eds. The Cereal Rusts. Vol. 1: Origins, Specificity, Structure, and Physiology. Orlando: Acad. Press, 1984.
79. Roelfs A.P., J.V. Groth. *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*, black stem rust of *Triticum* spp. Pp. 345-361 in: G.S. Sidhu, ed. Advances in Plant Pathology. Vol. VI: Genetics of pathogenic fungi. L: Acad. Press, 1988.
80. Roelfs A.P., R.P. Singh, E.E. Saari. Rust Disease of wheat: concepts and methods of disease management. Mexico, D.F. CIMMYT, 1992: 81pp.
81. Saari E.E., J.M. Prescott. World distribution in relation to economic losses. Pp. 259-298 in: A.P. Roelfs, W.R. Bushnell, eds. The cereal rusts. Vol.2: Diseases, Distribution, Epidemiology, and Control. Orlando: Acad. Press, 1985.
82. Samborski D.J. Wheat leaf rust. Pp. 39-59 in: A.P. Roelfs and W.R. Bushnell, eds. The cereal rusts. Vol. 2: Diseases, Distribution, Epidemiology, and Control. Orlando: Acad. Press, 1985.
83. Samborski D.J., P.L.Dyck. Inheritance of virulence in wheat leaf rust on the standard differential wheat varieties. Can. J. Gen. Cyt., 1968, 10, 1: 24-32.
84. Seck M., P.S. Teng, A.P. Roelfs. The role of wheat leaves in grain yield and leaf rust losses (abstr.). Phytopathology, 1985, 75: 1299.
85. Sharp E.L. Prepenetration and postpenetration environment and development of *Puccinia striiformis* on wheat. Phytopathology, 1965, 55, 2: 198-203.
86. Simmonds N.W. Synthesis: the strategy of rust resistance breeding. Pp. 119-138 in: CIMMYT 1988. Breeding strategies for resistance to the rusts of wheat. Mexico, D.F. CIMMYT, 151 pp.
87. Stubbs R.W. Influence of light intensity on the reactions of wheat and barley seedlings to the *Puccinia striiformis* West. Phytopathology, 1967, 57, 6: 615-617.
88. Stubbs R.W. Stripe rust. Pp. 61-101 in A.P. Roelfs, W.R. Bushnell, eds. The cereal rusts. Vol. II; Diseases, Distribution, Epidemiology, and Control. Orlando: Acad. Press, 1985.
89. Stubbs R.W. Pathogenicity analysis of yellow (stripe) rust of wheat and its significance in global context. Pp. 23-38 in: CIMMYT 1988. Breeding strategies for resistance to the rusts of wheat. Mexico, D.F. CIMMYT, 151 pp.
90. Stubbs R.W., J.M. Prescott, E.E. Saari, H.J. Dubin. Cereal Disease Methodology Manual. CIMMYT, Mexico, 1986: 46 pp.
91. Tollenaar H., B.R. Houston. A study of the epidemiology of stripe rust, *Puccinia striiformis* West. in California. Can. J. Bot., 1967, 45, 3: 291-307.

92. Vanderplank J.E. Plant diseases: epidemics and control. N. Y. & L. Acad. Press, 1963: 344 pp.
93. Zadoks J.C. On the formation of physiologic races in plant parasites. *Euphytica*, 1959, 8, 1: 104-116.
94. Zadoks J.C. Yellow rust on wheat studies in epidemiology and physiologic specialization. *Tijdschr. Planteziekten*, 1961, 67: 69-256.
95. Zadoks J.C., J.J. Bouwman. Epidemiology in Europe. Pp. 329-369 in: A.A. Roelfs, W.R. Bushnell, eds. *The cereal rusts. Vol. 2: Diseases, Distribution, Epidemiology, and Control*. Orlando: Acad. Press, 1985.
96. Zadoks J.C., T.T. Chang, C.F. Konzak. A decimal code for the growth stages of cereals. *Weed Res.*, 1974, 14, 6: 415-421.
97. Zilinsky F.J. Common diseases of small grain cereals. A guide to identification. CIMMYT, Mexico, 1983: 142 pp.

Приложение 1. Среднесуточная температура и относительная влажность воздуха, наблюдавшиеся в период с 20 февраля по 20 мая эпифитотийного для жёлтой ржавчины пшеницы 1999 года в сравнении со среднемноголетними их параметрами по четырем метеостанциям Узбекистана

Метеостанция	Год	Метеоусловия по декадам месяцев										
		Февраль	Март				Апрель				Май	
		3	1	2	3	За ме- сяц	1	2	3	За ме- сяц	1	2
Среднесуточная температура воздуха, °С												
Термез	1999	12,1	9,0	9,1	12,9	10,4	15,1	17,3	17,5	16,7	23,4	25,4
	Среднемноголетние	6,7	9,1	11,9	13,4	11,5	15,9	18,8	21,1	18,6	22,5	24,3
Карши	1999	11,5	8,5	7,3	12,6	9,5	13,9	16,3	16,2	15,5	22,8	23,7
	Среднемноголетние	5,1	7,3	10,3	11,8	9,9	14,2	17,3	19,3	16,9	20,9	22,9
Джизак	1999	10,0	7,5	3,5	10,9	7,4	12,4	16,3	13,6	14,1	21,5	22,1
	Среднемноголетние	3,2	5,5	8,8	10,8	8,5	13,3	16,1	17,7	15,7	19,3	21,2
Сирдарья	1999	9,3	6,9	3,9	10,6	7,2	12,3	16,3	13,5	14,0	21,9	22,1
	Среднемноголетние	2,7	5,2	8,4	10,7	8,2	13,1	16,1	17,7	15,6	19,3	21,0
В среднем по че- тырем м/с	1999	10,7	8,0	5,9	11,7	8,6	13,4	16,5	15,5	15,1	22,4	23,3
	Среднемноголетние	4,4	6,8	9,9	11,7	9,5	14,1	17,1	18,9	16,7	20,5	22,3

Продолжение

Среднесуточная относительная влажность воздуха, %												
Термез	1999	66,6	83,6	74,3	76,1	77,9	70,0	62,7	53,6	62,1	45,7	45,3
	Средне многолетние	68,1	66,1	61,3	63,5	63,6	61,8	58,3	52,3	57,5	49,2	42,6
Карши	1999	63,5	68,6	62,6	62,2	64,4	66,0	58,7	48,0	57,6	46,7	47,6
	Средне многолетние	72,3	71,3	65,9	67,7	68,3	66,4	61,3	56,5	61,4	53,3	45,1
Джизак	1999	69,9	72,4	66,1	68,1	68,8	67,0	64,5	53,5	61,7	54,9	59,0
	Средне многолетние	74,1	74,0	69,7	68,2	70,5	65,2	62,9	60,8	63,0	57,7	48,3
Сирдарья	1999	81,5	84,5	73,4	78,6	78,8	79,2	76,4	65,6	71,3	64,9	70,9
	Средне многолетние	74,5	73,4	68,8	68,3	70,1	66,3	63,9	62,2	64,1	59,8	53,6
В среднем по четырем м/с	1999	70,4	77,3	69,1	71,3	72,5	70,5	65,6	55,2	63,2	53,1	55,7
	Средне многолетние	72,2	71,2	66,4	66,9	68,1	64,9	61,6	57,9	61,5	55,0	47,4

Продолжение. Сумма осадков и число дней с осадками 1 мм или более, наблюдавшиеся в период с 20 февраля по 20 мая эпифитотийного для жёлтой ржавчины пшеницы 1999 года в сравнении со среднемноголетними их параметрами по четырем метеостанциям Узбекистана

Метеостанция	Год	Метеоусловия по декадам месяцев										
		Февраль	Март				Апрель				Май	
		3	1	2	3	За ме- сяц	1	2	3	За ме- сяц	1	2
Осадки, мм												
Термез	1999	16,8	40,4	22,3	29,3	92,0	10,9	12,7	3,2	26,8	0,0	1,7
	Среднемноголетние	5,5	11,3	10,0	16,1	37,4	10,6	8,8	6,3	25,7	5,6	2,3
Карши	1999	7,6	43,4	0,6	19,9	63,9	42,4	2,4	0,0	44,8	0,5	7,9
	Среднемноголетние	9,6	18,4	14,7	25,9	59,0	12,5	13,1	10,0	35,6	10,6	3,6
Джизак	1999	27,6	46,3	2,0	35,7	84,0	36,6	14,5	2,3	53,4	5,1	16,6
	Среднемноголетние	15,0	23,9	19,5	24,9	68,3	16,2	24,0	21,1	61,3	13,3	7,8
Сирдарья	1999	27,7	27,7	0,6	18,7	47,0	14,6	9,5	0,0	24,1	4,3	22,9
	Среднемноголетние	12,3	22,0	14,1	17,0	53,1	16,2	18,5	15,7	50,4	11,3	6,0
В среднем по че- тырем м/с	1999	19,9	39,5	6,4	25,9	71,8	26,1	9,8	1,4	37,3	2,5	12,3
	Среднемноголетние	10,6	18,9	14,6	21,0	54,5	13,9	16,1	13,3	43,3	10,2	4,9

Продолжение

Число дней с осадками 1 мм и более												
Термез	1999	2	5	4	4	13	3	1	1	5	0	1
	Средне многолетние	1	6	3	9	18	5	4	2	11	1	0
Карши	1999	2	3	0	1	4	5	1	0	6	0	1
	Средне многолетние	6	9	7	10	26	7	7	5	19	6	0
Джизак	1999	2	3	1	5	9	6	2	1	9	1	2
	Средне многолетние	7	10	8	10	28	8	10	9	27	7	5
Сирдарья	1999	2	4	0	3	7	3	1	0	4	1	2
	Средне многолетние	7	10	8	10	28	7	9	8	24	5	2
В среднем по четырем м/с	1999	2,0	3,8	1,3	3,3	8,3	4,3	1,3	0,5	6,0	0,5	1,5
	Средне многолетние	5,3	8,8	6,5	9,8	25,0	6,8	7,5	6,0	20,3	4,8	1,8

**Приложение 2. Список фунгицидов, разрешенных к применению в Республике Узбекистан
для защиты посевов пшеницы от ржавчинных и других заболеваний**

Препарат, регистрант, дата окончания срока регистрации	Действующее вещество	Норма расхода, л, кг/га	Культура	Заболевание	Срок последней обработки до сбора урожая, дни	Максимальная кратность обработок за сезон
Альто-супер 33% к.э., Сингента, Швейцария, 31.12.2010	Ципроконазол + Пропиконазол	0,3	Пшеница озимая	Мучнистая роса, ржавчина, пятнистости листьев	30	1
Байлетон 25 % с.п. (Р), Байер КрорСайенс, Германия, 31.12.2008	Триадимефон	1,0	Пшеница	Жёлтая ржавчина, септориоз	20	2
		0,5	Пшеница	Мучнистая роса, бурая ржавчина	20	2
Бампер 25 % к.э., Мактешим-Аган, Израиль, 31.12.2009	Пропиконазол	0,5	Пшеница	Мучнистая роса, ржавчина	30	1
Импакт 25 % с.к., Кеминова А/С, Дания, 31.12.2006	Флутриафол	0,25-0,5	Пшеница озимая	Ржавчина (бурая, жёлтая, стеблевая), мучнистая роса	30	2
Колосаль 25% к.э., ЗАО Август, Россия, 31.12.2009	Тебуконазол	0,3-0,5	Пшеница озимая	Жёлтая и бурая ржавчина, пятнистости, мучнистая роса	30	1
Крест 25% к.э., Тагрос Кэмикалз Индия Лтд., Индия, 31.12.2010	Пропиконазол	0,5	Пшеница озимая	Мучнистая роса, бурая и жёлтая ржавчина, септориоз	30	1

Приложение 2 (продолжение)

Пилакур 25% к.э., Пилар Агри-Сайенс Корп., Канада 31.12.2011	Тебуконазол	0,4-0,5	Пшеница озимая	Мучнистая роса, бурая и жёлтая ржавчина	30	1
Рекс 49,5 % к.с. (Р), БАСФ, Германия, 31.12.2008	Эпоксиконазол+Тиофанат-метил	0,4-0,6	Пшеница озимая	Мучнистая роса, бурая ржавчина, пятнистости листьев, септориоз	30	1
Рекс С 12,5 % к.с. БАСФ, Германия, 31.12.2011	Эпоксиконазол	0,5-0,75	Пшеница озимая	Жёлтая ржавчина, мучнистая роса	30	1
Титул 39% ККР, ЗАО Щелково Агрохим, Россия	Тебуконазол+Спироксамин+Триадименол	0,26	Пшеница озимая	Мучнистая роса, бурая и жёлтая ржавчина, септориоз	30	1
Фалькон 46 % к.э., Байер Кроп-Сайенс, Германия, 31.12.2007	Тебуконазол+Спироксамин+Триадименол	0,4	Пшеница озимая	Бурая, жёлтая ржавчина, мучнистая роса, пятнистости листьев	30	1
Фоликур БТ 22,5 к.э., Байер КропСайенс, Германия, 31.12.2011	Тебуконазол+Триадимефон	0,3-0,5	Пшеница	Мучнистая роса, ржавчина, пятнистости	30	1

Примечания: 1. Способ обработки всеми фунгицидами – опрыскивание растений в период вегетации

2. Источник: Список химических и биологических средств защиты растений, разрешенных для применения в Республике Узбекистан. Ташкент, 2004, и дополнение к нему от 2004 г.

Приложение 3. Толковый словарь специальных научных и технических терминов

Термин	Определение
Авирулентность	Неспособность патогена преодолеть ген устойчивости растения-хозяина и заражать его
Агрессивность	Степень проявления патогенности (вирулентности)
Апатогенный	Неспособный вызывать заболевание
Базидиоспора	Гаплоидная спора, образующаяся после мейоза на базидии; становится диплоидной перед прорастанием
Базидия	Булавовидная структура, образующаяся при прорастании телиоспоры, на которой продуцируются базидиоспоры
Вирулентность	Специфическая способность патогена преодолеть ген устойчивости растения-хозяина и заражать его, вызывая развитие заболевания
Восприимчивость	Генетический признак растения-хозяина – его способность отражать атаку вирулентного изолята (расы) патогена
Вспышка болезни	Зд. Сильное распространение и интенсивное развитие болезни на ограниченной территории (сравните с «эпифитотия»)
Гаплоид	Организм или спора, имеющий один (гаплоидный) набор хромосом
Ген	Наследственный фактор, материальный носитель и функционально неделимая единица наследственной (генетической) информации, являющийся участком (дезкоси) рибонуклеиновой кислоты, способный к воспроизведению и располагающийся в определенном участке хромосомы
Геном	Совокупность генов, локализованных в гаплоидном наборе хромосом
Генотип	Совокупность генов, локализованных в ядре
Гибрид	Зд. Организм, возникший в результате скрещивания разных сортов растений с целью выведения новых сортов с нужными признаками
Диплоид	Организм или спора, имеющий два (диплоидный) набора хромосом
Инокулюм	Пропагулы, с помощью которых распространяется па-

	тоген; у ржавчинных грибов - урединиоспоры (реже эциоспоры)
Инфекция	1. Болезнетворный микроорганизм или органы его размножения и распространения (напр., споры). 2. Зарождение и развитие болезни
Изолят	Зд. Клон ржавчинного гриба, полученный из одной урединии (т.н. монопустульный изолят) (сравните с «культурой»)
Клон	Генетически однородное потомство одной клетки (реже группы клеток), полученное путем вегетативного размножения
Культура	1. Чистый от примесей вид микроорганизма («чистая культура»). 2. Зд. Клон ржавчинного гриба, полученный из одной урединиоспоры (= т.н. моноспоровый изолят)
Латентный период	Период (обычно в днях) от внедрения гриба в растение-хозяин до начала споруляции 50 % урединий
Лист флаговый	Самый верхний («флаговый») лист зерновых культур
Медленное нарастание ржавчины (“slow rusting”)	Более низкая интенсивность поражения одного восприимчивого сорта пшеницы по сравнению с контрольным восприимчивым сортом при прочих равных условиях
Микроорганизм	Микроскопический организм (гриб, бактерия, вирус, микоплазма, простейшее и т.д.)
Мицелий	Совокупность гиф (нитеобразных структур) грибов
Некроз	Гибель (омертвление, отмирание) части живого организма (тканей, клеток); обычно появляется в виде побурения или почернения ткани растений
Паразит	Организм, живущий за счет другого организма и вызывающий повреждение или гибель последнего
Патоген	Микроорганизм, способный вызывать заболевание
Патогенность	Способность вызывать заболевание, болезнетворность
Патогенный	Способный вызывать заболевание, болезнетворный
Патотип	См. Физиологическая раса
Пикнида (=спермогоний)	Кувшиноподобная структура ржавчинного гриба, образующаяся в тканях промежуточного растения-хозяина, в которой образуются пикноспоры
Пикноспора (=пикниоспора,	Гаплоидная спора (половая клетка), образующаяся в

спермаций)	пикниде и служащая мужской гаметой
Постулирование гена	Экспериментальное определение наличия определенного гена устойчивости в определенном сорте растения-хозяина
Пропагула	Зд. Мицелий, урединиоспора или эциоспора, с помощью которых воспроизводятся или распространяются ржавчинные грибы
Пустула	Зд. Рана, образующаяся под эпидермисом, слегка приподнятая, при созревании прорывающаяся, содержащая массу спор (эции, урединии, телии)
Раса	См. «физиологическую расу»
Растение-хозяин	Растение, которое поражает патогенный микроорганизм
Растение-хозяин промежуточный	Растение, обычно не являющееся с.х. культурой, требующееся некоторым (разнохозяйным) ржавчинным грибам для завершения цикла развития
Реакция сверхчувствительности	Зд. Устойчивость, характеризующая в образовании мелких хлоротических или некротических пятен из-за гибели нескольких клеток растения-хозяина в месте внедрения патогена; болезнь при этом не развивается и споруляци не наблюдается
Рецептивность	Количество урединий, образовавшихся на листьях растений пшеницы в результате инокуляции стандартным объемом и плотностью инокулюма при определенном режиме условий окружающей среды и при взаимодействии определенных генотипов растения хозяина и генотипа
Селекция	Наука о методах создания сортов, гибридов организмов с нужными признаками; создание таких организмов
Симптом	Видная невооруженным глазом реакция растения-хозяина на заражение патогеном (внешний признак болезни)
Сорт-дифференциатор	Зд. Сорт или линия пшеницы, который восприимчив к одним изолятам (расам) ржавчинного гриба и устойчив к другим
Спора	Одно- или многоклеточная репродуктивная структура грибов (и других микроорганизмов), служащая для

	размножения, распространения или перенесения неблагоприятных условий
Спора покоящаяся	Не прорастает в течение определенного периода (например, зимы или лета, или их части)
Телиоспора	Покоящаяся (зимующая) толстостенная, темноокрашенная спора ржавчинных (и головневых) грибов, вначале дикариотическая, ядра сливаются перед прорастанием споры с образованием базидии; образуется в телиях; называют также зимней спорой
Телия	Пустула, в которой образуются телиоспоры; называют также телейтопустулой
Тип инфекции	Визуально видимые симптомы болезни, возникшие в результате взаимодействия определенных генотипов (сортов) растения-хозяина и патогена в определенных условиях окружающей среды (иногда называют «типом реакции» растения-хозяина)
Толерантность	Способность определенных (восприимчивых) генотипов (сортов) растений давать более или менее нормальный урожай несмотря на сильное заражение болезнью
Урединиоспора	Неполовая дикариотическая спора ржавчинных грибов, образующаяся в урединиях; служит для распространения болезни в посевах, часто переносится по воздуху на большие расстояния; называют также уредоспорой, или летней спорой
Урединия	Пустула, в которой образуется урединиоспоры; называют также уредопустулой
Урединолог	Ученый – исследователь ржавчинных грибов
Устойчивость	Генетический признак растения-хозяина – его способность отражать атаку авирулентного изолята (расы) патогена
Устойчивость взрослых растений	Зд. Устойчивость, проявляющаяся после фазы колошения растений; называют также возрастной устойчивостью
Устойчивость горизонтальная	См. «Устойчивость неспецифическая»
Устойчивость длительная	Устойчивость, являющаяся эффективной в течение многих лет при широком возделывании несущего этот признак сорта растения

Устойчивость неспецифическая	Устойчивость, эффективная по отношению ко всем испытанным изолятам (расам, патотипам) патогена
Устойчивость, обусловленная медленным нарастанием ржавчины	Устойчивость, обусловленная более медленным по сравнению с эталонным сортом развитием ржавчины на восприимчивом сорте растения-хозяина
Устойчивость специфическая	Устойчивость, эффективная против только некоторых изолятов (рас, патотипов) патогена
Физиологическая раса	Группа изолятов, характеризующаяся одинаковыми признаками по авирулентности / вирулентности (типам инфекции), определенная на основе оценки на специальном наборе сортов дифференциаторов (или на почти изогенных линиях) растения-хозяина; называют также патотипом
Фитосанитарная обстановка	Распространенность и степень развития на поле вредных организмов (болезней, вредных насекомых и сорняков)
Флаг-лист	См. Лист флаговый
Фунгицид	Химические соединения или токсин, убивающее грибы, или ингибирующие их рост
Хлороз	Неестественно светлозеленая, желтая или белая окраска ткани листьев и других органов растения
Хромосома	Структура, основная часть ядерного материала клетки, содержащая гены; материальный носитель наследственности
Экзофитотия	Эпифитотия, развивающаяся от неместных источников инфекции (т.е. от экзогенного инокулюма)
Энфитотия	Эпифитотия, развивающаяся от местных источников инфекции (т.е. от эндогенного инокулюма)
Эпидермис	Покровная ткань органов растений, кожица
Эпифитотия	Широко распространенная вспышка болезни на большой территории
Эциоспора	Дикариотическая спора, продуцируемая на промежуточном растении-хозяине и способная заражать зерновые культуры; называют также эцидиоспорой, или весенней спорой
Эция	Чашеобразная структура (пустула), образующаяся на промежуточном растении-хозяине, в которой продуцируются эциоспоры

РЕФЕРАТ

**Ҳасанов Б.А. «Ўзбекистонда буғдойнинг занг касалликлари
ва уларга қарши кураш», Тошкент, 2007 (рус тилида)**

Пахтачилик билан бир қаторда, Ўзбекистон Республикаси қишлоқ хўжалигининг иккита асосий соҳасининг бири ғалла етиштириш бўлиб, у мамлакатимиз дон мустақиллигини таъминлашга қаратилган. Кейинги йилларда ғалла, хусусан буғдой ҳосилининг кескин ўсишининг гувоҳи бўлмоқдамиз. Жумладан, 2000 ва 2001 йилларда ҳар бир гектардан 31 центнер дон етиштирилган бўлса, 2003 йилда 44 центнердан ҳосил олинди. 2004 йилда эса, 1380,9 минг гектар сугориладиган ерларнинг ҳар биридан 42,8 центнер ғалла олинди. Анчагина деҳқон-фермерлар ўз далаларида гектаридан 70-80 ва ҳатто 90-100 центнердан ҳосил кўтаришди. Бундай юқори ҳосилдорлик ғаллани касалликлардан ғоят қатъий талаблар асосида ҳимоя қилиш лозимлигидан далолат беради. Эпифитотик (узоқ масофага тез тарқала олиш ва экинларни кучли зарарлаш) хавфни ҳисобга олсак, ғаллани айниқса занг касалликларидан ҳимоялаш алоҳида диққат талаб қилади. Кейинги йилларда буғдой далаларида занг тез-тез қайд этилаётганини ҳам эсда тутиш лозим. Юқорида келтирилган маълумотлар ушбу касалликлар туфайли анча ҳосил йўқотиш таҳликаси борлигини тасдиқлайди. Бу масала ечимини ҳал қилиш мутахассислар малакасини замон талаби даражасига кўтариш ҳамда дунёнинг ривожланган ва ривожланаётган мамлакатларида ишлаб чиқилган ва катта самара билан қўлланилаётган буғдойни занг касалликларидан ҳимоя қилишнинг замонавий усуллари тadbик этишга бевосита боғлиқдир.

Ушбу қўлланма юқорида кўрсатилган вазифани амалга ошириш мақсадида қишлоқ хўжалиги мутахассисларига ёрдам кўрсатиш нуқтаи назаридан яратилган. Унда қўнғир ва сариқ занг касалликларининг манбалари ва келтирадиган зарари, кўзғатувчиларининг биологияси ва экологияси баён этилган. Буғдойнинг ушбу касалликларига чидамлилиқ хиллари ва уларнинг генетик асослари, чидамлилиқни аниқлаш ва қўллаш усуллари, кўзғатувчи замбуруғларнинг физиологик ирқлари ва уларни аниқлаш усуллари, занг касалликларини башорат қилишнинг асосий қонун-қоидалари ҳамда уларга қарши кураш чоралари ҳақида замонавий тасаввурлар батафсил таҳлил қилинган. Занг касалликларининг буғдой ҳосилига таъсири ва уларни ҳисобга олиш усуллари, буғдой навларидаги номахсус чидамлилиқни аниқлаш ва ҳисобга олиш йўллари, экинга фунгицид пуркаш кераклиги ёки йўқлиги ҳақида қарор қабул қилиш учун хизмат қилувчи мезонлар тўла ёритиб берилган.

Фойдаланиши қулай бўлиши учун қўлланмага 9 та тасвир ва 38 та жадвал киритилган. Иловалар тариқасида «Буғдой экинларини занг ва бошқа касалликлардан ҳимоя қилиш учун Ўзбекистон Республикасида фойдаланишга рухсат этилган фунгицидлар рўйхати» ва қўлланмада ишлатилган «Илмий ва техникавий атамаларнинг изоҳли луғат» киритилган.

Қўлланма раҳбарлар, буғдой селекцияси ва уруғчилиги соҳалари мутахассислари, агрономлар, дала назоратчилари, ижарачилар, олий ва махсус ўрта ўқув юртлари ўқитувчилари ва талабалари ҳамда илмий ходимлар, умуман кенг оммага мўлжалланган.

РЕФЕРАТ

**Хасанов Б.А. «Ржавчинные болезни пшеницы в Узбекистане и борьба с ними»,
Ташкент, 2007 (на русском языке)**

Наряду с хлопководством, зерноводство является одной из двух основных отраслей сельского хозяйства Республики Узбекистан и призвано обеспечивать зерновую независимость страны. В последние годы наблюдается резкое повышение урожайности зерновых культур, в частности пшеницы. Так, если средняя урожайность составила 31,0 ц/га в 2000 и 2001 гг., 44,0 ц/га в 2003 г. и в 2004 г 42,8 центнеров зерна с каждого из 1380,9 тыс. га поливных площадей. Многие дехкане-фермеры собрали по 70-80 и даже 90-100 ц/га со своих полей. Такое повышение урожайности накладывает особо жёсткие требования к защите посевов зерновых культур от заболеваний, особенно ржавчинных, в связи с их высокой эпифитотийной опасностью – способностью очень быстро распространяться на большие территории и вызывать сильное поражение растений. Кроме того, надо отметить возросшую частоту встречаемости этих болезней на посевах пшеницы в последние годы. Сказанное выше свидетельствует о существовании риска значительных потерь урожая зерна от ржавчин. Решение проблемы неразрывно связано с повышением квалификации специалистов до уровня требований и применения современных методов защиты пшеницы от ржавчины, разработанных и успешно применяющихся в развитых и развивающихся странах мира.

Данное руководство составлено с целью оказания помощи специалистам сельского хозяйства в решении вышеуказанных задач. Книга содержит сведения о биологии и экологии возбудителей, источниках инфекции и вредоносности бурой и жёлтой ржавчины. Дан подробный обзор и анализ современных представлений о типах и генетических основах устойчивости пшеницы к возбудителям, методах идентификации их физиологических рас, основных принципах постановки прогнозов и меры борьбы с ржавчинными болезнями. Детально освещены влияние ржавчинных болезней на урожай пшеницы, методы их учёта, методы определения и учёта компонентов неспецифической устойчивости, критерии, на основании которых принимают решение о необходимости проведения опрыскиваний посевов фунгицидами.

Для облегчения пользования в руководство включено 9 рисунков и 38 таблиц. В виде приложений приведены «Список фунгицидов, разрешенных к применению в Республике Узбекистан для защиты посевов пшеницы от ржавчинных и других заболеваний» и «Толковый словарь специальных научных и технических терминов».

Книга предназначена для селекционеров и семеноводов пшеницы, руководителей, агрономов, полевых обследователей, арендаторов, преподавателей высших и среднеспециальных учебных заведений, студентов, научных работников и широкой публики в целом.

SUMMARY**Batyr A. Khasanov. "Rust diseases of wheat and their control in Uzbekistan".****Tashkent, 2007 (in Russian language)**

Wheat growing, side by side with cotton cultivation, is one of two main branches of the agriculture in the Republic of Uzbekistan, and its goal is to keep self-independence of the country in grain. There has occurred a sharp increase in productivity of small grain cereals, especially wheat, during last years. So, if average yield of grain has been 3.1 tons/ha in both 2000 and 2001, it has increased up to 4.4 tons/ha in 2003, and 4.28 tons/ha in each of 1,380.9 thousand hectares of irrigated areas in 2004. Many farmers have collected 7-8, and even 9-10 tons/ha. Such a high productivity strictly necessitates of controlling diseases, rusts in particular because of their high ability to initiate epidemics as a result of fast dissemination to long distances and to cause severe infestations. Besides, it has been noted that frequency of these diseases has increased on wheat fields during last years. All above mentioned shows that there is a danger to incur significant yield losses from rust diseases. Realization of a problem given above is linked inseparably with a need to improve professional skills, and to apply modern methods of wheat rust control, which have been developed and successfully applied in many of developed and developing countries of the world.

The purpose of compiling this book was to assist directly to agricultural specialists to realize the above tasks. The book contains information on biology and ecology of causal agents, sources of infection and possible yield losses leaf and yellow rusts would cause. Detailed review and analysis are done on modern concepts about kinds and genetics bases of wheat resistance to rusts, methods of identification of their physiologic races, main principles of forecasting, and rust control methods. An effect of rust diseases on wheat yield, methods of their assessment, techniques for determination and assessment of non-specific resistance and its components, criteria for making decision on applying fungicide spraying all have been elucidated at length.

To make use easier, 9 pictures and 38 tables are inserted in the book. Two appendices inserted are: "List of fungicides that are permitted to use in the Republic of Uzbekistan for control of wheat rusts and other diseases" and "Glossary of specific scientific terms".

The book is intended for use by the farm specialists (heads, agronomists, field inspectors, leaseholders), wheat breeders and seed breeding specialists, instructors and students of higher and specific secondary educational organizations and institutions, scientists, and by wide public as a whole.