

ISBN 978-83-66216-14-3

Козаева М., Черенкова Т.А., Козаев И.С.

# ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ АДАПТИВНОСТЬ РАЗЛИЧНЫХ СОРТОВ ЗЕМЛЯНИКИ

МОНОГРАФИЯ



 iScience

Варшава, Польша - 2019

ФЕДЕРАЛЬНЫЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР ИМ. И.В. МИЧУРИНА  
МИЧУРИНСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ АГРАРНЫЙ  
УНИВЕРСИТЕТ

М. КОЗАЕВА, Т.А. ЧЕРЕНКОВА, И.С. КОЗАЕВ

**ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ АДАПТИВНОСТЬ РАЗЛИЧНЫХ  
СОРТОВ ЗЕМЛЯНИКИ**

**МОНОГРАФИЯ**

**Варшава-2019**

**Авторы:**  
**Козаева Марина,**  
**Черенкова Т.А.,**  
**Козаев И.С.**

*В монографии представлены результаты изучения адаптационной способности различных сортов земляники путем биоиндикации на основе показателей эндофитной микробиоты, отражающей состояние здоровья растительного организма. Ведущее место в микробиоте занимает бактерия. Обладающие фунгицидным и фунгистатическим действием, бактериальные токсины защищают растения от патогенной микробиоты, в том числе грибов, компенсируя приобретенный иммунодефицит. Тем самым бактерия осуществляет симбиотическую функцию в отношении хозяинного организма. Данное издание может быть полезно для научных сотрудников отраслевых лабораторий и всех, кого по роду деятельности интересует затрагиваемый круг проблем.*

**ISBN 978-83-66216-14-3**

© М. Козаева, Т.А. Черенкова,  
И.С. Козаев, 2019  
© iScience Sp. z o. o.

## СОДЕРЖАНИЕ

<b>ВВЕДЕНИЕ</b> .....	4
УСТОЙЧИВОСТЬ РАЗЛИЧНЫХ СОРТОВ ЗЕМЛЯНИКИ К НЕБЛАГОПРИЯТНЫМ ФАКТОРАМ СРЕДЫ.....	6
ОЦЕНКА ЗАВИСИМОСТИ ОТ МЕТЕОУСЛОВИЙ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ЭНДОФИТНОЙ МИКРОБИОТЫ .....	11
ДИАГНОСТИКА ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ УСТОЙЧИВОСТИ РАЗЛИЧНЫХ СОРТОВ ЗЕМЛЯНИКИ В СВЯЗИ С НАЛИЧИЕМ ЭНДОФИТНОЙ (ВНУТРЕННЕЙ) МИКРОБИОТЫ.....	12
ДИАГНОСТИКА УСТОЙЧИВОСТИ РАЗЛИЧНЫХ СОРТОВ ЗЕМЛЯНИКИ К ТОКСИНАМ FUSARIUM SP.....	30
ИЗУЧЕНИЕ УСТОЙЧИВОСТИ СОРТОВ ЗЕМЛЯНИКИ К FUSARIUM SP. МЕТОДОМ КУЛЬТУРЫ ГРИБА НА ЛИСТОВЫХ ЭКСПЛАНТАХ ЖИВОЙ ТКАНИ РАСТЕНИЙ ИЗУЧАЕМЫХ СОРТОВ .....	33
АНТИФУНГАЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ ЭНДОФИТНОЙ БАКТЕРИИ PS.SYRINGAE.....	34
УСТОЙЧИВОСТЬ РАЗЛИЧНЫХ СОРТОВ ЗЕМЛЯНИКИ К ДЕЙСТВИЮ ТОКСИЧЕСКИХ МЕТАБОЛИТОВ БАКТЕРИИ PS.SYRINGAE .....	42
ЭПИФИТНАЯ МИКРОБИОТА КАК ИНДИКАТОР СЕЗОННОЙ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ РАСТЕНИЙ ЗЕМЛЯНИКИ.....	46
<b>ЗАКЛЮЧЕНИЕ</b> .....	52
<b>СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ</b> .....	54

## ВВЕДЕНИЕ

Земляника (*Fragaria x ananassa* Duch.) является одной из наиболее важных ягодных культур (Sowik, Markiewicz, Michalczuk, 2015). Скороплодность, раннеспелость, высокая урожайность, прекрасные вкусовые и привлекательные качества ягод - все эти достоинства по праву ставят ее на первое место как в промышленном, так и в любительском садоводстве (Атрощенко, Логинова, 2012). Ягоды земляники содержат сахара, органические кислоты, пектины, азотистые и минеральные вещества (в частности, йод), кумарины, витамины С, К, В2, В9, Р-активные вещества, антиоксидант глутотион, способный дезактивировать более 30 канцерогенных веществ и являющийся противораковым агентом (Плодовые и ягодные культуры России. Каталог, 2001).

Мировое производство земляники составляет ежегодно 4,516, 810 т. В Европе лидерами по производству земляники являются Испания (289,900 т), Германия (155,828) и Польша (150,151 т) (Sowik, Markiewicz, Michalczuk, 2015). В России средняя урожайность земляники продолжает оставаться низкой-4-6 т/га, спрос обеспечивается не более чем на 40% (Козлова, 2009).

Причины сложившейся ситуации заключаются в усилении нестабильности погодных условий, ухудшении окружающей среды, усилении негативного действия стрессовых факторов (Гудковский, 2000). Основными стрессовыми факторами зимнего периода являются длительные и глубокие оттепели, за которыми следует резкое понижение температуры воздуха, весеннего-воздействие низких температур на фоне переувлажнения почвы, значительные различия дневных и ночных температур воздуха при высоком уровне солнечной инсоляции днем; летнего-засуха на фоне экстремально высоких температур, или наоборот, невысокие температуры воздуха при большом количестве осадков; осеннего-резкое падение температуры воздуха до низких отрицательных значений при отсутствии снежного покрова (Цуканова, 2015). Такие стрессы ослабляют растения, ограничивают их продуктивность, усиливают восприимчивость к вредителям и болезням, что значительно снижает урожайность и качество продукции (Ткачев, Цуканова, 2019). В этой связи, большое значение приобретает экологи-

ческая устойчивость сортов (Жидехина, 2018). В условиях ухудшения экологической обстановки остро стоит вопрос по созданию новых сортов с высокой адаптацией к биотическим и абиотическим стрессам, которые обеспечивали бы достаточно высокую урожайность при благоприятных условиях и ее стабильность в стрессовых ситуациях (Сучкова, 2012; Жидехина, 2018). Не менее значимым является поиск более адаптированных сортов и форм среди существующего ассортимента, ибо именно адаптивные качества сорта в первую очередь определяют полноту его хозяйственно-ценных признаков (Гудковский, Каширская, Цуканова, 2005; Жученко, 2005).

Адаптивный потенциал растений в значительной степени определяется комплексом взаимодействий с симбиотическими микроорганизмами. Взаимодействие с микроорганизмами играет важную роль в жизни растений: одни микробы улучшают их развитие, выполняя широкий круг адаптивно значимых функций (питание, биоконтроль патогенов, регуляция развития, выживание в стрессовых условиях), тогда как другие снижают выживаемость хозяев или даже приводят к их гибели (Тихонович, Проворов, 2003). Поэтому эндофитная микробиота, системно присутствующая в растительном организме, служит определенным индикатором состояния растения (Малина, Шишкану, 2013). По состоянию микробиоты, находящейся внутри растения, можно судить о его состоянии, так как в силу высокой изменчивости микроорганизмов в их поведении отражается специфика хозяина, его сортов, форм, видов. Характер развития эндофитной микробиоты, а также ее показатели могут быть использованы для выявления наиболее адаптированных сортов и форм земляники.

В данной монографии представлены результаты многолетней работы по изучению экологической устойчивости различных сортов земляники на основе использования показателей эндофитной и эпифитной микробиоты в качестве биоиндикаторов при определении адаптационной способности растений.

## УСТОЙЧИВОСТЬ РАЗЛИЧНЫХ СОРТОВ ЗЕМЛЯНИКИ К НЕБЛАГОПРИЯТНЫМ АБИОТИЧЕСКИМ ФАКТОРАМ

Земляника отличается высокой экологической приспособляемостью, но в условиях зоны рискованного земледелия ее продуктивность в значительной степени зависит от устойчивости к неблагоприятным абиотическим факторам среды. Одним из наиболее важных показателей адаптации сортов земляники ананасной, лимитирующих их успешное возделывание в условиях России, является зимостойкость (Лукьянчук, 2018). Земляника ананасная не обладает высокой зимостойкостью. Даже в средней полосе и более южных регионах европейской части России она нормально зимует лишь под достаточным снежным покровом. При снежном покрове толщиной 30-35 см земляника выдерживает кратковременные морозы  $-35-40^{\circ}\text{C}$ , но при отсутствии снежного покрова в позднесенний, зимний или ранневесенний периоды подмерзает при температуре  $-10-15^{\circ}\text{C}$  и вымерзает при температуре ниже  $-15^{\circ}\text{C}$  (Бурмистров, 1972). Поэтому для получения высоких стабильных урожаев земляники необходимо иметь сорта с высокой адаптацией к абиотическим и биотическим стрессам (Зубов, 1995). Известно, что при ухудшении условий внешней среды только сорта с высоким уровнем адаптации могут длительное время поддерживать все процессы жизнедеятельности в норме и реализовать свой генетический потенциал через рост, морфогенез и формирование элементов продуктивности (Айтжанова, Андронов, 1998).

В условиях неблагоприятного воздействия абиотических и биотических факторов выживаемость растений определяется их уровнем адаптации (Кичина, 1993). В связи с этим, возникает необходимость в определении состояния сортов этой ягодной культуры, в особенности их адаптивности, что позволит определить пути повышения экологической устойчивости земляники к неблагоприятным факторам среды.

Погодные условия за исследовательский период были весьма разнообразными и достаточно жесткими.

Осенне-зимние условия 2000-2004 годов характеризовались резкими перепадами температур, частыми оттепелями. Наиболее экстре-

мальные абиотические факторы были отмечены в зимний период 2002 года, когда продолжительные оттепели в январе-феврале от  $+4,1^{\circ}\text{C}$  уступали место резкому похолоданию до  $-17,7^{\circ}\text{C}$ ; в зимний период 2003 года оттепели до  $+4^{\circ}\text{C}$  вновь уступали место резкому похолоданию до  $-28,4^{\circ}\text{C}$ ; дефицит влаги и низкая относительная влажность воздуха на фоне высоких летних температур в вегетационный период 2002 года. Среди месяцев вегетационного периода 20003 года выделяется июнь, когда средняя температура воздуха была на 28% ниже среднемноголетней, сумма выпавших осадков в два раза превысила норму, а влажность воздуха достигла 75%.

Низкие температуры были отмечены зимой 2005-2006 годов. Зима 2006-2007 годов отличилась продолжительными оттепелями. Июнь 2005 года и летние месяцы 2006 года характеризовались длительным периодом переувлажнения.

Условия зимы 2009-2010 годов также оказались неблагоприятными для насаждений земляники. Негативное воздействие абиотических стрессов на растения началось уже в осенне-зимний период во время подготовки их к зиме. В октябре-ноябре 2009 года среднесуточная температура воздуха на  $2-3^{\circ}\text{C}$  превышала среднемноголетние климатические значения, что не позволило растениям приобрести необходимой закалки. В середине декабря при почти полном отсутствии снежного покрова произошло понижение температуры до  $-28^{\circ}\text{C}$ , местами она опускалась ниже  $30^{\circ}\text{C}$ . Низкие температуры отмечались и в третьей декаде января. Среднесуточная температура в это время составляла  $-20-26,8^{\circ}\text{C}$ , ночью она опускалась до  $-31,4^{\circ}\text{C}$ .

Крайне неблагоприятно для растений сложились и погодные условия вегетационного периода 2010 года. Резкое повышение температуры воздуха на фоне крайне низкого количества осадков в третьей декаде апреля спровоцировали активное снеготаяние и испарение снежного покрова, а запаздывание прогревания почвы в этот период не позволило в достаточной мере задержать влагу в ней. Экстремально высокие температуры в первой декаде мая (до  $+30^{\circ}\text{C}$ ) на фоне отсутствия осадков и наличия суховейных ветров в значительной мере иссушили верхний слой почвы, что еще более усугубило ситуацию. Июнь-август характеризовались очень низким количеством осадков. В

июне выпало 14,3 мм осадков, в июле-18,2 мм, что в 3,2-4 раза ниже средних многолетних показателей. С 1 по 28 августа сумма осадков составила 8 мм при многолетней норме 52 мм. В течение этого периода дневные температуры воздуха часто были близки к абсолютному максимуму (38,7<sup>0</sup>С), а с 28 июля по 5 августа почти ежедневно превосходили его. Экстремальные условия летнего периода вызвали снижение тургора листьев и угнетение ростовых процессов.

Условия вегетации 2015 года также отличались многочисленными резкими перепадами температур воздуха. В первой декаде апреля и мая отмечали высокое количество осадков на фоне низких температур воздуха; во второй декаде апреля и мая – высокие температуры и низкое количество осадков. В июне период с низкими температурами воздуха и высоким количеством осадков пришелся на 3 декаду, в июле такие условия отмечены во второй декаде.

Не менее сложными для растений оказались и погодные условия вегетационного периода 2016 и 2017 годов.

Так, в первой декаде апреля 2017 года дневная температура воздуха достигала +17,4<sup>0</sup>С, что вызвало раннее начало вегетации. В начале вегетационного периода отмечали значительные перепады суточной температуры воздуха, длительные периоды низких температур в мае-начале июня, заморозки в период цветения до -2<sup>0</sup>С, местами до -8<sup>0</sup>С. Количество осадков в апреле, мае и июне оказалось ниже нормы, а в июле превысило ее в 1,5 раза.

В период с апреля по июль 2018 года среднесуточные температуры воздуха и суммы осадков превышали норму. Так, в апреле температура была на 0,8<sup>0</sup>С и 3,1<sup>0</sup>С выше, сумма осадков-на 17,5 мм и 5,1 мм больше нормы. В июне и июле осадков выпало на 35,3 и 6,8 мм больше нормы, а температура в июле была на 2,2<sup>0</sup>С выше обычной. В августе среднесуточная температура была на 2,6<sup>0</sup>С выше среднемноголетних значений при отсутствии осадков.

Все эти факторы в целом негативно сказались на общем состоянии и продуктивности земляники. Следует отметить, что среди ягодных культур земляника особенно предрасположена к физиологическому некрозу. Однако у различных сортов и форм некроз проявляется в

различной степени, что, вероятно, может служить в какой-то мере показателем адаптации.

Сложившиеся экстремальные погодные условия за период проведения исследований позволили оценить адаптивность сортов земляники, а также выявить наиболее перспективные формы по этому признаку в полевых условиях.

Высокой полевой устойчивостью к неблагоприятным абиотическим факторам, а, следовательно, лучшим физиологическим состоянием отличились сорта Биляна, Присвята (Институт садоводства Академии аграрных наук Украины), Зенга Зенгана (опытная станция по плодоводству и овощеводству, Аувейлер, Германия), Кама (опытная плодородческая станция им.В.Филевича, Польша) и Марышка (Чехия). Эти сорта имели высшую оценку в системе пятибалльной шкалы учета общего состояния растений. Растения характеризовались хорошей облиственностью, сильным приростом и отсутствием повреждений.

Хороший уровень адаптации за годы наблюдений проявили сорта Редгонтлет (Шотландский институт садоводства), Vantage (НИИ шт. Онтарио), РедКоут (Канада), Гардиан (США), Зенга Тигайга (Германия), а также сорта селекции ФНЦ им.И.В.Мичурина (Россия)-Привлекательная, Флора, Урожайная ЦГЛ и Фейерверк. Состояние перечисленных сортов за исследовательский период оценивалось в среднем на 4,7 балла. У растений отмечалась хорошая облиственность, хороший рост, имелись незначительные повреждения, не оказывавшие угнетающего действия.

Менее устойчивыми к действию абиотических стрессоров оказались сорта Рубиновый кулон, Вима Занта и Вима Зарта. Их состояние на протяжении всего периода исследований оценивалось в среднем на 3,7 балла. Фенотипически это выразилось в возникновении краевых некрозов листовых пластинок. Некроз, как и предрасположенность к нему (паранекроз), является, согласно Г. Селье (1972), результатом метаболического нарушения, которое возникает под влиянием стресса, будучи одной из неспецифических реакций его проявления.

Группу восприимчивых сортов составили сорта Фестивальная, Награда, Амулет, Лировидная, Гея, Кардинал, Фаветта, Белруби, Вима

Тарда, Вима Кимберли, Фейерфакс, Барлидаум. В неблагоприятные зимы подмерзание данных сортов составляло 2,5-4,3 балла с вымерзанием от 5 до 60 процентов растений. Урожай сохранившихся растений этих сортов был очень низким или полностью отсутствовал. В момент острого водного дефицита в жаркую погоду листья увядали, часть из них, как правило, из нижних ярусов, некротизировалась.

Таким образом, наши исследования свидетельствуют о большой опасности для здоровья растений земляники, особенно в момент цветения, низкотемпературных воздействий, заморозков, резких перепадов температур на фоне их длительного дефицита, сокращения длины вегетационного периода. Они вызывают стрессы у растений, выражающиеся в уменьшении эффективности энергообмена, предрасположенности растений к некрозу, ослаблении всех процессов жизнедеятельности, в том числе защитных реакций в отношении патогенов.



Рис.1. Хлорозный лист земляники (сорт Фестивальная)

## **ОЦЕНКА ЗАВИСИМОСТИ ОТ МЕТЕОУСЛОВИЙ ПОКАЗАТЕЛЕЙ ЭНДОФИТНОЙ МИКРОБИОТЫ**

Условия окружающей среды воздействуют не только на рост и развитие растения, но и на жизнедеятельность микроорганизмов (Израильский, 1952). Другими словами, состояние эндофитных микроорганизмов находится в прямой зависимости от состояния растения-хозяина.

Разнообразие погодных условий в период проведения исследований позволило оценить зависимость от метеоусловий величины положительных тестов на грибную и бактериальную микробиоту.

Исследование динамики развития бактериальной микробиоты показало, что самые высокие бактериальные показатели приходятся на июнь-июль, поскольку теплые месяцы являются наиболее благоприятными для развития бактерий.

Бактериальная активность связана также с количеством осадков. Малое количество осадков в летние месяцы 2010 года и стабильно высокий процент бактериальной микробиоты смогли приостановить возникновение и развитие грибной инфекции.

Развитие грибной инфекции также в значительной степени зависит от климатических условий года и прежде всего от количества осадков. Как правило, грибы достигают своего максимального развития при наличии достаточного количества влаги. Аномально засушливый период вегетации 2010 года отразился на частоте тестируемости грибов. Количество грибной инфекции было в пределах 0,5-1,5%, что связано с малым количеством осадков и всплеском бактериальной активности.

Таким образом, оценка зависимости от метеоусловий показателей эндофитной микробиоты показала, что бактериальная инфекция оставалась более стабильной. Ее значения никогда не снижались до нулевой отметки и колебались в пределах 70,0-95,0%.

## ДИАГНОСТИКА ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ УСТОЙЧИВОСТИ РАЗЛИЧНЫХ СОРТОВ ЗЕМЛЯНИКИ В СВЯЗИ С НАЛИЧИЕМ ЭНДОФИТНОЙ (ВНУТРЕННЕЙ) МИКРОБИОТЫ

Известно, что основным и общепринятым критерием адаптивности выделяемых сортов считается уровень урожайности в различных условиях среды (Жученко, 1990). В свою очередь, урожайность и долговечность насаждений земляники непосредственно зависит от здоровья самих растений (Зейналов, Метлицкая, 2014).

Своеобразным тестом на жизнеспособность растительного организма служит эндофитная микробиота, присутствующая во внутренних тканях растения (Малина, Шишкану, 2013). Эндофиты как партнеры растений являются необходимой интегративной частью их системы (Kozuyovska, 2013). Эукариоты в экстремальных условиях среды теряют контроль над «латентной» генетической информацией прокариот, в результате чего в эукариотической клетке возникают прокариотические структуры. Данное явление как и стресс может носить адаптивный характер. Таким путем эукариот, возможно, в какой-то мере компенсирует не только иммуно-, но и энергодефицит. Разнообразные эндофитные микроорганизмы играют важную роль в иммунитете растений и помогают им выживать в окружающей среде (Kozuyovska, 2013). Отдельные виды эндофитных бактерий запускают защитные механизмы растений, известные как индуцированная системная устойчивость (ISR), которая схожа с приобретенной системной устойчивостью (SAR) (Ryan et al., 2008).

Многолетним тестированием различных сортов земляники установлено доминирование бактерии *Ps.syringae*, которая выделяется при тестировании как с поверхности, так и внутренних тканей растений. Бактерия, поражающая как растения, так и фитопатогенные грибы, обладая фунгицидной и фунгистатической активностью, защищает их от массовых грибных эпифитотий. Изучение грибных изолятов, выделенных в культуру из мест произрастания земляники показало, что все они поражены бактерией *Ps.syringae* и снизили, а в большинстве случаев полностью утратили свою патогенность. В связи с ослаб-

лением грибных патогенов вызываемые ими эпифитотии могут иметь место лишь в годы, отличающиеся исключительно благоприятными для их биологии условиями (избыточная влажность, вызываемая затяжными дождями, сопровождающимися похолоданием и т.д.).

Изучение состава эндофитной микробиоты сортов земляники показало его различие в зависимости от степени адаптации.

Наиболее высокой частотой положительных тестов на бактерию характеризовались сорта Биляна (95,7%), Присвята (94,7%), Зенга Зенгана (92,6%), Марышка (90,7%) и Кама (90,0%) (рисунок 2).

У сортов Редгонтлет, Vantage, РедКоут, Зенга Тигайга, Гардиан, Урожайная ЦГЛ, Фейерверк, Флора и Привлекательная показатели бактериальной микробиоты также имели достаточно высокие значения, что говорит о ярко выраженной фунгицидной активности бактерии.



Рис.2. Бактериальные штаммы, выделенные из сортов Биляна, Присвята, Гардиан, Марышка и Кама

Частота тестирования бактерии у сортов Рубиновый кулон, Вима Занта и Вима Зарта была несколько ниже и составила, соответственно, 78,3%; 75,7% и 70,1%.

Для сортов Награда, Амулет, Лировидная, Фестивальная, Кардинал, Вима Кимберли, Брио, Вима Тарда, Барлидаум, Фейерфакс и Белруби было характерно слабое развитие бактериальной микробиоты.



Рис.3. Бактерия, выделенная из сорта Редгонтлет

Самый низкий процент выхода бактериальной инфекции отмечен у сортов Фаветта (39,9%), Гея (37,8%) и Тенира (37,3%).

Выделившиеся бактериальные колонии были бежевого цвета, со складчатой или гладкой поверхностью, с ровным, волнистым или древовидным краем.

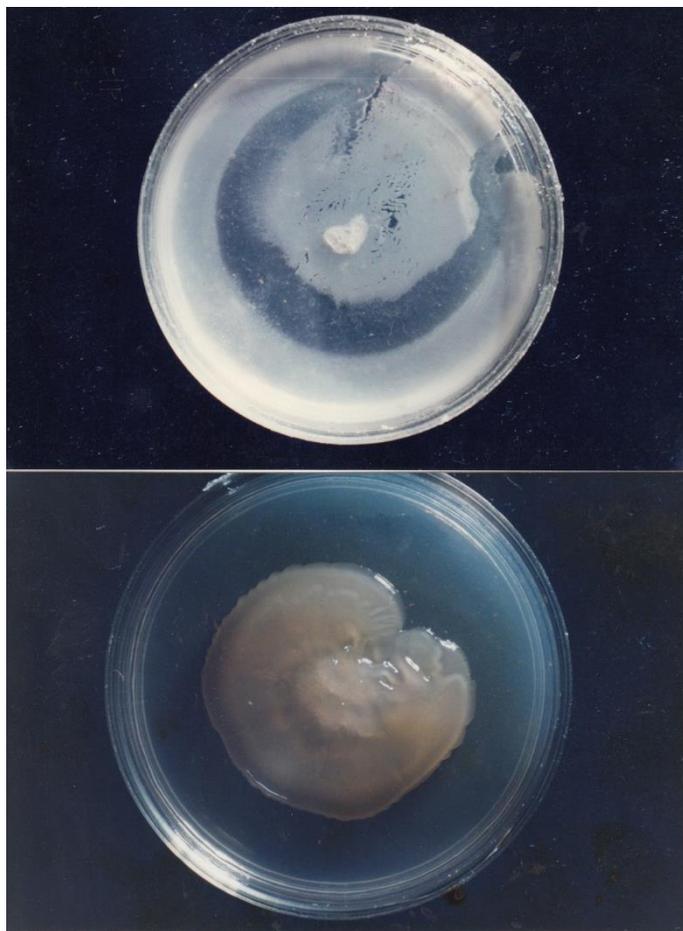


Рис.4.Бактериальные штаммы, выделенные из сортов Зенга Зенгана и  
Зенга Тигайга

Бактериальные штаммы, выделенные из сортов РедКоут, Van-  
tage (рис.5), Рубиновый кулон, Вима Занта и Вима Зарта (рис.6)

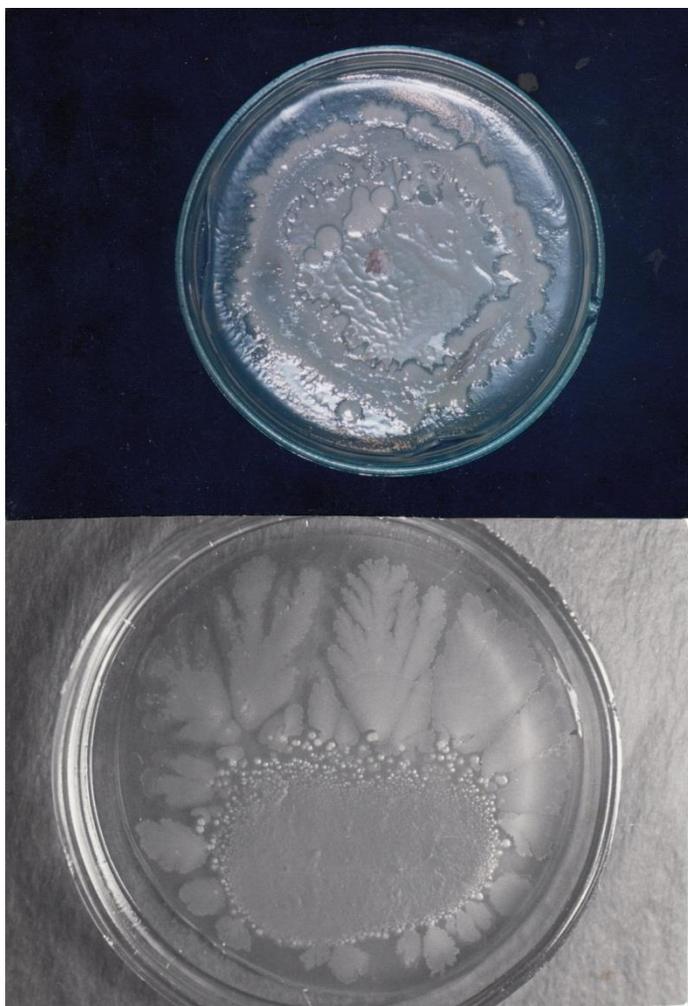


Рис.5.

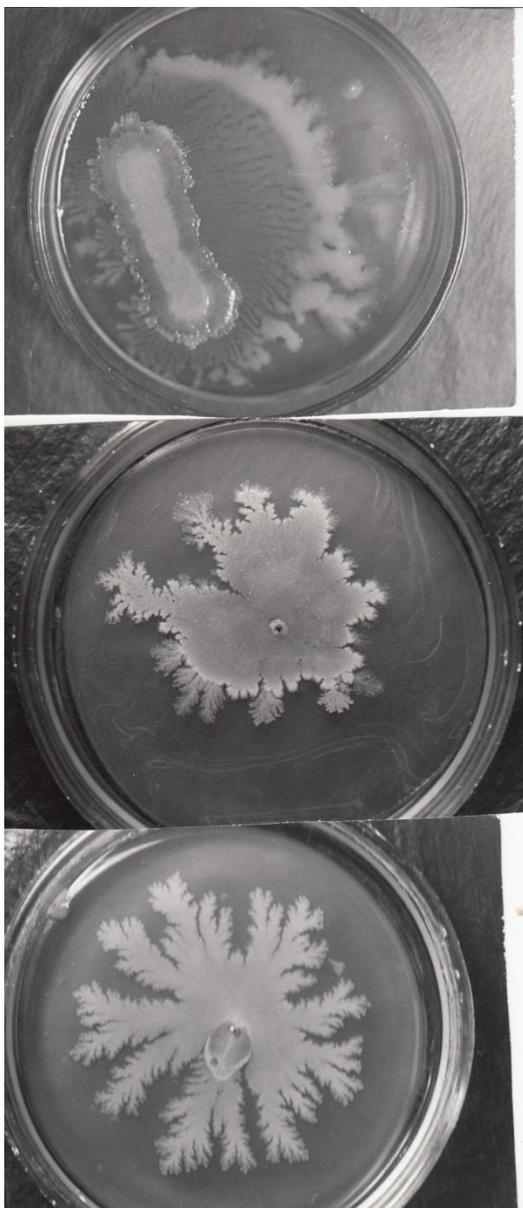


Рис.6.

В вариантах встречались бактериальные культуры, занимающие всю поверхность агара, характеризующиеся слизистой консистенцией, обладающие быстрым интенсивным ростом и развитием на ряде питательных сред, а также с ограниченным ростом (рисунок 7). Следует также отметить переход окраски у бактериальных колоний из различных оттенков бежевого в различные оттенки лилового, вплоть (в единичных случаях) до черного цвета, что наблюдалось у сортов с меньшей адаптацией.



Грибная микробиота была представлена в основном микробными ассоциациями, возникающими в результате адаптации фитопатогенной микробиоты к условиям окружающей среды (рисунки 7-13). Было установлено формирование микробных комплексов с доминированием пеницилла, а также представленных желто-красно-оранжевым и различных вариантов белыми колониями с хорошо развитым воздушным мицелием. Настораживает тот факт, что, адаптируясь, микробная ассоциация становится более агрессивной, как в отношении бактерии, так и грибов, сохраняющих статус вида, а также менее приспособленных слабых ассоциаций. В этом случае создается угроза протективному иммунитету, а вслед за ним - тому или иному эукарио-

тическому организму, который может быть «поглощен» микробной ассоциацией, превратившись в один из ее компонентов. При сложном взаимодействии партнеров, когда грибы, будучи многоядерными, гетерокариотическими организмами, обмениваются генетическим материалом с прокариотами, возникают практически неограниченные возможности для изменчивости и появления огромного количества гено- и морфотипов с различным, в том числе очень высоким уровнем адаптационной способности как к условиям внешней среды, так и к растению-хозяину независимо от его таксономической принадлежности. Следует также отметить, что в отдельные месяцы показатели частоты тестирования грибов оказывались выше, чем бактерий (это особенно было характерно для сортов российской селекции), что связано с их адаптацией к возникшим условиям за счет образования ассоциаций.

Проведенные исследования показали, что в результате адаптации микробиоты к вновь возникшим условиям появились микробные ассоциации, в которых участвуют как эу- так и прокариоты (рисунок 14). Это свидетельствует о том, что грибы, будучи эукариотическими организмами, так же, как и растения, используют бактерию с целью адаптации к условиям среды, в том числе к внутренней среде растительного организма, в результате чего возникают микробные ассоциации. Ассоциация является мицелиально-прокариотным организмом, ее колонии имеют черты сходства как с грибами, так и бактериальными колониями. Они отражают высокую степень интеграции, все чаще возникающих в последнее время ассоциаций между грибами и бактериями, в которые помимо бактерии могут входить два гриба, особенно часто-пеницилл. Вторым партнером в ряде случаев оказываются грибы с темной окраской, в то время как пеницилл продуцирует пигмент с антоциановой окраской. И хотя в них объединяются далеко стоящие в систематическом отношении организмы, ведут они себя как единый организм, имеющий целый спектр фенотипов, которые зависят от принимающих в них участие партнеров, степени их интеграции, условий среды. От этого симбиоза симптомы заболевания и ход поражения усиливаются, что нередко приводит к гибели растительного организма за более короткий промежуток по сравнению с моноинфекциями. Об этом писал И.Л. Сербинов (1927), впервые обративший внимание на

смешанную инфекцию как неслучайное явление, приводящее «к серьезным результатам в смысле быстроты и силы поражения». Он писал, что «теория смешанной инфекции дает объяснение некоторым фактам, нередко озадачивающим фитопатолога, когда обычно неопасный факультативный паразит или сапрофит внезапно развивается с необычайной силой, причиняя значительный ущерб». Поэтому при смешанной, а именно бактериальной и микозной инфекции обычно и наблюдаются наиболее сильные поражения растений (Колесова, 2018). Результатом ассоциативного поражения находящихся в состоянии стресса растений земляники являются тяжелые заболевания, которые с трудом поддаются диагностике в силу размытых симптомов известных заболеваний, а также затруднена борьба с такими возбудителями.



Рис.8. Грибные ассоциации, выделенные из сортов Награда и Фестивальная



Рис.9. Грибные ассоциации, выделенные из сортов Лировидная и Тенира



Рис.10. Грибные ассоциации, выделенные из сорта Рубиновый кулон



Рис.11-12. Грибные ассоциации, выделенные из сорта Вима Кимберли



Рис.13. Грибные ассоциации, выделенные при тестировании сортов  
Вима Тарда и Бардидаум

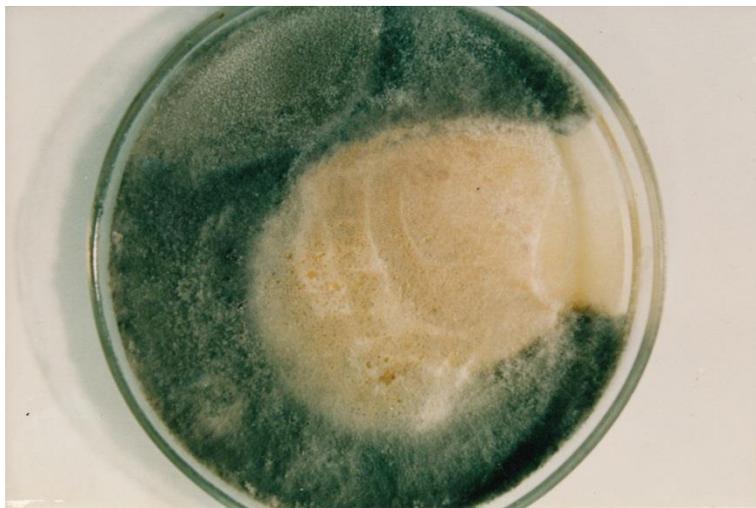


Рис.14. Грибная ассоциация, выделенная при тестировании сорта Кардинал

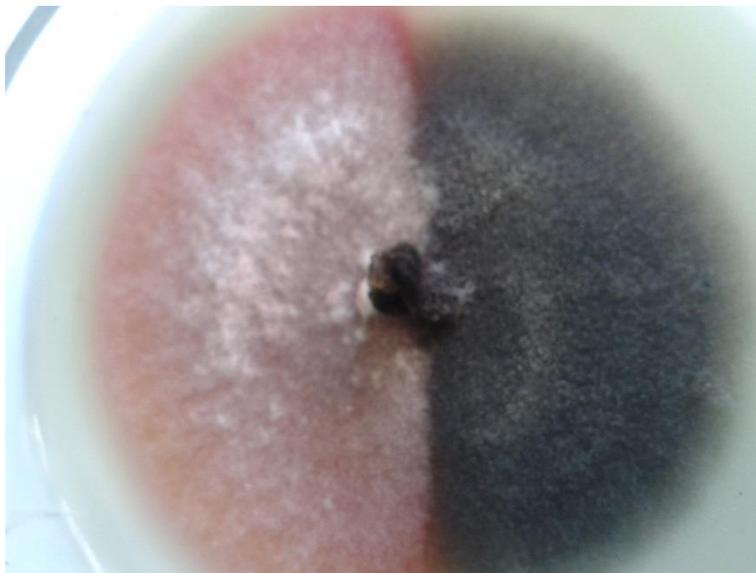


Рис.15. Ассоциация *Fusarium* sp.+*Alternaria* sp., выделенная из сорта  
Вима Занта

Исследования показали, что имеет место усиление вредоносности смешанной микробиоты, которая в меньшей степени зависит от окислительного стресса по сравнению с грибами и бактерией. В частности, было установлено, что покраснение центральной части корневища земляники вызвано ассоциацией двух очень тесно, органично связанных между собой грибов из родов *Penicillium* и *Coniothyrium*, а также бактерии. Эта тенденция особенно ярко проявилась после суровой зимы 2005-2006 года. Исследования также показали, что, как правило, в ассоциации участвуют паразиты, обладающие экстрацеллюлярными выделениями с мощным токсическим действием. В ряде случаев между членами ассоциации возникающие антагонистические взаимоотношения приобретают устойчивый характер. Токсины смешанной микробиоты являются наиболее опасными, так как в силу антагонистического взаимодействия грибов и бактерий, они усиливают стрессорную нагрузку на растительный организм, что в неблагоприятных для растения условиях приводит его к быстрой гибели. Благодаря показателям смешанной микробиоты можно определить, какие сорта и формы испытывают наибольший биотический стресс.

Проведенные исследования показали, что наименьшую токсическую нагрузку, а, следовательно, наименьший биотический стресс испытывали сорта Биляна (2,3%), Присвята (3,0%), Зенга Тигайга (3,0%), Зенга Зенгана (4,0%), Кама (4,6%), Vantage (4,9%), Марышка (5,3%), Гардиан (6,0%), РедКоут (6,0%) и Редгонтлет (7,4%).

Минимальный процент выхода смешанной микробиоты имели также сорта Привлекательная, Флора, Урожайная ЦГЛ и Фейерверк.

Достаточно сильное действие микробиальных токсинов испытывали сорта Награда, Лировидная, Фестивальная, Кардинал, Амулет, Гея, Брио, Тенира, Фейерфакс, Фаветта, Белруби, Барлидаум, Вима Кимберли и Вима Тарда. Полученные данные по увеличению уровня смешанной микробиоты у перечисленных сортов ярко отражают усиление некрозности растений.

Важно также отметить, что все содержавшиеся в коллекции и многократно пересевавшиеся в течение многих лет патогенные грибы «израстали» белым стерильным мицелием, при пассаже которого на кильковый агар появлялась бактерия. Возникающее при деградации

грибов в условиях чистой культуры израстание белым мицелием свидетельствует о переходе определенного вида в ассоциацию, в ее крайнем выражении, при котором теряются признаки вида. Поскольку это явление свойственно всем грибам, а также их ассоциациям, становится очевидным, что они имеют дополнительную стадию развития, закрепленную генетически, которая обеспечивает их выживание в крайне экстремальных условиях, при которых высшие эукариоты гибнут.



Рис.16. Ассоциация-*Fusarium* sp.+*Alternaria* sp.+*Ps.syringae*, выделенная при тестировании сорта Вима Зарта

Внутри растения наряду с бактериальными токсинами в защитной реакции участвует также окислительный стресс. Неблагоприятные внешние воздействия на растение вызывают нарушения в окислительно-восстановительной системе. Одним из проявлений влияния неблагоприятных факторов является повышенное образование в клетках растений реактивных форм кислорода. Активные формы кислорода: супероксид-анион-радикал (супероксид), перекись водорода, гидроксилрадикал и синглетный кислород образуются в каждой клетке и при

нормальном обмене веществ. Однако при длительном и интенсивном воздействии комплекса неблагоприятных абиотических и биотических факторов на растения происходит избыточное их образование. Видимые повреждения растений проявляются в виде некрозов листьев, побегов, плодов (Гудковский, Каширская, Цуканова, 2005). Растения, находясь в состоянии паранекроза, становятся крайне чувствительными (сверхчувствительными) ко всякого рода раздражениям, в том числе-опрыскиваниям ядохимикатами, после которых усиливается некрозность листьев, происходит более или менее быстрое их усыхание, а в ряде случаев наступает апоплексия (быстрый некроз всего растения), так как окислительный стресс, будучи генерализованным адаптационным синдромом, представлен в растении, как и бактерия, системно. Уровень окислительного стресса у растительного организма отражает отрицательный тест на микробиоту. Отрицательный тест отражает состояние паранекроза у растения, переходящее под воздействием того или иного фактора (абиотического и биотического характера) в некроз, что отрицательно сказывается на жизнеспособности микробиоты, вплоть до полной ее гибели, так как продукты окисления, возникающие при некрозе, в высокой степени токсичны для неё. В связи с этим, высокий показатель отрицательных тестов указывает на низкий запас адаптации, и, наоборот, низкий показатель отрицательных тестов соответствует высокой адаптационной способности тестируемого растения.

Диагностика запаса адаптации у различных сортов земляники показала, что ведущие позиции по адаптационной способности принадлежат сортам Биляна, Присвята, Гардиан, Vantage, Кама, Марышка, РедКоут, Редгонтлет, Зенга Зенгана и Зенга Тигайга. Данные сорта характеризуются высокой зимостойкостью, хорошей восстановительной способностью после зимних повреждений, высоким коэффициентом размножения, стабильно высокой урожайностью и устойчивостью к неблагоприятным абиотическим и биотическим факторам среды. Кроме того, они отличаются более высокими показателями вкуса и плотности ягод, содержанием в них сахаров, антоцианов и других ценных биохимических веществ. По данным Т.А. Черенковой, ягоды выше перечисленных сортов выделяются не только высоким содержа-

нием сухих растворимых веществ, но и суммой сахаров 8,4-8,9%. Плоды этих сортов отличаются высокой желирующей способностью, а также высоким накоплением суммы пектиновых веществ-1,14-1,22% и Р-активных катехинов-261,0-314,0 мг%. Содержание антоцианов-82,5-108,2 мг/100 г. Необходимо также отметить, что среди названных сортов сорт Зенга Зенгана более 50 лет является ценным донором ряда хозяйственно-биологических признаков в селекции земляники. Вторым по распространенности и селекционной значимости является шотландский сорт Редгонтлет.

Второе место по адаптации заняли сорта Привлекательная, Флора, Фейерверк и Урожайная ЦГЛ, обладающие относительной зимостойкостью и устойчивостью к группе грибных болезней.

Согласно полученным данным, менее адаптированными оказались сорта Вима Занта (9,1), Рубиновый кулон (9,3%) и Вима Зарта (11,3%).

Наибольшее количество отрицательных тестов набрали сорта Лировидная (13,7%), Амулет (14,2%), Награда (17,8%), Кардинал (18,9%), Барлидаум (19,4%), Фаветта (20,0%), Фейерфакс (22,2%), Брио (26,2%), Вима Тарда (27,1%), Вима Кимберли (27,1%), Тенира (29,6%), Гея (30,0%), Фестивальная (30,0%) и Белруби (30,0%), что свидетельствует о низких адаптационных возможностях данных сортов.

Таким образом, показатели эндофитной микробиоты отражают физиологическое состояние растений. Проведенные исследования показали, что у более адаптированных к неблагоприятным условиям среды сортов частота положительных тестов на бактерию, как правило, выше по сравнению с менее приспособленными, что обеспечивает защиту растений от токсинов контролируемых ею некротрофных грибов и ослабляет тем самым биотический стресс. Также у сортов с высокой адаптационной способностью отмечался минимальный процент отрицательных тестов, что свидетельствует о низком уровне окислительного стресса. У менее адаптированных сортов наблюдалось снижение количества положительных тестов на бактерию, что привело к активизации грибов и нарастанию смешанной инфекции.

Поскольку микробиота остро реагирует на условия среды и состояние растения-хозяина, ярко отражая их в своем поведении, ее показатели могут быть использованы в прогнозе, оценке и диагностике не только фитосанитарного состояния насаждений земляники и здоровья растений, но и таких жизненно важных признаков, как иммунитет, рост и развитие, репродукция, адаптация.

## ДИАГНОСТИКА УСТОЙЧИВОСТИ РАЗЛИЧНЫХ СОРТОВ ЗЕМЛЯНИКИ К ТОКСИНАМ *FUSARIUM SP.*

Многолетние исследования показателей эндофитной микробиоты у различных сортов земляники показали, что наиболее часто в ее составе встречаются темнопигментные виды из родов *Alternaria*, *Cladosporium*, а также *Fusarium*, что свидетельствует об их высокой устойчивости к неблагоприятным факторам среды. Nadubinskla M., Ritieni A., Srobarova A. (2000) отмечают большую пластичность, широкий диапазон приспособительных реакций фузариевых грибов, что обуславливает возможность их сапрофитного роста в почве, когда отсутствуют питающие растения, и переход к паразитизму при любом ослаблении растений под воздействием неблагоприятных факторов.

Одним из факторов патогенности грибов являются продуцируемые ими токсины, которые принимают участие в возникновении и развитии болезни (Ludwig, 1957). Многие возбудители фузариозов выделяют сильнодействующие токсины, которые, распространяясь по всему растению, вызывают необратимые повреждения в клетках и тканях, нарушение физиологических функций и водного баланса, что приводит к потере тургора, пожелтению листьев, быстрому отмиранию пораженных растений (токсигенное увядание) (Воробьев, 1986).

От изолятов *Fusarium sp.*, выделенных из листовых эксплантов различных сортов земляники, были получены культуральные фильтраты гриба, которые исследовали на их биологическую активность. В опытах использовали токсины недельной, 20-дневной, 30-дневной и 45-дневной экспозиции. Изоляты гриба выращивали на жидкой среде Чапека, в которую вместо 30 г сахарозы добавляли 3 г на литр раствора, так как большое количество сахарозы способствует забиванию проводящих сосудов у срезанных и помещенных в культуральный фильтрат растений земляники. Для создания большей площади поверхности среду разливали в колбы Эрленмейера по 70 мл в 5-кратной повторности. Автоклавировали при 0,5 атм в течение 30 минут. На поверхность среды стерильно помещали споры изолятов *Fusarium sp.* Поверхностный рост мицелия достигался путем использования проб-

ковых «поплавок». Инокулированные колбы ставили в термостат и выдерживали в течение 7, 20, 30 и 45 дней при температуре 20-22<sup>0</sup>С. За это время на поверхности среды происходило нарастание мицелия и накопление токсина в жидкой питательной среде Чапека. Перед определением токсичности культуральную жидкость отделяли от мицелия фильтрованием и разливали по колбам. Подрезанные у основания стебли растений земляники с 4 здоровыми тургорными листьями помещали в колбы, наполненные культуральным фильтратом с накопленным токсином гриба. В качестве контроля использовали воду и жидкую питательную среду. Биологическую активность токсических метаболитов *Fusarium* sp. Определяли на основе развивающихся симптомов поражения на листьях. Интенсивность поражения учитывали на 4, 6, 8-й день (в баллах) по шкале:

- высокая устойчивость - 5 баллов (отсутствие реакции на токсины, лист находится в тургоре)
- устойчивость - 4 балла (наблюдается снижение тургора)
- относительная устойчивость - 3 балла (лист вялый, частичная некротизация листовой пластинки)
- восприимчивость - 2 балла (усыхание 30% поверхности листа)
- сильная восприимчивость - 1 балл (усыхание 50% и более листовой поверхности до полного усыхания листа).

Согласно полученным данным, наиболее высокую устойчивость к действию токсических грибных метаболитов недельной экспозиции проявили сорта Присвята, Биляна, Гардиан и Кама, у которых отсутствовали явные признаки интоксикации.

Высокую толерантность к фузариозному токсину обнаружили также сорта Vantage, Марышка, Редгонтлет, РедКоут, Зенга Зенгана, Флора и Привлекательная.

Наиболее сильный токсический эффект наблюдался у сортов Вима Кимберли, Вима Тарда, Барлидаум, Награда, Лировидная и Фестивальная. Сорт Вима Тарда имел обширные некрозы на листьях, а у сортов Вима Кимберли, Барлидаум, Награда, Лировидная и Фестивальная отмечено увеличение некрозов на листьях с последующим увяданием и засыханием растений.

Во второй серии экспериментов с использованием культурального фильтрата возбудителя фузариозного увядания 20-дневной экспозиции было установлено, что наиболее устойчивыми к 20-дневному токсину гриба оказались сорта Биляна, Присвята, Кама, Гардиан и Vantage. У сортов Лировидная, Награда и Фестивальная увядание с последующим образованием некротических пятен на листьях начиналось намного раньше, чем в предыдущем случае.

На заключительной стадии экспериментов использовались токсины гриба 30-дневной экспозиции.

Изучение влияния месячного токсина *Fusarium* sp. на различные сорта земляники показало, что наибольшую восприимчивость продемонстрировали сорта Фестивальная, Награда и Лировидная, которые реагировали на интоксикацию быстрой потерей тургора и увяданием с последующим засыханием листьев.

Наряду с использованием описанной выше модели, нами проводились опыты на отделенных листьях, помещенных на определенное время в раствор токсина *Fusarium* sp. 45-дневной экспозиции. В качестве тест-объектов использовались сорта Присвята, Редгонтлет, РедКоут, Кардинал, Тенира, Гея, Фестивальная, Награда и Дочь Награды.

Как свидетельствуют результаты исследований, наиболее высокую устойчивость к действию культуральной жидкости *Fusarium* sp. проявили сорта Присвята, РедКоут и Редгонтлет. Сорта российской селекции оказались сильно чувствительными к токсину.

Таким образом, сорта, созданные в рамках зарубежных селекционных программ, оказались наиболее устойчивыми к действию токсина возбудителя фузариозного увядания в силу более высокой адаптации к погодным условиям исследуемого региона.

**ИЗУЧЕНИЕ УСТОЙЧИВОСТИ СОРТОВ ЗЕМЛЯНИКИ К  
FUSARIUM SP. МЕТОДОМ КУЛЬТУРЫ ГРИБА НА ЛИСТОВЫХ  
ЭКСПЛАНТАХ ЖИВОЙ ТКАНИ РАСТЕНИЙ ИЗУЧАЕМЫХ  
СОРТОВ**

Изучение устойчивости сортов земляники к *Fusarium sp.* проводили также, используя микробиологический метод.

Чашки Петри со стерильной питательной средой засеивали изолятами *Fusarium sp.* и выдерживали при оптимальной для развития патогена температуре в течение 6-7 суток. За это время грибок равномерно покрывал всю поверхность агара в чашках Петри, создавая тем самым фон для сравнительного испытания частиц-вырезок. Листовым вырезкам придавали стандартный размер и помещали в чашки Петри на грибную культуру, не дезинфицируя их. Степень поражения учитывали на 4, 6 и 8 день в баллах (0, 1, 2, 3, 4). Учеты проводили трижды, последний учет использовали для определения устойчивости.

По устойчивости к возбудителю фузариозного увядания испытываемые сорта земляники были разделены нами на группы.

Группу высокоустойчивых вошли сорта, у которых интенсивность развития болезни не превышала 1 балла: Гардиан, Марышка, РедКоут, Зенга Зенгана и Зенга Тигайга.

Средней поражаемостью характеризовались сорта Рубиновый кулон, Вима Занта и Вима Зарта.

Наиболее восприимчивыми к данному патогену оказались сорта Фейерфакс, Фаветта, Гея, Брио, Барлидаум, Вима Кимберли, Вима Тарда, а также российские сорта Награда, Лировидная, Дочь Награды и Фестивальная, не обладающие высокой экологической устойчивостью к неблагоприятным абиотическим и биотическим факторам среды.

## АНТИФУНГАЛЬНАЯ АКТИВНОСТЬ ЭНДОФИТНОЙ БАКТЕРИИ *PSEUDOMONAS SYRINGAE*

Бактерии рода *Pseudomonas*, находящиеся внутри растения, обладают способностью вызывать явление фунгистазиса за счет выделения токсинов. Они способны заселять гифы грибов, что, как правило, заканчивается их лизисом. Способность бактерий лизировать грибной мицелий связана с тем, что они обладают соответствующим набором ферментов, под действием которых разрушается оболочка клеток мицелия и деструктивное содержимое выходит наружу (Мирчинк, 1988).

Поскольку псевдомонады, в первую очередь, флуоресцирующие, синтезируют целый ряд соединений, угнетающих рост фитопатогенов (Dowling et al., 1994), нами изучалась токсическая активность всего спектра бактериальных штаммов *Ps.syringae*, выделившихся при тестировании на питательные среды. Методом двойных культур было изучено влияние бактерии на рост и развитие некоторых патогенных грибов. В качестве тестеров использовались культуры грибов *Alternaria* sp., *Fusarium* sp., *Penicillium* sp., *Cladosporium* sp. и *Phytophthora castorum*.

Методом совместного культивирования бактерий и грибных изолятов было установлено фунгицидное и фунгистатическое и, в редких случаях, стимулирующее действие бактерии на грибы.

Изучение токсической активности различных бактериальных штаммов, выделенных при тестировании на питательные среды, показало, что наиболее сильное ингибирующее действие в отношении *Fusarium* sp. обнаружили бактериальные культуры, выделенные при тестировании высоко адаптированных сортов: Биляна, Присвята, Гардиан, Зенга Зенгана и Редгонтлет (зоны подавления роста гриба в этих вариантах составили 20,3-25,0 мм). При этом зоны подавления роста тест-культуры были хорошо выражены и характеризовались длительностью сохранения (более двух месяцев).

Очень сильным фунгицидным действием на изоляты гриба *Fusarium* sp. обладали также штаммы *Ps.syringae*, выделенные из ли-

стовых эксплантов сортов Кама, Марышка, РедКоут, Vantage и Зенга Тигайга, дававшие зоны подавления роста гриба 17,3-21,1 мм.

Относительно высокие антагонистические свойства в отношении изолятов возбудителя фузариозного увядания продемонстрировали бактериальные штаммы, выделенные из сортов Привлекательная, Флора, Урожайная ЦГЛ и Фейерверк, формировавшие зоны отсутствия роста грибного патогена 14,3-16,2 мм.

В меньшей степени антагонизм против *Fusarium* sp. проявили культуры бактерий, тестированные из сортов Рубиновый кулон, Вима Занта и Вима Зарта. Зоны ингибирования в этих вариантах колебались от 9,0 до 12,3 мм.

Токсические метаболиты бактерий, выделенных из сортов Награда, Лировидная, Кардинал, Фаветта, Фейервакс, Брио, Белруби, Вима Тарда, Вима Кимберли, Тенира, Гея, Барлидаум и Фестивальная, в значительной степени стимулировали рост гриба-тестера (зоны ингибирования 2,5-4,3 мм).

В серии опытов с использованием в качестве тест-культуры гриба *Ph.castorum* также наблюдалось различие в токсичности бактерий, выделенных из различных сортов земляники.

Как свидетельствуют результаты исследований, самую большую зону ингибирования (23,3-25,4 мм) на питательной среде с двойной культурой формировали штаммы *Ps.syringae*, выделенные из сортов Присвята, Биляна, Гардиан, Кама, Зенга Зенгана и Редгонтлет (рисунок 15). В некоторых вариантах опыта рост гриба полностью отсутствовал.

Сильными антагонистами возбудителя фитофторозного увядания явились также токсины бактерий, выделенных при тестировании сортов Марышка, Vantage, РедКоут и Зенга Тигайга. Изоляты *Ph. castorum* теряли мицелий, приобретали мукоидность и выделяли бактерию.

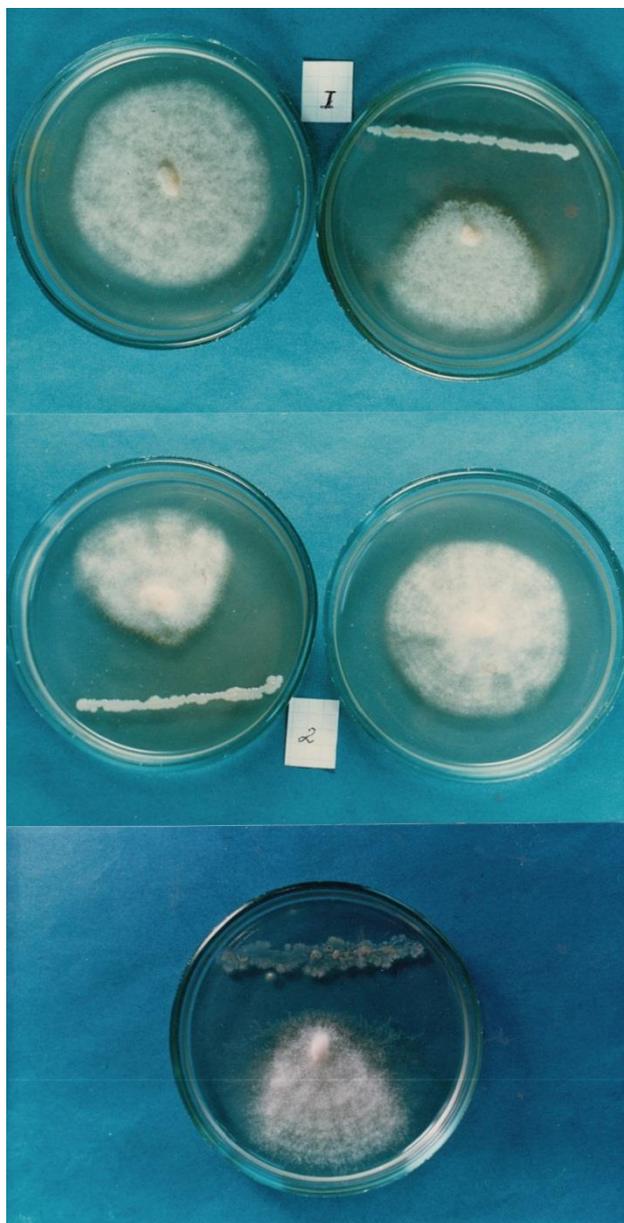


Рис.17

Довольно значительно угнетали рост гриба *Ph. castorum* бактериальные штаммы, выделенные из эксплантов сортов Флора, Привлекательная, Урожайная ЦГЛ и Фейерверк. При этом следует отметить, что грибные изоляты имели слабо развитый воздушный мицелий, высокую степень израстания, соответственно выраженную способность к лизису с появлением бактерии уже в начальной пассажах с очень слабым или отсутствующим спороношением. В отдельных случаях наблюдался выход бактерии по краю грибной колонии, обращенной к бактерии-тестеру, свидетельствующий о том, что гриб *Ph. castorum*, будучи эукариотом, также претерпел стресс и в качестве защитного механизма использует, как и растение, бактерию.

При совместном культивировании в чашках Петри гриба *Alternaria* sp. И различных по происхождению бактериальных штаммов также выявлена достаточно высокая общая антагонистическая активность бактериальных культур. При этом наиболее сильное подавление мицелиального роста гриба при совместном культивировании было отмечено у штаммов, выделенных из сортов Биляна, Присвята, Гардиан и Кама.

Высокая и стабильная противогрибная активность *Ps. syringae* была отмечена и в отношении грибов *Cladosporium* sp. и *Penicillium* sp. Как свидетельствуют результаты исследований, наибольшей активностью отличились бактериальные штаммы из сортов Присвята, Биляна, Гардиан, Кама и Марышка. Оценка состояния грибных колоний показала, что у них наблюдались ярко выраженные признаки деградации: потеря пигмента, израстание белым стерильным мицелием, элиминация воздушного мицелия, слизистость поверхности колонии, появление эксудата, дающего начало бактерии и т.д.

Также фунгицидные и фунгистатические свойства токсинов различных по происхождению бактериальных штаммов изучали путем посева гриба-тестера. В качестве тестера использовалась культура гриба *Ph. castorum*. Через месяц проводили оценку роста грибных колоний и рассчитывали степень токсичности (At) по формуле  $At = 100 \cdot P_0 / P_k \times 100\%$ , где At-степень токсичности (в %),  $P_0$ -рост гриба-тестера на токсине (в баллах),  $P_k$ -рост гриба-тестера в контроле (в баллах) («Методы экспериментальной микологии», Киев, 1982).

Изучение влияния эндотоксинов бактериальных штаммов, выделенных из различных сортов земляники на рост гриба *Ph.sactorum* показало, что более сильным угнетающим действием обладали эндотоксины бактерий, тестированных из сортов Присвята, Биляна, Гардиан и Кама. Установлено также, что эндотоксины бактериальных штаммов, выделенных из перечисленных выше сортов, способствовали израстанию гриба стерильным мицелием и полной утрате спороношения (рисунок 16).

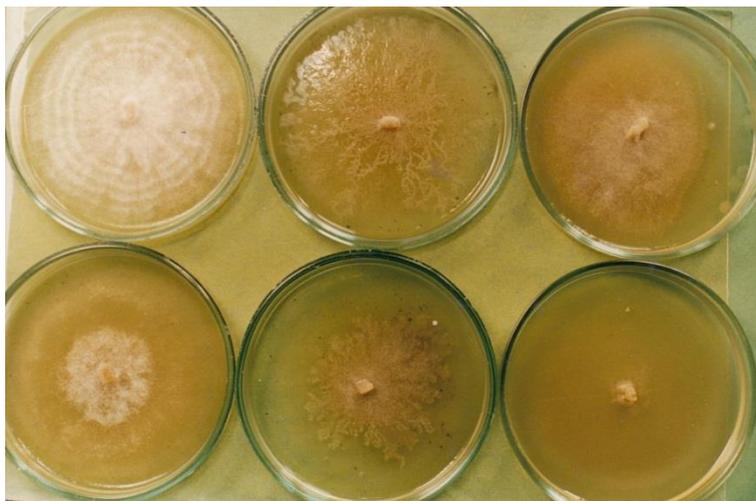


Рис.18. Влияние эндотоксинов бактерий различного происхождения на рост *Ph. sactorum*

Довольно значительно угнетали рост возбудителя фитофтороза эндотоксины бактерий, выделенных из эксплантов сортов Зенга Зенгана, Редгонтлет, Марышка и Vantage.

В свою очередь, эндотоксины бактериальных штаммов, выделенных из сортов Урожайная ЦГЛ и Фейерверк, в некоторой степени стимулировали рост *Ph. sactorum*.

Изучение воздействия бактерий на патогенные грибы проводили также по методике Езрух и Стрелковой (1979). Испытуемые виды грибов выращивали в пробирках в течение 3-4 суток, затем из вырос-

шей культуры готовили суспензию, добавляя в каждую пробирку по 9 мл стерильной воды, В каждую чашку Петри на поверхность питательной среды наносили и равномерно распределяли по 1 мл суспензии. На свежесазеянный газон накладывали агаровые блоки диаметром 1 см с 4-суточной культурой бактерий. Продукты метаболизма бактерий из агарового блока поступали в питательную среду, и на месте их действия образовывалась зона угнетения роста гриба. В качестве тестера использовались изоляты грибов, не поражающих данную культуру: *Melanomma hippophaes*, *Monilia altaica*, *Phoma* sp. и *Venturia inaequalis*.

Исследования показали, что антигрибные свойства бактерий проявлялись к разным видам патогенных грибов неодинаково.

Наиболее интенсивно рост мицелиальных изолятов *M.hippophaes* подавляли токсины бактерий, выделенных при тестировании сортов Биляна, Присвята и Кама. В этих вариантах бактерии вызывали образование зоны отсутствия роста гриба вокруг агарового блока диаметром 20,0-24,5 мм.

Сильное антигрибное действие на *M.hippophaes* оказали также бактериальные штаммы, выделенные из сортов Гардиан, Зенга Зенгана, Марышка, Редгонтлет и Vantage.

Наиболее устойчивыми изоляты *M.hippophaes* оказались к воздействию бактерий, полученных при тестировании листовых эксплантов сортов Награда, Лировидная и Фестивальная.

Исследуемые бактериальные изоляты проявляли также выраженную фунгицидную активность и в отношении гриба *M.altaica*. При этом следует отметить, что в наибольшей степени фунгицидной и фунгистатической активностью обладали токсины бактерий, выделенных из высоко адаптированных сортов.

Токсины бактерий, выделенных из зеленых листьев различных сортов земляники, оказывали ингибирующее действие и на рост *Phoma* sp. В большинстве вариантов бактерии угнетающе действовали на рост и развитие данного гриба. Однако наиболее активно рост данного тестера подавлялся токсинами бактериальных штаммов, выделенных из сортов Присвята, Биляна, Кама, Гардиан, Редгонтлет, Урожайная ЦГЛ и Флора.

С целью изучения возможности влияния токсинов бактерий, выделенных из листовых эксплантов земляники, на гриб с высокой степенью паразитизма, неспецифичный для данной культуры, нами проводились опыты с возбудителем парши яблони *V. inaequalis*. Его рост в большинстве вариантов был практически полностью подавлен, что свидетельствует о более высокой чувствительности к токсинам неспецифического в отношении земляники гриба с высоким уровнем паразитизма.

В ходе исследований нами было получено большое количество бактериальных штаммов с поверхности и из различных органов земляники, а также из почвы ризосферы различных сортов этой культуры.

Нами проводилось тестирование токсинов выделившихся из почвы ризосферы различных сортов земляники бактерий на патогенные грибы: *Verticillium dahliae*, *Aspergillus* sp. и *Stemphylium* sp. При этом следует отметить, что взятые в тестирование *Aspergillus* sp. и *Stemphylium* sp.-это грибы условно паразитического характера. Их вредоносность в большей степени зависит от условий среды. При определенных условиях они могут вызывать эпифитотии, потери урожая варьируют от 3-5 до 100% (Рожков и др., 2014).

Антифунгальную активность бактериальных штаммов исследовали, используя метод Whipps (1987). Бактерии высаживались крестом в центр чашки Петри, разделяя ее на четыре сектора. В середину каждого помещали кусочек агаризированной питательной среды с мицелием грибной культуры. Чашки ставили в термостат и инкубировали при 27<sup>0</sup>С. Через 3 сут измеряли радиус колоний гриба в направлениях к бактериям ( $R_1$ ) и к краю чашки ( $R_2$ ) и вычисляли степень подавления роста грибов (Т) по формуле  $T=(R_2-R_1)/R_2 \times 100\%$ .

Исследование фунгицидной активности бактериальных штаммов, выделившихся из почвы ризосферы различных сортов земляники, методом Whipps в отношении гриба *V. dahliae* показало, что степень подавления роста тест-культуры варьировала от 30,2% до 67,3%.

При тестировании *V. dahliae* в отношении бактерий, выделенных из почвы ризосферы сортов Присвята, Биляна, Кама, Гардиан и Редгонтлет, установлено в сильной степени угнетающее действие на способность патогена к спороношению. Степень токсичности в этих

вариантах составила, соответственно, 67,3%; 66,1%; 61,7%; 59,3% и 56,6%.

Высокую активность в отношении данного фитопатогена проявили также токсины бактерий, выделенных из ризосферы сортов Марышка, РедКоут, Vantage и Зенга Зенгана.

Достаточно слабой оказалась фунгицидная активность бактериальных штаммов, выделенных из ризосферы сортов Фестивальная, Награда и Лировидная ( $T=30,2\%$ ;  $34,1\%$  и  $35,3\%$ , соответственно).

Установлено также наличие антагонистических свойств выделенных почвенных бактерий и в отношении грибов *Aspergillus* sp. и *Stephylum* sp. При этом более сильные бактериальные токсины в отношении данных патогенов выделялись при тестировании почвенных образцов ризосферы высоко адаптивных сортов земляники. Наименьшей фунгицидной активностью в отношении грибов-тестеров обладали штаммы, выделенные из ризосферы сортов земляники, которые характеризовались более низкой степенью адаптации по сравнению с другими тестируемыми формами.

Таким образом, проведенные исследования показали, что токсины бактерий, выделенных при тестировании высоко адаптированных сортов и форм, обладают ярко выраженным фунгицидным и фунгистатическим действием, чем токсины бактерий, выделенных из сортов с наименьшей адаптационной способностью.

## УСТОЙЧИВОСТЬ РАЗЛИЧНЫХ СОРТОВ ЗЕМЛЯНИКИ К ДЕЙСТВИЮ ТОКСИЧЕСКИХ МЕТАБОЛИТОВ ЭНДОФИТНОЙ БАКТЕРИИ *PS.SYRINGAE*

При тестировании различных сортов земляники обнаруживается бактерия, различные штаммы которой в подавляющем большинстве оказывают угнетающее или фунгицидное действие на патогенные грибы. Поражая как растения, так и фитопатогенные грибы, выделяя антимикробные вещества (токсины), она контролирует патогенную микробиоту, компенсируя тем самым иммунодефицит, возникший в результате абиотического стресса, выполняя симбиотическую функцию, обеспечивая при этом протективный иммунитет. Присутствующие в бактерии мобильные генетические элементы обеспечивают генетически контролируемую долговременную адаптацию растений к неблагоприятным условиям среды. В связи с этим, наличие бактерии в растении следует рассматривать как сложную биорегуляторную функцию, которая вызвана экстремальными условиями среды.

Действительно, в ряде работ было показано, что эндофитные бактерии способны ингибировать развитие микроорганизмов путем синтеза биологически активных соединений, обладающих «антипатогенным» действием (Чеботарь и др., 2015; Lima et al., 2003; Koumoutsis et al., 2004; Azevedo et al., 2000; Hallmann et al., 1997; Strobel et al., 2004).

Однако вмешательство прокариот (бактерий), наделенных мобильными генетическими системами, в жизнедеятельность растительных организмов сильно изменило их биологию, что негативно сказалось на жизненно важных функциях и привело к болезням неясной этиологии. Бактериальные эндофиты усиливают рост вегетативных органов зараженных растений, но подавляют продукцию семян, тем самым изменяя соотношение вегетативного и семенного способов размножения ([www.google.com](http://www.google.com)). В неблагоприятных условиях среды бактерии вызывают развитие таких симптомов у растений, как угнетение роста и развития, нарушение репродукции, раннее покраснение листьев, покраснение осевого цилиндра, хлороз. Получила широкое распространение некрозность листьев у земляники. Причем одна и та

же бактерия, находясь в различных фазовых состояниях, может вызывать различные симптомы. Поскольку истощение эукариотического организма последующими экстремальными воздействиями приводит к усилению патогенности прокариота и подчас гибели растения, нами проводилось изучение устойчивости различных сортов земляники к действию токсических метаболитов эндофитной бактерии *Ps.syringae*.

Изучение влияния бактериальных токсинов на растение-хозяин проводилось с использованием в качестве селектирующего агента культурального фильтрата эндофитной бактерии *Pseudomonas syringae*, который был получен путем культивирования бактериальных штаммов на жидкой среде Чапека в течение месяца с последующим автоклавированием. Подрезанные у основания стебли растений земляники с 3-4 здоровыми тургорными листьями помещали в сосуды, наполненные фильтратом, накопившем токсин бактерии. Контролем служила вода. Время интоксикации отмечалось с момента потери тургора. Оценку поражения листьев проводили по 5-балльной шкале («Методы экспериментальной микологии», 1982).

В ходе проведенных исследований были выявлены существенные различия изученных сортов земляники по степени устойчивости к действию бактериальных токсинов в зависимости от генотипа. При этом зависимость между полевой устойчивостью растений к неблагоприятным абиотическим и биотическим факторам и действием токсинов была достаточно четко выражена. Установлено, что наиболее высокую устойчивость к токсину проявили сорта Биляна, Присвята, Гардиан, Vantage, Кама и Марышка.

Явные признаки интоксикации отсутствовали и у сортов Редгонтлет, Зенга Зенгана, РедКоут и Зенга Тигайга. Среди сортов российской селекции наибольшую устойчивость проявили Привлекательная, Флора, Урожайная ЦГЛ и Фейерверк. Потеря тургора с последующим засыханием листьев в большинстве случаев наступала через 50 часов.

У сортов Рубиновый кулон, Вима Занта и Вима Зарта первые симптомы интоксикации появились через 20 часов.

Высоко восприимчивыми к действию токсических метаболитов эндофитной бактерии *Ps.syringae* оказались сорта Награда, Лировид-

ная, Фестивальная, Кардинал, Амулет, Гея, Брио, Тенира, Фейерфакс, Фаветта, Белруби, Барлидаум, Вима Гарда и Вима Кимберли, у которых степень некрозности составила 3,5-4,0 балла. Данные сорта реагировали на интоксикацию быстрой потерей тургора, образованием обширных некрозов на листьях с последующим засыханием растений.

Изучение устойчивости различных сортов земляники к *Ps.syringae* проводилось также с использованием метода инокуляции отделенных листьев. Для пробы отбирали листья с 10 растений. Листья раскладывали на кюветы нижней стороны вверх, этикетировали, инокулировали капельным методом. Для заражения использовали двухсубкультуру чистую культуру *Ps.syringae* в концентрации  $10^7$  клеток в 1 мл. Кюветы покрывали стеклом. Учитывали интенсивность поражения на 4,6,8-й день (в баллах) по шкале:

0 баллов-иммунитет

1 балл-высокая устойчивость, на поверхности листьев образуются небольшие некротические пятна до 3 мм в диаметре

2 балла-устойчивость, некрозы в диаметре имеют 5 мм

3 балла-слабая восприимчивость, пятна до 10 мм

4 балла-восприимчивость, буряющие пятна более 10 мм в диаметре

5 баллов-сильная восприимчивость.

Как свидетельствуют результаты исследований, сорта Присвята, Биляна, Кама и Гардиан при исключительно высокой инфекционной нагрузке совершенно не реагировали на заражение, а у сортов Vantage, Марышка, Редгонтлет, Зенга Зенгана, РедКоут и Зенга Тигайга реакция проявилась образованием в очень незначительном количестве микронекрозов.

К устойчивым с оценкой баллом 2 отнесены сорта Флора, Привлекательная, Урожайная ЦГЛ и Фейерверк.

Сорта Рубиновый кулон, Вима Занта и Вима Зарта заняли промежуточное положение, оцененное 3-3,5 баллами.

Сорта Гея, Брио, Фейерфакс, Фаветта и Белруби определены как восприимчивые. Степень некрозности в этих вариантах составила 4 балла.

Наивысшую восприимчивость (5 баллов) имели сорта Фестивальная, Лировидная, Награда, Кардинал, Тенира, Барлидаум, Вима Тарда и Вима Кимберли. Результатом инокуляции было появление коричневых пятен на зеленых листьях, со временем соединяющихся вместе и приводящих к усыханию.

Изучение патогенности выделенных бактериальных штаммов проводилось также с использованием метода инъекции, разработанного И. Беттхером (1984). Инъекции бактериальной суспензии в межклетники делали с помощью медицинского шприца. Иглой шприца с затупленным концом прокалывали эпидермис с нижней стороны листа и осторожно вводили суспензию. Учеты поражения земляники бактерией *Pseudomonas syringae* проводили по 5-балльной шкале:

0-отсутствии поражения

1 балл-очень небольшие, ограниченные некрозы

2 балла-такие же некрозы, но более крупные по величине

3 балла-интенсивно развивающиеся некрозы

4 балла-слившиеся некротические пятна.

Исследования показали, что количество устойчивых сортов образцов связано с их происхождением. Так, к высокоустойчивым (полное отсутствие поражения) отнесены сорта, в которых присутствует геноплазма сорта Зенга Зенгана, являющегося на протяжении 50 лет ценным донором ряда хозяйственно биологических признаков в селекции земляники: Присвята, Кама, Урожайная ЦГЛ, Фейерверк и Флора, а также сорта Биляна, Редгонтлет и Марышка.

В группу устойчивых сортов (со степенью поражения от 0,1 до 1 балла) вошли Гардиан, Vantage, Зенга Зенгана, РедКоут, Зенга Тигайга и Привлекательная.

Наивысший балл поражения имели сорта Лировидная, Фестивальная, Вима Кимберли, Вима Тарда и Барлидаум.

Таким образом, наиболее устойчивыми к действию бактериальных токсинов оказались те сорта земляники, которые обладают очень высокой зимостойкостью, засухоустойчивостью, устойчивостью к комплексу грибных болезней, скороспелостью и высокой урожайностью крупных ягод, что напрямую связано с уровнем их адаптации к неблагоприятным абиотическим и биотическим факторам среды.

## ЭПИФИТНАЯ МИКРОБИОТА КАК ИНДИКАТОР СЕЗОННОЙ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ АКТИВНОСТИ РАСТЕНИЙ ЗЕМЛЯНИКИ

Важную роль в определении адаптационной способности растений играет также эпифитная микробиота, являющаяся индикатором сезонной физиологической активности растений.

Вопрос о наличии на надземных органах нормально развивающихся растений специфической микрофлоры впервые был поднят К. Бури (1903) и М. Догилем (1904). Они установили, что бактериальная флора зеленых растений не является случайно занесенных на растение из почвы, воздуха или других источников (Новикова, 1963).

Практически все надземные части живых растений, включая листья, стебли, бутоны, цветы и плоды являются средой обитания микроорганизмов (Whipps et al., 2008). В частности, Бородиной и Замкиной (2010) показано, что листья растений заселены, главным образом, бактериальным сообществом-*Bacillus* sp., *Erwinia* sp. и *Pseudomonas* sp. При этом на листьях наиболее распространены бактерии, относящиеся к группе *Ps. herbicola* и *Ps. fluorescens* (Новикова, 1963).

Эпифитные бактерии являются постоянно действующим фактором, влияющим на жизнедеятельность растения (Чурикова и др., 1984). Листовые бактериальные сообщества обеспечивают непрямую защиту растений (Bulgarelli et al., 2013). Однако при ослаблении иммунитета растения-хозяина они могут переходить к паразитизму (Харченко, 2012).

В связи с тем, что эпифитная бактериальная флора может менять свою активность в зависимости от особенности и состояния растений, возникла необходимость регулярного сезонного мониторинга эпифитной микробиоты у различных сортов земляники. Определение состава микроорганизмов в микоценозе растения, а также характера взаимодействия участвующих в нем агентов позволяет оценить инфекционный фон и активность патогенов.

Изучение эпифитной микробиоты проводили путем поверхностных смывов с листьев различных сортов земляники стерильной

водой в чашки Петри со стерильной питательной (картофельной) средой.

Как показали результаты исследований, в составе эпифитной микробиоты сортов Биляна, Присвята, Гардиан, Зенга Зенгана и Редгонтлет основное значение имела бактерия *Ps.syringae*, выделявшаяся в 100% случаев. Следует отметить, что в отдельных вариантах имело место полное разжижение среды, что объясняется разрушением полисахаридов, а также - мощное фунгицидное действие, которое вызвало полное разрушение грибных колоний. Это свидетельствует о том, что не только внутри, но и на поверхности растений бактерия осуществляет симбиотическую функцию, усиливая свою патогенность в отношении грибов.

В чашках Петри с эпифитной микробиотой сортов Кама, Марышка, РедКоут, Vantage и Зенга Тигайга токсичность бактерии была настолько высокой, что грибные колонии сохранились лишь в виде «призраков». Это связано с повышенной активностью бактерии, выразившейся в накоплении биомассы, повышении мукоидности, а также в изменении физиологических свойств.

У сортов Привлекательная, Флора, Урожайная ЦГЛ и Фейверк бактерия тестировалась в 73,3% случаев. В 26,7% случаев наблюдались темнопигментные грибы большей частью с ярко выраженной деградацией: утрата спороношения, израстание стерильным мицелием, ослизнение, выделение эксудата, приобретающего слизистую консистенцию и дающего при пассаже на питательные среды начало бактериальной колонии.

У сортов Рубиновый кулон, Вима Занта и Вима Зарта частота тестирования бактерии составила 62,5%. Грибы выделялись в 37,5% проб. При этом следует отметить, что многие грибные колонии, которые в начале роста были белыми, по мере экспозиции начинали выделять антоциановый и темный (вплоть до черного) пигменты, обнаруживая свою сложную структуру. Как оказалось, все они являются ассоциацией, включающей, согласно нашим исследованиям, наряду с темнопигментными видами грибов пеницилл, выделяющий помимо антибиотика различных оттенков антоциановый пигмент.

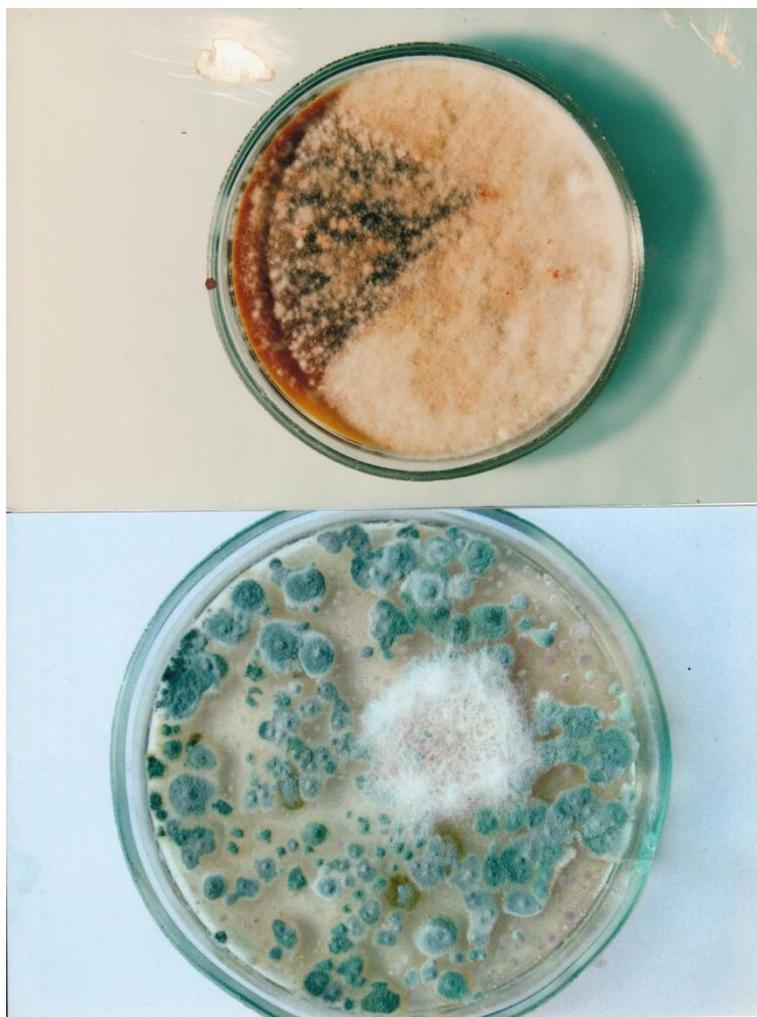


Рис.19. Эпифитная микробиота сортов Фестивальная и Награда

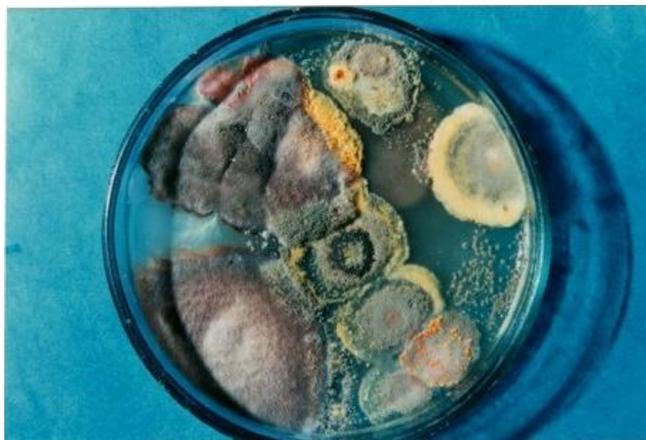


Рис.20. Эпифитная микробиота сортов Рубиновый кулон и Вима Занта

Изучение эпифитной микробиоты сортов Награда, Лировидная, Кардинал, Фаветта, Фейерфакс, Брио, Белруби, Вима Тарда, Вима Кимберли, Тенира, Гея, Бардидаум и Фестивальная показало сильное распространение грибов из родов *Alternaria*, *Fusarium*, *Cladosporium*, *Penicillium*, а также гриба из рода *Absidia*, который обладает способно-

стью к быстрому росту, и *Trichoderma viridis*, обладающей паразитизмом в отношении многих видов грибов.



Рис.21. Эпифитная микробиота сортов Барлидаум и Брио



Рис.22. Гриб *Trichoderma viridis*

Таким образом, проведенные исследования показали, что активность эпифитной (внешней) микробиоты находится в определенном соответствии со степенью адаптации сортов к неблагоприятным факторам среды. Ежегодное тестирование эпифитной микробиоты выявило высокую фунгицидную и фунгистатическую активность бактерии у сортов, обладающих наиболее высоким потенциалом адаптации. У менее адаптированных сортов в составе внешней микробиоты доминировали колонии темнопигментных грибов, наиболее жизнеспособных, более адаптированных ко вновь возникшим условиям среды.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Установлено ухудшение состояния растений земляники по мере накопления ими холодовых стрессов за счет увеличения хронического иммунодефицита, в результате чего многие сорта потеряли свои хозяйственно ценные признаки. Резко ухудшились рост и развитие растений, снизились урожайность и качество плодов, нарушилась репродукция. Имеет место сильное поражение сортов земляники эндофитной микробиотой с преобладанием бактерий. Бактеризированными оказались также возбудители фитофтороза, фузариоза и другие грибы, что привело к снижению их патогенности и выживанию хозяев, ослабленных холодовыми стрессами.

Многолетние исследования позволяют сделать вывод о том, что усугубившееся состояние холодового стресса у растений земляники и связанных с ними патогенов вызвало мощную бактериальную экспансию, которая в результате вмешательства прокариота в эукариотические организмы привела к изменению как фенотипа и генотипического выражения признаков, в том числе таких важных из них, какими являются патогенность организмов и устойчивость растений к инфекционным болезням.

Поскольку современная климатическая аномалия имеет длительный характер, живым организмам, в том числе растениям, необходима длительная адаптация. В связи с этим наблюдающиеся длительные, долговременные изменения в биологии растений и их патогенов, как внутренние, так и внешние, обусловленные стрессом, являются модификацией. Очень важно, что помимо регуляторной функции, связанной с контролем биологических признаков за счет мобильных генетических систем при горизонтальном дрейфе генов, а также их взаимодействии с геномом эукариотической клетки, бактерия обладает фунгицидными и фунгистатическими токсинами, сдерживающими развитие фитопатогенных грибов, находящихся как снаружи, так и внутри растений. Следовательно, наличие положительного теста на бактерию у растений как с симптомами поражения, так и без них необходимо рассматривать не только с негативной, но и позитивной

позиции, с позиции симбиогенеза, позволяющего живому организму осуществлять саморегуляцию в неблагоприятных, экстремальных для его биологии условиях среды. Таким образом, бактерия компенсирует иммунодефицит, возникший в результате абиотического стресса, обеспечивая протективный иммунитет.

В связи с тем, что стресс, снижая эффективность энергообмена, ослабляет растение, приводя к энерго- и иммунодефициту, необходим поиск нетрадиционных подходов к возделыванию данной ягодной культуры, позволяющих компенсировать недостаток энергии как внутри организма, так и в окружающей его среде.

## СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. Атрощенко Г.П., Логинова С.Ф. Биологическая адаптивность сортов земляники в Северо-Западном регионе России /Адаптивный потенциал и качество продукции сортов и сорто-подвойных комбинаций плодовых культур: материалы междунар. науч.-практ. конф. (Орел, 24-27 июня 2012 г.).-Орел: ВНИИСПК, 2012.-С.15-18.
2. Айтжанова С.Д., Андронов В.И. Адаптивный потенциал земляники в условиях Брянской области /Генетико-селекционные проблемы устойчивости плодовых растений к неблагоприятным биотическим и абиотическим факторам: сб. докладов и сообщений XVII Мичуринских чтений (29-30 октября 1996г.).-Тамбов,1998.- С.113-115.
3. Бурмистров А.Д. Ягодные культуры.-Л., 1985.-270 с.
4. Бороздина И.В., Замкина И.А. Сезонная динамика микробиологических показателей *Pseudomonas* и *Bacillus*, выделенных с поверхности филлоплана и цветка у представителей семейства *Compositae* /Вестник Алтайского госагроуниверситета.-Барнаул, 2010.-№ 10.- С.43-46.
5. Беттхер Б., Ветцель Т., Древис Ф.В., Кеглер Х., Науманн К., Фрайер Б., Фрауэнштайн К., Фукс Э. Методы определения болезней и вредителей сельскохозяйственных растений /Veb Deutscher Landwirtschaftsverlag/-Berlin, 1984.-312 с.
6. Воробьев Г.И. Лесная энциклопедия.-М.: Советская энциклопедия, 1986.-Т.2.-631 с.
7. Гудковский В.А. Проблемы и пути развития эффективного садоводства России /Интенсивное садоводство: материалы междунар. науч.-практ. конф. молодых ученых, посвящ. 145-летию со дня рождения И.В. Мичурина и 90-летию профессора В.И. Будаговского, 6 сентября 2000г., Мичуринск.-Мичуринск, 2000.-Ч.1.-С.20-25.
8. Гудковский В.А., Каширская Н.Я., Цуканова Е.М. Стресс плодовых растений.-Воронеж: Кварта, 2005.-128 с.
9. Езрух Э.Н., Стрелкова Л.А. Взаимодействие бактерий с патоген-

- ными грибами рода *Verticillium* Wallr /Микология и фитопатология.-Т.13, вып.4.-1979.-С.283-286.
10. Жученко А.А. Адаптивное растениеводство (эколого-генетические основы). -Кишинев: Штиинца, 1990.-443 с.
  11. Жученко А.А. Конструирование адаптивных агроэкосистем и агроландшафтов.-СПб, 2005.
  12. Жидехина Т.В. Биологическая и хозяйственная продуктивность сортов смородины черной в Черноземье /Современные тенденции устойчивого развития ягодоводства России (смородина, крыжовник): сб. науч. трудов, посвящ. 110-летию со дня рождения доктора с.-х. наук, заслуж. деятеля науки РСФСР К.Д.Сергеевой.-Воронеж: Кварта, 2018.-Т.1.-С.62-86.
  13. Зейналов А.С., Метлицкая К.В. Научные основы экологизированных систем защиты ягодников от агрессивных вредных организмов /Теория и практика современного ягодоводства: от сорта до продукта: материалы междунар. науч. конф., Самохваловичи, 16-18 июля 2014г.-Самохваловичи, 2014.-С.193-197.
  14. Зубов А.А. Пути решения генетико-селекционных проблем при создании высокопродуктивных, устойчивых к неблагоприятным факторам среды сортов земляники в средней полосе России /Селекционно-генетические проблемы развития садоводства в средней полосе Европейской части России: сб. докладов и сообщений XV Мичуринских чтений 27-28 октября 1994г.-Мичуринск, 1995.-С.30-34.
  15. Kozyrovska N.O. Crosstalk between endophytes and a plant bast within information processing networks /Biopolymers and Cell. 2013.29,№3.-Р.234-243.
  16. Колесова Д.А., Чмырь П.Г. Бактериальные и грибные болезни плодовых и ягодных культур. Меры борьбы.-Воронеж: ООО «Элист», 2018.-280 с.
  17. Кичина В.В. Селекция малины: природа признаков адаптации /Ягодоводство в Нечерноземье.-М., 1993.-С.3-9.
  18. Козлова И.И. Инновационные технологии производства ягод земляники в средней полосе России /Инновационные технологии производства, хранения и переработки плодов и ягод: материалы науч.-

- практ. конф.-Мичуринск-научград РФ, 2009.-С.122-127.
19. Лукьянчук И.В. Изучение сортов и перспективных форм земляники по комплексу хозяйственно ценных признаков /XXVI Мичуринские чтения «Частная генетика и селекция-вековой опыт в садоводстве»: материалы науч.-практ. конф., посвящ. 100-летию со дня основания ЦГЛ им. И.В. Мичурина-Мичуринск-научград РФ, 2018.- С.181-184.
  20. Методы экспериментальной микологии-Киев: Наукова думка, 1982.-550 с.
  21. Малина Р.Б., Шишкану Н.А. Фотосинтетическая продуктивность персика в связи со степенью восприимчивости листьев к патогену *Taphrina deformans* /Плодоводство и ягодоводство России.-М., 2013.-Т. XXXVIII.-Ч.2.-С.152-159.
  22. Мирчинк Т.Г. Почвенная микробиология -М.: Изд-во МГУ, 1988.- 220 с.
  23. Новикова Н.С. Бактериальная флора надземных органов растений.- Киев,1963.-88 с.
  24. Плодовые и ягодные культуры России. Каталог.-Воронеж: Кварта, 2001.-304 с.
  25. Рожков В.И., Кирина Э.Н., Спыхальски Е.В., Филякова А.Н. Патогенные микроорганизмы семян и современные методы борьбы с ними / «DNY VEDY-2014»: materialy X Mezinarodni Vedecko-prakticka conference.-Dil 27. Biologicke vedy.-Praha: Publishing House «Education and Science» s.r.o.-2014.-С.24-27.
  26. Сучкова С.А. Особенности размножения крыжовника в условиях Томской области /Совершенствование сортимента и технологий размножения и возделывания садовых культур для условий Сибири: материалы науч.-практ. конф.-Барнаул, 2012.-С.207-211.
  27. Селье Г. На уровне целого организма.-М.: Наука, 1972.-119 с.
  28. Сербинов И.Л. Материалы к систематическому обследованию бактериозов /Защита растений.-1927.-V.14.-С.78-84.
  29. Тихонович И.А., Проворов Н.А. Симбиогенетика микробно-растительных взаимодействий /Экологическая генетика, 2003.-Т.1.- С.35-46.
  30. Ткачев Е.Н., Цуканова Е.М. Методы мониторинга результатов воз-

- действия абиотических стрессоров в насаждениях яблони /Достижения науки и техники АПК,2019.-Т.33,№2.-С.17-18.
31. Харченко А.Г. Бактериозы-продолжение темы /Агромаркет, 2012.- №2.-С.71-73.
  32. Цуканова Е.М. Изменение водно-термического режима в Центральном Черноземье и реакция растений яблони на воздействие отдельных абиотических стрессоров /Современное состояние питомниководства и инновационные основы его развития: материалы междунар. науч.-практ. конф., посвящ. 100-летию со дня рождения доктора с.-х. наук С.Н.Степанова (21-23 апреля 2015 г., Мичуринск).-Воронеж: Кварта, 2015.-С.169-174.
  33. Чеботарь В.К., Щербаков А.В., Щербакова Е.Н., Масленникова С.Н., Заплаткин А.Н., Мальфанова Н.В. Эндوفитные бактерии как перспективный биотехнологический ресурс и их разнообразие /Сельскохозяйственная биология,2015.-Т.50, №5.-С.648-654.
  34. Чурикова В.В., Землянухин А.А., Анисимова З.Н. Влияние облучения семян видимым светом на эпифитную микрофлору и рост проростков кукурузы /Проблемы и пути повышения устойчивости растений к болезням и экстремальным условиям среды в связи с задачами селекции: тезисы докл.-Ленинград,1981.-Ч.3.-С.215.
  35. Azevedo J.L., Maccheroni J.Jr., Pereira O., Ara W.L. Endophytic microorganisms: a review on insect control and recent advances on tropical plants /Electr. J. Biotech., 2000, 3:40-65.
  36. Bulgarelli D., Schlaeppi K., Spaepen S. Ver Loren van Themaat Emel, Schulze-Lefert P. Structure and function of the bacterial microbiota of plants /Annual Review of Plant Biology.Vol.64.2013.Palo Alto (Calif.).2013.-P.807-838.
  37. Dowling David N., O Gara Fergal. Metabolites of Pseudomonas involved in the biocontrol of plant disease /Trends Biotechnol.-1994.-12, №4.-P.133-141.
  38. Hallmann J., Quadt-Hallmann A., Mahaffee W.F., Kloepper J.W. Bacterial endophytes in agricultural crops /Can. J. Microbiol., 1997, 43:895-914.
  39. Koumoutsi A., Chen X-H., Henne A. et al. Structural and functional characterization of gene clusters directing nonribosomal synthesis of bi-

- oactive cyclic lipopeptides in *Bacillus amyloliquefaciens* strain FZB42 /*J. Bacteriol.*, 2004,186 (4):1084-1096.
40. Lima A.C.F., Pizauro Junior J.M., Macari M., Malheiros E.B. Efeito do uso de probiotico sobre o desempenho e a atividade de enzimas diigestivas de frangos de corte /*Revista Brasileira de Zootecnia*, 2003, 32: 200-207.
41. Ludwig R.A. Toxin production by *Helminthosporium sativum* and its significance in disease development /*Phytopathology*.-1957. Vol.45, №6.-P.453-458.
42. Nadubinska M., Ritiemi A., Srobarova A. The influence of fusariotoxins on chlorophyll content of maize /*Mitt. Biol. Bundesanst. Land-und Forstwirtschaft.-Berlin-Dahlem*.-2000.-№377.-P.47.
43. Ryan R.P., Germaine K., Franks A., Ryan D.S., Dowling D.N. Bacterial endophytes: recent developments and application /*FEMS Microbiol. Lett.*-2008.-V.278.-P.1-9.
44. Sowik I., Markiewicz M., Michalczyk L. Stability of *Verticillium dahlia* resistance in tissue culture-derived strawberry somoclanes /*Hort. Sci. (Prague)*, 42:141-148.
45. Strobel G., Daisy B., Castillo U., Harper J. Natural products from endophytic microorganisms /*J. Nat. Prod.*, 2004, 67:257-268.
46. Whipps J.M., Hand P., Pink D., Bending G.D. Phyllosphere microbiology with special reference to diversity and plant genotype /*Journal of applied microbiology*/105(6).-P.1744-1755.
47. Whipps J.M. Effect of media on growth and interaction between a range of soil-borne glasshouse pathogens and antagonistic fungi /*New Phytologist*, 1987, 107:127-142.
48. [www.google.com](http://www.google.com)

**МОНОГРАФИЯ**

М. Козаева,  
Т.А. Черенкова,  
И.С. Козаев

**ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ АДАПТИВНОСТЬ РАЗЛИЧНЫХ СОРТОВ  
ЗЕМЛЯНИКИ**

Subscribe to print 21/09/2019. Format 60×90/16.  
Edition of 500 copies.  
Printed by “iScience” Sp. z o. o.  
Warsaw, Poland  
08-444, str. Grzybowska, 87  
info@sciencecentrum.pl, <https://sciencecentrum.pl>



ISBN 978-83-66216-14-3

