

УДК 633.15 : 632.4

ПРОДУКТИВНОСТЬ КУКУРУЗЫ КАК ФАКТОР РЕГУЛЯЦИИ УСТОЙЧИВОСТИ К СТЕБЛЕВЫМ ГНИЛЯМ (НА ПРИМЕРЕ *FUSARIUM VERTICILLIOIDES* (SACC.) NIRENBERG – *ZEA MAYS* L.)

В.Г. Иващенко

Всероссийский НИИ защиты растений, Санкт-Петербург, Россия

При широкой изученности взаимоотношений *F. verticillioides* – *Z. mays* в бинарной системе, 3-видовая система, представленная эпифитотийно опасными возбудителями гнилей стеблей и початков (*F. verticillioides* – *Z. mays* – *F. graminearum*) исследована недостаточно, как и сезонная вариабельность поражаемости самоопыленных линий фузариозной стеблевой гнилью. С этой целью определяли характер отношений между патогенами и их влияние на урожайность 26 гибридов кукурузы при инокуляции початков *F. graminearum* и естественном развитии стеблевых гнилей в зерновом севообороте предгорной зоны Ставропольского края. Эколого-генетическую экспрессию поражаемости 66 линий стеблевыми гнилями определяли в 1994–2003 гг. Низкая вариабельность (11.6%), но стабильно высокая поражаемость умеренно-восприимчивых линий (45.3% в среднем) не могут служить гарантом стабильной урожайности в семеноводстве кукурузы. Напротив, устойчивым линиям свойственны высокая вариабельность (41%) и низкая пораженность (4.1% в среднем). Установлено, что при совместном развитии *F. verticillioides* и *F. graminearum* (на стеблях и початках соответственно) их отношения антагонистичны, причем *F. graminearum* эпистатичен, а *F. verticillioides* гипостатичен. Сдерживание развития фузариозной стеблевой гнили обусловлено изменением отношения source – sink (источник – потребитель), то есть прогрессирующим снижением аттрагирующей способности завязей семян в процессе колонизации початка *F. graminearum*. Депонирование части метаболитов в стебле приводит к ингибированию развития стеблевой гнили. Слабое и умеренное развитие гиббереллэза початков у наиболее устойчивых гибридов практически не изменяет заболеваемость фузариозной стеблевой гнилью (особенно у ремонтантных форм) и повышает эффективность отбора на групповую устойчивость. Развитие гиббереллэза початков, уменьшая скорость развития и интенсивность поражения стеблевой гнилью, способствует проявлению ложной устойчивости, что снижает эффективность отбора на групповую устойчивость к двум патогенам, а также корректность разделения образцов по группам устойчивости. Рациональное использование модификационной изменчивости признаков устойчивости повысит корректность дифференциации гибридов и линий по устойчивости к болезням фузариозной этиологии и эффективность отбора генотипа по фенотипу.

Ключевые слова: кукуруза, *F. verticillioides*, *F. graminearum*, стеблевая гниль, фузариоз початков, поражаемость, вариабельность, отношения source – sink, урожайность.

Многолетний опыт изучения в условиях Северного Кавказа патогенов и фитофагов кукурузы свидетельствует о формировании зональных комплексов вредных видов, представленных в большинстве зон её возделывания на зерно, преимущественно, возбудителями головни, болезней фузариозной этиологии (гнили стеблей и початков) и фитофагами (проволочники, шведские мухи, кукурузный мотылек). Наиболее распространенными из них являются фузариевые грибы, паразитирующие на кукурузе в течение всех XII этапов органогенеза, и кукурузный мотылек (КМ) – с IV-V по XII этап. При сходной распространенности стеблевых гнилей (СГ) и кукурузного мотылька (КМ) на юге РФ (до 70–80%), встречаемость 3-видовых ассоциаций составляет 49–64%, 4-видовых (с учетом фузариоза початков-ФП) – порядка 30–50% [Иващенко, 2010]. Произведение частот их совместной встречаемости на кукурузе характеризует распространенность патогенных ассоциаций, включающих: *Fusarium verticillioides* (Sacc.) Nirenberg – стабильно доминирующего уже несколько десятилетий возбудителя СГ и ФП и *Fusarium graminearum* Schwabe – эпифитотийно опасного возбудителя ФП, реже – СГ, а также кукурузного мотылька *Ostrinia nubilalis* Hbn. (КМ) – основной причины возникновения болезней початков. Как наиболее распространенные сочлены паразитоценоза эти патогены и фитофаг постоянно взаимодействуют между собой и растением, вызывают различные патологии роста и развития кукурузы.

В современной России, как и в б. СССР, значимость наиболее распространенного возбудителя болезней куку-

рузы сохраняется за *F. verticillioides*, роль *F. graminearum* в патогенном комплексе (порядка 4–6 видов) возрастает в годы развития фузариоза колоса хлебных злаков (Иващенко и др., 2004).

Если поражение кукурузы возбудителем пыльной головни (*Sporisorium reilianum* (Kuehn) Langdon et Full. сдерживает развитие СГ, то пузырчатой *Ustilago maydis* (D.C.) Corda – усиливает; в годы сильного развития гнилей стеблей пораженность ФП снижается, в годы слабого их развития распространенность ФП увеличивается [Иващенко, 1992].

При анализе отношений в системе паразит-хозяин одни авторы стремятся избавиться от “фенотипических шумов”, обусловленных повреждениями насекомых [Kang et al., 1986], другие исследователи [Jarvis et al., 1982; Kann et al., 1983], изучая сопряженность развития стеблевых гнилей и кукурузного мотылька, приходят к необходимости отбора к обоим вредным организмам, основываясь на существенности корреляций. Разнообразие онтогенетических консорциев, типов зависимостей между патогенами, патогенами и фитофагами проявляется в процессе взаимодействия с кукурузой, уровень устойчивости которой определяет характер и направленность отношений в зависимости от экологической устойчивости линии и гибрида.

Обязательность широкой сезонной адаптивности для всех полевых культур, как и пространственной адаптивности (приспособленности сортов или гибридов к разнообразию региональных сред), рассматриваются как отдельные селекционные задачи, решаемые разными методами.

В опытах В. Talbot [1984], изучавшего влияние сезонных и географических факторов среды на вариабельность урожайности 15 сельскохозяйственных культур, была установлена большая роль особенностей сезона (сорт × год), чем увеличение количества географических центров. Однако многие селекционеры отдают предпочтение эколого-географической сети в селекции и сортоиспытании, доводя число пунктов сортоиспытания до многих сотен [Vorlaug, 1983], то есть методу, основы которого были в свое время разработаны Н.И. Вавиловым [1935]. Считается, что это позволяет ускорить темпы создания и районирования новых сортов, поскольку каждая точка сортоиспытания в новой экологической зоне нередко равноценна ещё одному году испытания. Необходимо отметить, что применительно к кукурузе эффективно используются оба подхода: широкие эколого-географические сортоиспытания гибридов, а также изучение сезонной адаптивности исходного материала и родительских форм в зонах ведения селекции и семеноводства. Как правило, основным признаком, определяющим преимущества испытываемого гибрида, – урожайность и продолжительность вегетационного периода, тогда как связи продуктивности и устойчивости к вредным организмам не придается должного внимания.

Материалы и методы

В условиях предгорной зоны Ставропольского края (ВНИИ кукурузы, 1994–2003 гг.) изучали 66 самоопыленных линий кукурузы коллекционного питомника на устойчивость к стеблевым гнилям и паразитарной ломкости стеблей.

В трехвидовой паразитарной системе (*Zea mays* L. – *F. verticillioides* – *F. graminearum*) в 2002–2003 гг. на 26 экспериментальных гибридах разного уровня устойчивости оценивали проявление стеблевых гнилей в зависимости от развития фузариоза и гиббереллёза початков. Инокуляцию початков *F. verticillioides*

Показано, что при оценке гибридов в конкурсном испытании НСР₀₅ варьирует в пределах 5–8 ц/га, предварительном – 6–10, тогда как потери от СГ достигают 11–40 ц/га в зависимости от уровня устойчивости стандартов [Иващенко, Соколов, 1984]. В этой связи 2–3-летнее испытание не позволяет определить максимальные потери урожая (отмечаемые в эпифитотийные годы), так как величина их в экологически контрастные годы усредняется и часто не выходит за допустимые для умеренно устойчивых гибридов пределы. Сходная ситуация отмечается и при изучении самоопыленных линий, что приводит к необходимости более продолжительных испытаний для повышения достоверности иммунологической характеристики коллекционного материала.

Значительные различия в методических подходах, представлениях о природе, типах устойчивости, её эколого-генетической экспрессии у линий и гибридов обуславливают необходимость дальнейшего изучения указанных проблем.

Цель данной работы – определение вариабельности поражаемости у самоопыленных линий разного уровня устойчивости к СГ; изучение в 3-видовой ассоциации отношений *F. verticillioides* – наиболее распространенного на кукурузе возбудителя СГ и *F. graminearum* – наиболее агрессивного возбудителя ФП.

и *F. graminearum* проводили методом «зубочисток» [Young, 1943], наиболее близко копирующим инвазию гусениц в початок в природе. Площадь делянки 10 м², повторность 4-кратная, агротехника, принятая для зоны.

В работе использованы методические подходы и способы оценки, изложенные автором и в соавторстве [Иващенко, 1989; Вилкова и др., 1989]. Экспериментальные данные статистически обработаны [Доспехов, 1985; Холм, 1979; пакет прикладных программ Microsoft Excel, 2003].

Результаты и обсуждение

Эколого-генетическая экспрессия устойчивости к СГ и проявления паразитарной ломкости, обусловленной скоростью и степенью деструкции грибами тканей паренхимы и коры стеблей, дополняемой повреждениями КМ, характеризуется значительным варьированием оцениваемых показателей при оценках и отборе источников устойчивости.

Д. Мок [1979] охарактеризована основная причина меньшей продуктивности устойчивых к СГ линий кукурузы. Это генотипически предопределенная меньшая аттрагирующая способность завязей початка, медленные темпы старения и наступления состояния предрасположенности. Биологическая продуктивность и развитие болезни у таких линий достоверно ниже, чем у восприимчивых, сходных по скороспелости [Иващенко, 1992]. Сложившееся в 70-е годы направление отбора линий, характеризующихся неполным исчерпанием метаболитов стебля на формирование початков, позволило создать ряд устойчивых линий с медленным старением стеблей и развитием СГ (slow rotting). Начиная с 80-годов в СССР были созданы и районированы устойчивые отечественные гибриды ремонтантного типа. Наряду с расширением генофонда устойчивых линий, по-прежнему востребованы линии с высокой ОКС и СКС, устойчивостью к болезням початков, засухе, ста-

бильной устойчивостью и продуктивностью, характеризующиеся другими селекционно-ценными признаками.

Анализ данных 10-летнего изучения 66 самоопыленных линий кукурузы разного уровня устойчивости к СГ (от высокоустойчивых до восприимчивых) позволил выявить различную вариабельность их поражаемости (рис. 1).

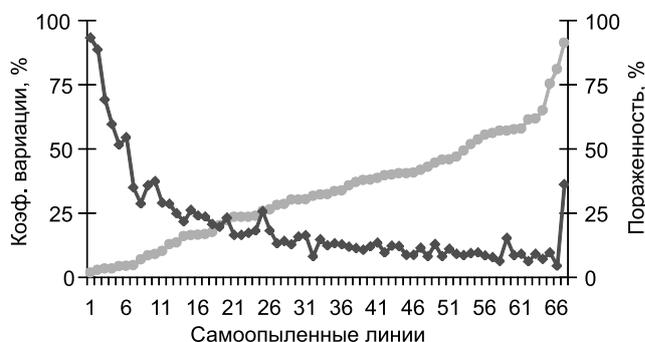


Рисунок 1. Вариабельность поражаемости у линий разного уровня устойчивости к стеблевым гнилям (1994–2003 гг.)

Согласно приведенным на рисунке 1 данным вариабельность поражаемости 20.9% при среднемноголетней пораженности 19.4% характерна для группы линий № 18 – № 24, что позволяет с достаточно высокой вероят-

ностью отобрать их среди коллекционного материала как перспективные.

Как установлено ранее [Хукер, 1974; Иващенко, Никоноренков, 1989; Иващенко, 1992], проявление устойчивости к СГ отрицательно связано с урожайностью и значительно модифицируется условиями вегетации, темпами старения растений.

Согласно данным рисунка 2, наиболее высока (41%) вариабельность пораженности в группе устойчивых линий, но поскольку на каждые 10% прироста пораженности ломкость возрастает на 1–6.4% [Иващенко, 1992], фактическая ломкость достигает 2.6%. К ним относятся: линии отечественной селекции Б 6 (к. 23018), Б 206 (к. 20084), Бг 1081–3 (к. 22749), Кин 062 (к. 18595), Ом 228 (к. 23127), Чк 45 (к. 18518), Юв 150 (к. 22751); и зарубежной – А 619 (к. 15335), F2 (к. 18033), См 7 (к. 15374), Р 343 (к. 20060), Р 502 (к. 19507), W 401 (к. 15714), (к. Р 502), F 115 (к. 16974).

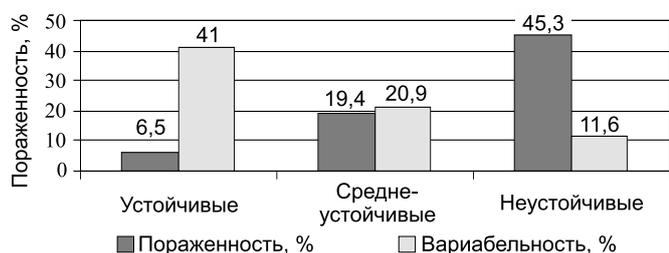


Рисунок 2. Пределы варьирования показателей поражаемости стеблей в различные по климатическим характеристикам годы (1994–2003 гг.)

При низкой вариабельности поражаемости у восприимчивых линий (11.6%) и стабильно высокой пораженности (33.7–56.9%), их использование допустимо при хорошей комбинационной способности, и лишь в качестве отцовской формы.

Рассмотрение устойчивости к стеблевым гнилям в системе общей и специфической адаптивности [Иващенко, 1989] выявило более интенсивное (на 26.7%) накопление сухого вещества зерна на единицу биомассы растения и большее отношение массы зерна к надземной массе растения (индекс урожайности) у восприимчивых линий, отличающихся более быстрыми темпами старения тканей стеблей.

Выявление в процессе многолетней оценки линий достаточного уровня устойчивости (характеризующихся невысокой изменчивостью устойчивости, в значительной степени модификационной) позволяет стабилизировать их продуктивность в семеноводстве на юге РФ, снизить проявление болезни в ЦЧР и, практически, исключить развитие СГ в Северо-Западном регионе и Западной Сибири.

Анализируя модификационную изменчивость, Н.И.Вавилов [1935] отмечал: «Все резкие изменения, вызываемые влиянием различных условий среды, у растений не наследуются. Но в решении вопроса об устойчивости данного сорта и качества зерна эта ненаследуемая изменчивость имеет решающее значение.»

В современной России, как и в б. СССР, значимость основного возбудителя сохраняется за *F.verticillioides*, роль *F.graminearum* в патогенном комплексе (включающем 4–6 видов) возрастает в годы развития фузариоза колоса хлебных злаков, преимущественно в избыточно влажные, и в пшенично-кукурузных коротких севооборотах с частым использованием кукурузы в качестве предшественника [Иващенко и др., 2004].

Результаты анализа взаимосвязей возбудителей болезни фузариозной этиологии (початков и стеблей) в системе кукуруза – патоген 1 – патоген 2 и их влияние на продуктивность 26 экспериментальных гибридов приведены в таблице.

Таблица. Влияние фузариозной* и гиббереллезной** гнили початков на развитие фузариозной стеблевой гнили и паразитарной ломкости стеблей кукурузы

Варианты	Контроль		<i>F. verticillioides</i> *		<i>F. graminearum</i> **	
	СГ	Ломкость КМ	СГ	Ломкость КМ	СГ	Ломкость КМ
Стеблевая гниль и ломкость, %	Среднеустойчивые, средневосприимчивые					
	19.0 а	10.45	24.6 а	18.78	12.25 б	6.6
	Устойчивые					
	8.26 а	6.36	13.06 а	17.82	1.75 б	6.06

Различия между а и б достоверны, $P = 0.05$ (Тьюки тест); *, ** инокуляция початков;

СГ – фузариозная стеблевая гниль, КМ – кукурузный мотылек; контроль – естественный инфекционный фон

Согласно данным таблицы инокуляция початков *F.verticillioides* вызывает некоторое (недостоверное) увеличение пораженности СГ, в то время как инокуляция *F.graminearum* приводит к существенному снижению степени поражения среднеустойчивых и средневосприимчивых гибридов. Это обусловлено более высокой агрессивностью *F.graminearum* (высокой скоростью колонизации зерновок, стержня и оберток початка (до 50–90% его величины), что приводит к преждевременной их гибели и резервированию части метаболитов в запасующих органах, в норме используемых на формирование зерновок в полноценных початках. Темпы старения тканей стебля снижаются, что сдерживает развитие СГ. При инокуляции *F.graminearum*** распространенность СГ снижается в сравнении с *F.verticillioides** в 2, а ломкость в 3 раза

у среднеустойчивых гибридов, в 7 и 3 раза у устойчивых соответственно. Показатели пораженности СГ и их ломкости от повреждений КМ достоверно не различаются.

Принцип использования отношений source – sink (источник – потребитель), для регуляции оттока метаболитов в репродуктивный период кукурузы успешно внедрён в селекционную практику для создания ремонтантных линий, менее продуктивных, но выдерживающих большие загущения, а созданные на их основе продуктивные гибриды, как правило, более устойчивы к СГ гнилям и паразитарной ломкости.

В патосистеме изменение отношения source – sink, то есть прогрессирующее снижение аттрагирующей способности завязей семян початков, происходит в процессе колонизации тканей початка грибом *F.graminearum*. До-

казательства связи повышенного содержания углеводов в стебле с устойчивостью к СГ [Мок, 1979] подтверждены данными о меньшей генотипически предопределенной (в норме) аттрагирующей способности завязей у расте-

ний устойчивых линий кукурузы [Иващенко, 1981], сорго [Dodd, 1980], тритикале [Saharan, Singh, 1982].

Это прослеживается по данным пораженности гибридов, сформировавших в контроле полноценные початки (рис.3).

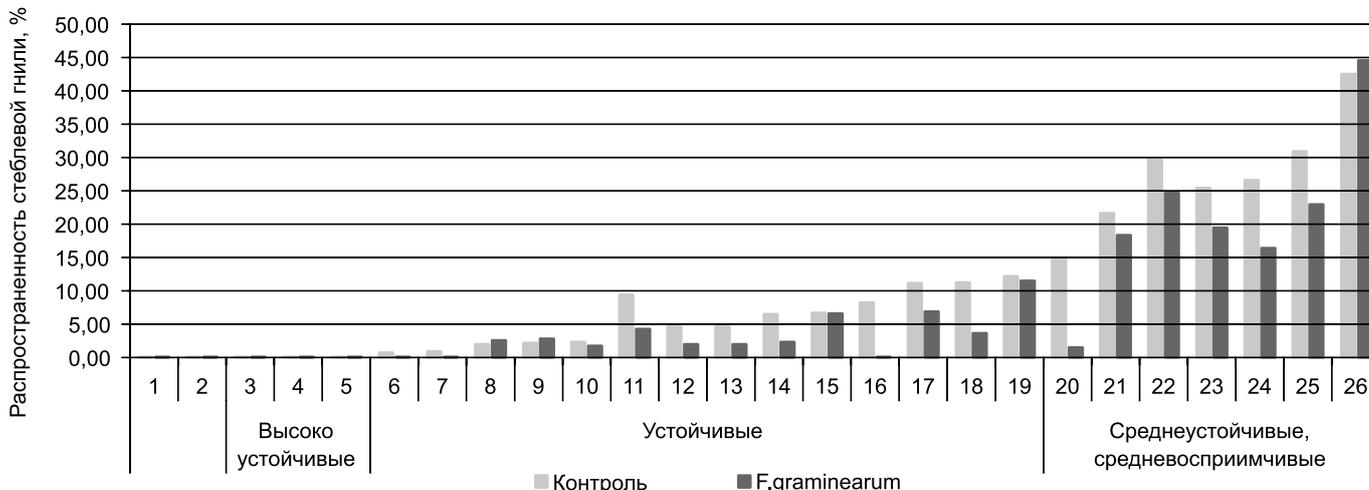


Рисунок 3. Влияние гиббереллеза початков на развитие фузариозной стеблевой гнили кукурузы

При отсутствии различий по заболеваемости СГ в группе высокоустойчивых гибридов, они проявляются среди устойчивых (№ 11–14, № 16–18) и средневосприимчивых (№ 20–25). У гибридов № 16 и 20 распространенность СГ снижается до показателей высокой устойчивости. То есть развитие гиббереллёза початков, уменьшая интенсивность поражения СГ, способствует проявлению ложной устойчивости, что снижает эффективность отбора и корректность разделения образцов по группам устойчивости. Изучение вредоносности гиббереллеза початков (рис. 4) показало, что при 100%-й распространенности болезни снижение урожайности от гиббереллеза початков составляет в среднем 28.75%. Недобор урожая от фузариоза початков составляет в среднем 5%, но роль фузариоза для семеноводства не менее значима вследствие широкой распространенности и скрытой зараженности семян, визуально регистрируемой лишь после обмолаота початков. Анализ зависимости урожайности гибридов в контроле и при инокуляции *F. graminearum* ($r = 0.75$) и *F. verticillioides* ($r = 0.73$) позволяет судить о сходной вариабельности её величин у 50% гибридов. Практически такая же степень связи ($r = 0.72$) проявилась в ответных реакциях гибридов на поражение указанными возбудителями.

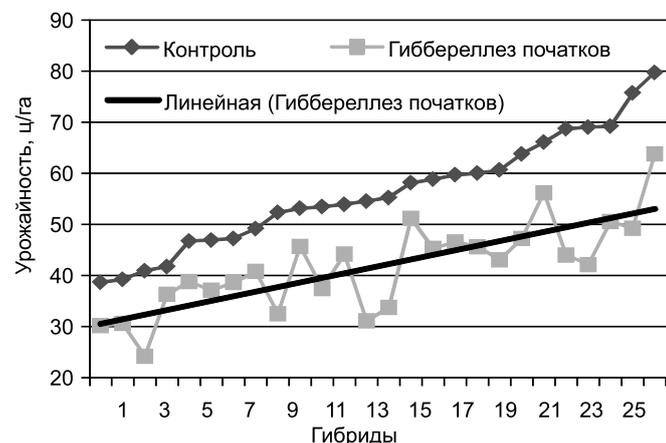


Рисунок 4. Снижение урожайности гибридов кукурузы от гиббереллёза початков

Высокий уровень устойчивости к стеблевым гнилям обеспечивает наиболее полную реализацию потенциала продуктивности линий в семеноводстве и гибридов в производстве. Однако повреждаемость гусеницами кукурузного мотылька, приводящая к обламыванию стеблей над початком с периода налива зерна, и ниже початка – в период созревания и перестоя на корню, снижает преимущества устойчивости к болезни, поскольку источников устойчивости ко второму поколению вредителя очень мало.

Созданные и районированные в СССР (начиная с 80-годов) устойчивые отечественные гибриды ремонтантного типа более успешно реализуют потенциал продуктивности в зонах вредоносности КМ и ломкости от его повреждений.

Вместе с тем успехи в селекции на устойчивость к болезням початков менее существенны. Особенно востребован исходный материал, устойчивый к *F. graminearum*.

Более раннее проявление гиббереллеза початков и лучшая визуальная диагностика болезни позволяют осуществлять браковку в предуборочный период, при переборке на току и после сушки, исключая початки, пораженные *F. graminearum* (отбраковка по четко выраженным симптомам). Обнаружение небольшого фузариозного очага *F. verticillioides* позволяет удалить лишь пораженные зерновки, тогда как скрыто зараженные (в области зародыша) попадают в семенную партию (браковка по початку визуально затруднена и реальна лишь после удаления обёрток).

Воздействие головневых грибов на развитие стеблевых гнилей проявляется разнонаправленно. Характер этих воздействий определяется особенностями патогенеза болезней. Поражаемость пузырчатой головней и стеблевыми гнилями чаще связаны положительно, поскольку разрастание вздутий пузырчатой головни сопровождается значительным снижением содержания сахаров в растениях и увеличением предрасположенности к болезни [Hurd- Karter, 1926]; раннее заражение пыльной головней и системный характер её поражения обуславливают значительное ингибирование роста стебля [Грисенко, Дуд-

ка, 1975], а уменьшение величины биологически скоррелированного отношения стебель – корни приводит, надо полагать, к резервированию в стебле и меньшему расходу

ванию углеводов, что положительно связано с устойчивостью к загниванию.

Заключение

Селекционный отбор на повышение у кукурузы урожайного индекса (УИ) и переход на гетерозисную селекцию привели к значительному увеличению плодонагрузки на растение, что в условиях аридизации климата обусловило снижение адаптационных возможностей культуры, усиление предрасположенности к поражению возбудителями стеблевых гнилей и развитию эпифитотий во многих странах. Преодоление противоречия между продуктивностью и устойчивостью решалось путем снижения УИ, то есть создания линий ремонтантного типа, характеризующихся неполным исчерпанием метаболитов на формирование початков, созревающих при зеленом стебле и листьях, отличающихся устойчивостью к стеблевым гнилям.

Широкое использование таких линий позволило создать гетерозисные гибриды ремонтантного типа, способные формировать более высокий урожай при существенно возросшей густоте стояния растений, что привело к некоторому повышению влажности под пологом листьев и улучшению условий для развития кукурузного мотылька и выживания инфекционного начала грибов, в том числе возбудителей фузариоза и гиббереллёза початков.

F. verticillioides и *F. graminearum* патогены одного трофического уровня, но обитающие на растении в разных экологических нишах. В полевых условиях Ставропольского края распространённость 3-видовых ассоциаций на кукурузе составляет 49–64%. Многолетние исследования и анализ литературы привели нас к заключению, что трехвидовая паразитарная система *Zea mays* — *F. graminearum* — *F. verticillioides* характеризуется следующими особенностями: *F. graminearum* выступает как патологический фактор сокращения жизнеспособных завязей, (гормонально регулирующих в норме приток метаболитов в початок), и как индуктор повышения устойчивости к СГ через увеличение уровня их депонирования в стебле и листьях.

При совместном паразитировании на кукурузе *F. verticillioides* и *F. graminearum* (на стеблях и початках соответственно) их отношения антагонистичны, причем *F. graminearum* эпистатичен, а *F. verticillioides* гипостатичен; сдерживание развития фузариозной СГ обусловлено меньшим оттоком метаболитов в зараженный и раньше отмирающий початок. Большая их часть резервируется в стебле, ингибируя веществами вторичного обмена (DIMBOA, MBOA) развитие СГ и повреждаемость стеблей КМ, что приводит к меньшей паразитарной ломкости растений (у менее продуктивных растений) в предуборочный период. Развитие гиббереллёза початков, снижая скорость развития и интенсивность поражения СГ, способствует прояв-

лению ложной устойчивости. Это предполагает проведение оценки одновременно к двум патогенам и корректного разделения образцов по группам устойчивости для отбора среди устойчивых к СГ образцов, наименее поражаемых фузариозом и гиббереллёзом початков.

Рассмотрение функциональных связей в онтогенезе растений в 3-видовой системе, позволяют судить, что объем плодonoшения при патологии [Иващенко, 1981] и в норме [Левина, 1981], регулируется лишь физиологическими механизмами. В норме устойчивость достигается за счет селекции (эндогенное регулирование), в патологии – как следствие модификации обмена в репродуктивный период.

У гибридов среднего уровня устойчивости к фузариозной СГ развитие гиббереллёза початков способствует повышению устойчивости к загниванию и ломкости стеблей, тогда как слабое и умеренное распространение и развитие ФП (в том числе и при поражении *F. verticillioides*) практически не изменяет уровень развития фузариозной СГ и результативность отбора на групповую устойчивость.

Таким образом, установление взаимосвязей в отмеченных выше консортных системах и их рациональное применение в технологии отбора исходного материала является необходимым условием корректного толкования результатов мониторинга, позволяет избавляться от «фенотипических шумов», включая проявление ложной устойчивости к СГ у восприимчивых к гиббереллёзу початков линий и гибридов.

Оценка влияния каждого из них и паразитоценоза в целом на продуктивность растения-хозяина (включая повреждаемость КМ как фактор распространения ФП) расширяет возможности целенаправленного изменения состава и численности сочленов паразитоценоза путем использования стабилизирующей роли устойчивости кукурузы и её продуктивности как фактора регуляции отношений в системе паразит-хозяин. Отбор линий, характеризующихся неполным исчерпанием метаболитов стебля на формирование початков (ремонтантных, то есть с более действенным физиологическим барьером), обеспечивая устойчивость к СГ в системе семеноводства, позволяет повысить продуктивность посева при большей густоте стояния гетерозисных гибридов, полученных из таких линий. При условии увеличения объёмов применения биометода в защите початка от повреждений фитофагами (и от ФП), увеличении доли устойчивых к стеблевым гнилям гибридов, технология биозащиты кукурузы от вредных организмов прогнозируется более эффективной и экологичной.

Библиографический список (References)

- Вавилов Н.И. Учение об иммунитете растений к инфекционным заболеваниям (применительно к вопросам селекции) // Теоретические основы селекции растений. М.: Л., 1935. С. 893–990.
- Вилкова Н.А., Иващенко В.Г., Фролов А.Н. и др. // Методические рекомендации по оценке кукурузы на комплексную устойчивость к вредителям и болезням. М.: 1989. ВАСХНИЛ, 1989. 43 с.
- Грисенко Г.В., Дудка Е.Л. Патолого-морфологические изменения у кукурузы в зависимости от формы проявления пыльной головни // Проблемы онкологии и тератологии растений. Л., 1975. С. 427–430
- Доспехов Б.А. Методика полевого опыта. М.: Колос. 1965. 423 с.
- Жученко А.А. Адаптивный потенциал культурных урожайность зерна и качество стебля у раннеспелой кукурузы // X заседание Еукарпии. Варна, 1979. С. 13–14.

- Иващенко В.Г. Устойчивость кукурузы к фузариозной и угольной гнилям как функция физиологической реактивности растений // Тез. докл. VII Всес. совещ. по иммунитету с.-х. растений к болезням и вредителям. Новосибирск. 1981. С. 116–117.
- Иващенко В.Г., Соколов В.М. Ломкость стеблей кукурузы и пути совершенствования методики испытания гибридов // Селекция и семеноводство. 1984. 1. С. 19–20.
- Иващенко В.Г. Методика оценки пораженности стеблевыми гнилями и краткосрочного прогноза потерь кукурузы на зерно // ВАСХНИЛ, ВИЗР. Л.: 1989. 18 с
- Иващенко В.Г., Никоноренков В.А. О вредности стеблевых гнилей в связи с селекцией кукурузы на гетерозис // Сельскохозяйств. биология. М.: 1989. 1. С. 99–102.
- Иващенко В.Г. Устойчивость кукурузы к основным болезням и разработка методов ее повышения: автореф. ... докт. дисс. СПб., 1992. 38 с.
- Иващенко В.Г., Шпилова Н.П., Назаровская Л.А. Фузариоз колоса хлебных злаков. СПб.: 2004. 164 с.
- Иващенко В.Г. Возбудители болезней кукурузы, оценка их опасности и возможности защиты // Иммунопатология, аллергология, инфектология. 2010. 1. С. 104–105.
- Иващенко В.Г., Сотченко Ю.В. Способ отбора гибридов кукурузы, устойчивых к засухе и стеблевым гнилям (патент на изобретение N 2189736 от 27.09.2002).
- Иващенко В.Г., Сотченко В.С., Горбачева А.Г., Сотченко Ю.В. Селекция кукурузы на устойчивость к вредным организмам и засухе // Вестник защиты растений, 2003, 2. С. 22–30.
- Левина Р.Е. Репродуктивная биология семенных растений. М.: Наука. 1981. 95 с.
- Мок Д. Фотосинтез, урожайность зерна и качество стебля у раннеспелой кукурузы // Тез. докл. X заседания ЭУКАРПИЯ. Варна. 1979. С. 13–14.
- Borlaug, N.E. // Science, 1983. v. 219. P. 689–693.
- Bruckner P.L., Fronberg R.S. Stress tolerance and adaptation in spring wheat // Crop Science. 1987. 27. 1. P. 31–36.
- Holm, S.A. simple sequentially rejective multiple test procedure. Scandinavian Journal of Statistics. 1979. 6 (2). P. 65–70.
- Dodd J.L. Grain sink size and predisposition of zeas to stalk rot // Phytopathology, 1980. 70. 6. P. 534–535.
- Jarvis J., Clark R., Guthrie W. Effect second generation European corn borer on resistance of maize to *Diplodia maydis* // Phytopathol., 1982. 72. 9. P. 1149–1152.
- Hurd–Karrer A.M., Hasselbring A. Effect of smut (*Ustilago zeae*) on the sugar content of corn stalks // J. Amer. Res., 1926. P. 34.
- Kaan F., Anglade P., Boyat A. e.a. La resistance a la pyrale *Ostrinia nubilalis* Hbr. Dans un diallele de 14 lignes pre-coces de mais, *Zea mays* L. // Agronomie, 1983. 3. 6. P. 507–512.
- Kang M., Pappelis A., Zuber M. Effect of stalk inoculation (*Diplodia maydis*) on parenchyma death in cob and lower internodes of maize // Cereal Reg. Common, 1986. 14. 3. P. 267–272.
- Talbot, B.M.. Yield variability of crop varieties in the U.K. // J. Agric. Sci., Camb., 1984. vol. 102: P. 315–321.
- Young H.C. The toothpick method of inoculating corn for ear and stalk rots (Abstr.) // Phytopathology, 1943. 33. P. 16.

Translation of Russian References

- Dospekhov B. A. Methodology of field experiment. Moscow, Kolos. 1965. 423 p. (In Russian).
- Grisenko G.V., Dudka E.L. Pathological-morphological changes in maize depending on form of manifestation of head smut. In: Problemy onkologii i teratologii rasteniy. Leningrad, 1975. P. 427–430. (In Russian).
- Ivashchenko V.G. Assessment techniques of stem rot harm and short-term forecast of losses of maize grain. VASHNIL, VIZR. Leningrad, 1989. 18 p. (In Russian).
- Ivashchenko V.G. Causative agents of diseases of maize, assessment of their danger and possibility of protection. Immunopatologiya, allergologiya, infektologiya. 2010. N 1. P. 104–105. (In Russian).
- Ivashchenko V.G. Resistance of maize to fusariosis and charcoal rots as function of physiological reactivity of plants. In: Tez. dokl. VII Vses. soveshch. po иммунитету s.-kh. rasteniy k boleznyam i vreditelyam. Novosibirsk. 1981. P.116–117. (In Russian).
- Ivashchenko V.G. Resistance of maize to the main diseases and development of methods of its increase. Avtoref. ... dokt. diss. St.Petersburg, 1992. 38 p. (In Russian).
- Ivashchenko V.G., Nikonorenkov V.A. On harmfulness of maize stem rot in connection with selection on heterosis. Selskokhoz. biologiya. Moscow, 1989. N 1. P. 99–102. (In Russian).
- Ivashchenko V.G., Shipilova N.P., Nazarovskaya L.A. Fusariosis of ear of grain cereals. St.Petersburg, 2004. 164 p. (In Russian).
- Ivashchenko V.G., Sokolov V.M. Fragility of maize stalks and way of improvement of technique of testing hybrids. Seleksiya i semenovodstvo. Moscow, 1984. N 1. P. 19–20. (In Russian).
- Ivashchenko V.G., Sotchenko V.S., Gorbacheva A.G., Sotchenko Yu.V. Selection of maize on resistance to harmful organisms and drought. Vestnik zashchity rasteniy, St.Petersburg, 2003. N 2. P. 22–30. (In Russian).
- Ivashchenko V.G., Sotchenko Yu.V. A way of selection of maize hybrids resistance to drought and stem rots (Patent for the invention No. 2189736 from 9/27/2002). (In Russian).
- Levina R.E. Reproductive biology of seed plants. Moscow: Nauka. 1981. 95 p. (In Russian).
- Mok D. Photosynthesis, productivity of grain and quality of stalk at early ripe maize. In: Tez. dokl. X zasedaniya EUKARPIA. Varna. 1979. S. 13–14.
- Vavilov N.I. The doctrine on immunity of plants to infectious diseases (in relation to questions of selection). Theoretical bases of selection of plants. Moscow, Leningrad. 1935. P. 893–990. (In Russian).
- Vilkova N.A., Ivashchenko V.G., Frolov A.N., et al. Methodical recommendations on maize assessment on complex resistance to pests and diseases. Moscow. 1989. 43 p. (In Russian).
- Zhuchenko A.A. Adaptive potential of grain productivity and quality of stalk at early ripe maize. In: X zasedaniya EUKARPIA. Varna, 1979. P. 13–14. (In Russian).

Plant Protection News, 2016, 4(90), p. 38–44

MAIZE PRODUCTIVITY AS A FACTOR IN REGULATION OF RESISTANCE TO STEM ROT (WITH *FUSARIUM VERTICILLIOIDES* (SACC.) NIRENBERG – *ZEA MAYS* L. AS AN EXAMPLE)

V.G. Ivashchenko

All-Russian Institute of Plant Protection, St.Petersburg, Russia

The relationships between *F. verticillioides* and *Z. mays* in the binary system is well studied, but the three-species system (*F. verticillioides* – *Z. mays* – *F. graminearum*), as well as seasonal variability of susceptibility of autophilous lines to Fusarium stem rot, have not been adequately studied. The aim of the study was determination of the relationship between pathogens and their impact on the yield of 26 maize hybrids under inoculation of ears with *F. graminearum*, and natural stalk rot development in grain crop rotation of the foothill area of the Stavropol territory. In 1990–2003, the ecological and genetic expression of stem rot affection on 66 lines was studied. Low variability (11.6%), but consistently high vulnerability of moderately susceptible lines (45.3% on the average) cannot guarantee stable yields in seed corn production. The resistant lines, in contrast, are characterized by a high variability (41%) and low vulnerability (4.1% on the average). At joint development of *F. verticillioides* (on stalks) and *F. graminearum* (on cobs), their relationship is antagonistic; *F. graminearum* is an epistatic, but *F. verticillioides* is a hypostatic. It is found that the restraint of the Fusarium stem rot development is caused by the change of attitude *source* — *sinc* (source — consumer), i.e. a progressive decrease attractant ability of the seed ovaries in the process of ear colonization by *F. graminearum*. Deposition of some metabolites in a stalk leads to inhibition of the stem rot development. Weak and moderate development of *Gibberella* on ear of the most stable hybrids does not change the incidence of Fusarium stem rot (especially on remnant forms) and increases the efficiency of selection on group resistance. It may be stated that the development of *Gibberella* on cobs,

reducing the rate of development and intensity of the lesion of stem rot, contributes to the manifestation of false resistance, which reduces the efficiency of selection on group resistance to two pathogens, as well as the correctness of the separation of samples by group sustainability. Rational use of modification variability of signs of stability will increase the accuracy of differentiation of the hybrids and lines for resistance to Fusarium disease etiology and the effectiveness of the selection of the genotype on the phenotype.

Keywords: *Z. mays*; *F. verticillioides*; *F. graminearum*; stem rot; ear rot; vulnerability; variability; source–sinc relationship; yield.

Сведения об авторе

Всероссийский НИИ защиты растений, шоссе Подбельского, 3, 196608
Санкт-Петербург, Пушкин, Российская Федерация
Иващенко Владимир Гаврилович. Ведущий эксперт, доктор
биологических наук, профессор, e-mail: ya.v-ivaschenko2013@yandex.ru

Information about the author

All-Russian Institute of Plant Protection, Podbelskogo shosse, 3, 196608,
St. Petersburg, Pushkin, Russian Federation
Ivashchenko Vladimir Gavrilovich. Leading expert, DSc in Biology,
Professor, e-mail: ya.v-ivaschenko2013@yandex.ru