

42.35

6341 13

Ф 33

848653

Р. Н. Федорова

Парша яблони



Парша яблони

848653

ВОЛОГОДСКАЯ
областная библиотека
им. И. В. Бабушкина



Ленинград «Колос»
Ленинградское
отделение, 1977



632

Ф33

УДК 632.4:634.11(0.24)

Федорова Р. Н.

Ф33 Парша яблони. Л., «Колос» (Ленингр. отд-ние), 1977.

64 с. с ил. (Библиотечка по защите растений).

Парша яблони является одной из самых распространенных болезней и известна почти повсеместно. В особо неблагоприятные годы урожай может обесцениваться на 15—20%, что в среднем составляет потерю до 300 руб. на 1 га.

В брошюре детально описываются заболевание и возбудитель, его биологические особенности, развитие и распространение. Рассматривается сортовая устойчивость яблони, излагаются меры борьбы с паршой.

Брошюра рассчитана на специалистов по защите растений, агрономов и сотрудников научно-исследовательских учреждений. Она будет полезна и садоводам-любителям.

40307—033
Ф 035(01) — 77 84 — 77

632

Из всех болезней плодовых культур парша яблони является наиболее вредоносной и широко распространенной. Особенно большой вред парша причиняет на Северном Кавказе, в южной и средней частях Украины, в южной и юго-западной частях Белоруссии, в Молдавии и других районах. Поражаются листья, плоды, иногда побеги, черешки листьев, плодоножки и цветки. На пораженных частях растений образуются пятна вначале оливкового, затем бурого цвета, с бархатистым налетом конидиального спороношения гриба. Пораженные плоды теряют товарные качества и лежкость при хранении.

Значительное количество исследований как в нашей стране, так и за рубежом посвящено изучению этого заболевания.

Многие исследования различных авторов проведены были давно и в настоящее время требуют уточнения, а в ряде случаев и переоценки с новых позиций развития биологической науки.

В данной брошюре дается критический обзор имеющихся сведений о парше, детально описывается эта болезнь в условиях северо-западной зоны сравнительно с другими районами нашей страны и приводятся необходимые рекомендации для борьбы с ней.

| Симптомы и развитие заболевания, вредоносность и биоэкология возбудителя

О грибе, вызывающем паршу, впервые сообщалось в Швеции в 1819 г., где он и получил свое название — *Venturia inaequalis* (Скё) Wint. В 1833 г. о нем впервые упоминалось Валлротом (Wallroth) в Германии, в 1834 г. Швеницем (Schweinitz) в Америке. Далее известия поступали в 1845 г. — из Англии, в 1862 г. — из Австралии.

В России первые сведения о парше появились в 1862 г. Сильное развитие парши наблюдалось в средней России в 1901 г. В 1903 г., по сведениям А. А. Ячевского (1917), парша встречалась в Гжатском уезде Смоленской губернии, Витебске, Рязке, в 1904 г. — в Петербургской губернии. С 1905 по 1909 г. парша наблюдалась повсеместно в значительных размерах. В 1912 г. считавшиеся устойчивыми сорта Апорт и Ренет ландсбергский были поражены настолько, что не было ни одного здорового плода.

Парша встречается везде, где растут яблони, например в Канаде, Финляндии, Франции, Италии, Бельгии, Дании, Индии, Японии, Болгарии, Румынии и т. д.

От общих потерь, которые несут семечковые от вредителей и болезней, 40% падает на долю парши (А. Н. Бухгейм, 1940). По данным Г. А. Патерило (1936), в Азербайджане почти ежегодно основные сорта яблони были поражены от 30 до 100%, а урожай обесценивался на 15—25%, что в среднем составляло ежегодную потерю до 300 руб. на 1 га.

Согласно данным И. И. Шошиашвили и Т. Шелия (1950), в Грузии плоды при сильном поражении теряют в массе от 34,4 до 42,8%; в Литве (Б. Радзевичус, 1967) при балле поражения, равном 1, потери массы яблочек составляли 24,4%, в Саратове (В. И. Демин, 1971) — 7%. По данным Н. А. Шибковой (1975), в Ленинградской области при развитии болезни на плодах от 1 до 11% каждый процент уменьшал массу урожая на 2,9 кг с дерева, или на 580 кг с 1 га.

Парша на плодах снижает содержание витамина С в них во время хранения, способствует проникновению возбудителя монилиальной гнили в плоды.

Хозяйственный вред от парши сводится к уменьшению величины и качества урожая, так как плоды развиваются уродливыми, пятнистыми, малопригодными в пищу, с пониженным содержанием витаминов. Кроме того, заболевание приводит к гибели листьев, побегов и ветвей, что сказывается на количестве урожая, а также приводит к уменьшению лежкости плодов при хранении.

Гриб поражает как культурные сорта яблонь, так и дикие виды (*Malus coronaria* и *Malus iowensis*). Другие виды рода *Venturia* вызывают такой же тип парши у растений родов, близких к *Malus*, как например *Pyrus* (груша), *Crataegus* (боярышник).

В большинстве районов СССР возбудитель парши поражает листья, цветки и плоды яблони и только в Средней Азии, на побережье Черного моря, в некоторых районах Белоруссии и Украины — молодые веточки.

Парша может развиваться как на верхней, так и на нижней стороне листовой пластинки, на средней жилке листа и на черешке. Парша часто появляется сначала на нижней стороне листа, так как эта сторона первой заражается, когда раскрываются почки и разворачиваются листья.

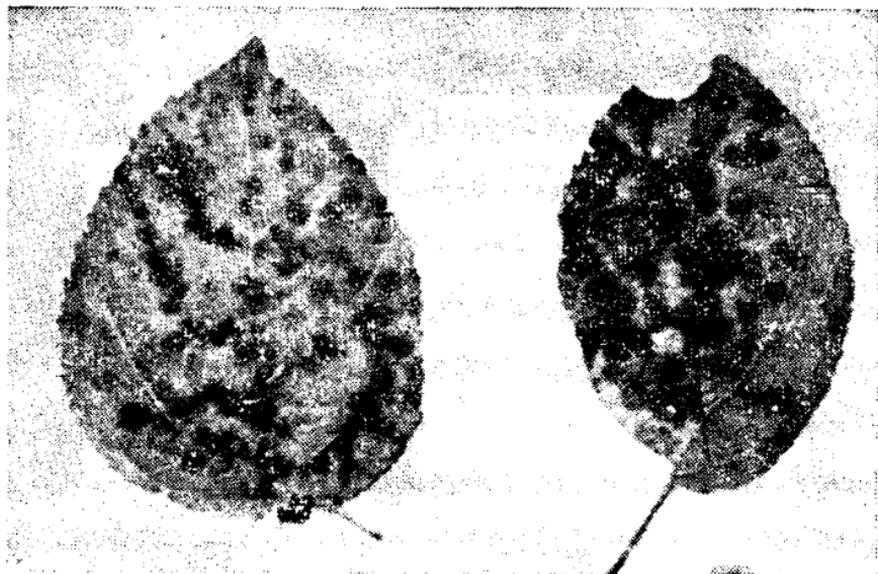


Рис. 1. Парша на листьях

Пятна парши (рис. 1) представляют собой бархатистый налет оливкового цвета, состоящий из большого количества спор микроскопических размеров, сидящих на коротких цилиндрических ножках — конидиеносцах гриба. Ткани листа и плода под пятнами иногда отмирают. Если инфекция очень сильная, то пятна могут сливаться.

Поражение почек и цветков вызывает большей частью опадение цветков и в дальнейшем сильное поражение развивающегося плода.

Плоды наиболее восприимчивы к заражению паршой в молодом возрасте. Ранняя инфекция причиняет наибольший вред. Вначале пятна мелкие, затем увеличиваются в размере. На плодах под пятном образуется пробковый слой, который препятствует проникновению гриба внутрь плода. Гриб, отделенный от источника питания, отмирает. При росте плода опробковевшая ткань растрескивается (рис. 2), и плоды могут приобрести уродливую форму. Пятна парши часто бывают окружены узкой белой полоской вследствие разрыхления самого наружного слоя кутикулы плода при росте гриба. Наиболее сильно пораженные плоды опадают. По мере созревания плод становится более устойчивым, и развитие гриба происходит очень медленно.



Рис. 2. Парша на плодах

Иногда заражение может произойти настолько поздно, что симптомы парши во время уборки могут быть незаметны и проявляются во время хранения — на плодах развиваются мелкие темные пятна. По данным американских исследователей (Г. Китт, 1956), поражение плодов яблони «поздней» паршой происходит в годы, когда перед съемом урожая стоит туманная, влажная погода, часто выпадает роса. Здоровые плоды во время хранения паршой не поражаются.

Адерхольд (R. Aderhold, 1894, 1896) впервые установил и показал, что в цикле развития возбудителя имеются две стадии: сумчатая, именуемая *Venturia inaequalis* (Ске) Wint., и конидиальная — *Fusicladium dendriticum* (Wallr.) Fuck.

Сумчатая стадия является сапрофитной (развивается в мертвых тканях опавших листьев), а конидиальная — паразитной (развивается в живых тканях на листьях вегетирующих деревьев).

Сумчатая стадия гриба, зимующая в листьях яблони, формирует плодовые тела — перитеции (рис. 3) раз-

мером 60—160 мкм в поперечнике, исключая длину шейки перитеция — 20—60 мкм (R. Wiesman, 1932).

Зрелые перитеции парши яблони содержат 120 — 200 сумок. Сумки образуются быстро, одна за другой, но не одновременно. Они прозрачные, длиной от 38 до 67 мкм (И. И. Ванин, 1958). Споры с одной перегородкой, бледно-желтые, $12 — 13 \times 6$ мкм, расположены в сумках в два ряда или сжаты (P. A. Saccardo, 1882). Каждая сумка содержит 8, а один перитеций — $960—1600$ аскоспор; если в среднем на листе может находиться 1974 перитеция, то $1974 \times 120 \times 8 = 1\,895\,040$, т. е. столько аскоспор может образоваться на одном листе. Аскоспоры выбрасываются на небольшую высоту — на 10 — 15 мм, иногда 50 мм.

В лабораторных условиях перитеции с постоянно увлажняемых яблоневых листьев выбрасывают аскоспоры в течение 10 дней; из отдельных изолированных перитециев полное выбрасывание спор наблюдается в течение одного дня.

В природных условиях выбрасывание аскоспор продолжается больше месяца, оно прерывается и вновь возобновляется в зависимости от чередования дождей и засухи, вследствие чего один перитеций, вероятно, выбрасывает споры много раз, прежде чем совсем опустеет. К тому же не все перитеции на одном и том же листе созревают одновременно; напротив, на отдельных листьях можно часто найти все переходные стадии их развития.

Выбрасывание аскоспор из перитеция происходит лишь тогда, когда созреют все сумки. Если созрела половина или меньше аскоспор, они остаются в перитециях, даже если последние погружены на долгое время в воду. Выбрасывание аскоспор прекращается, как только листья начнут подсыхать. Быстрота и интенсивность выбрасывания аскоспор почти не зависят от температурных условий. Созревание сумок и аскоспор и выбрасывание аскоспор из перитециев из года в год не совпадают с определенной фазой яблони.

Образование сумок и созревание аскоспор происходит в диапазоне температур от 0 до 25°C; наиболее быстро они созревают при 12 — 16°C. При 29°C развитие перитециев прекращается, а при 32°C они погибают. На развитие перитециев возбудителя парши яблони влияет начало естественного листопада. Чем раньше осенью

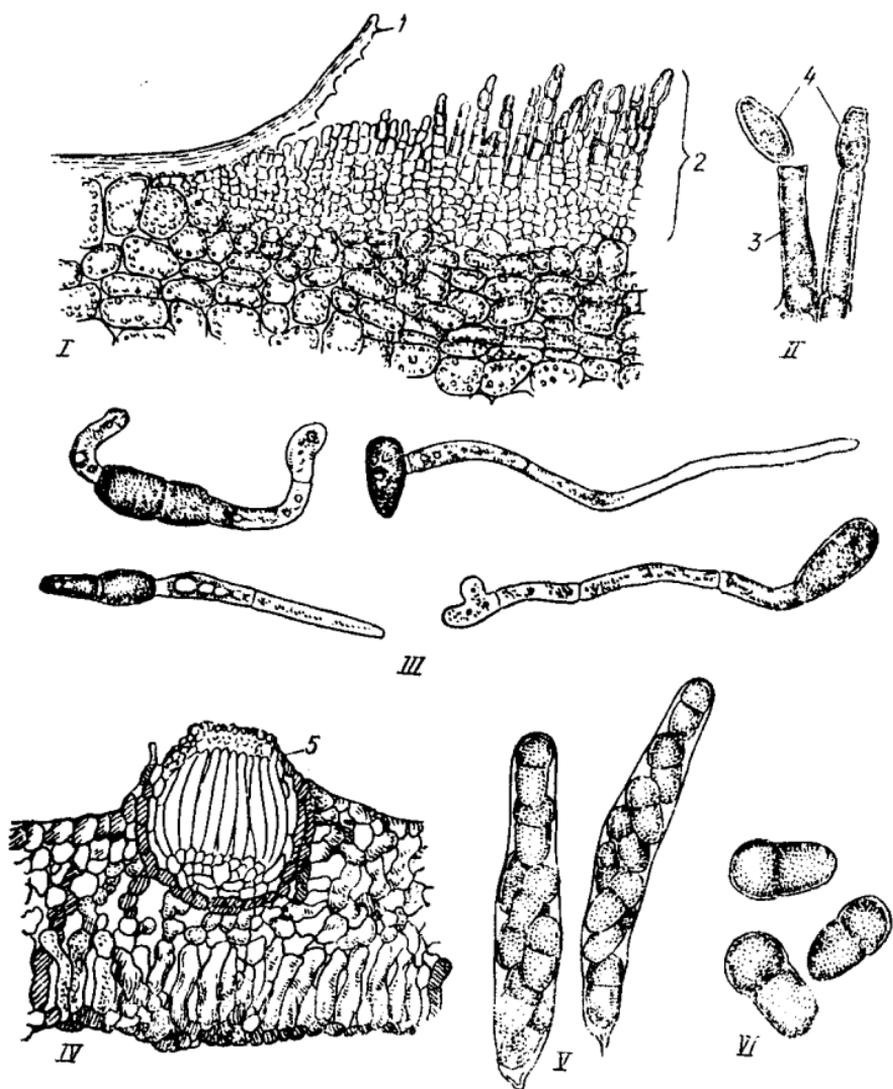


Рис. 3. Микроскопическая картина сумчатой *Venturia inaequalis* (Ske) Wint. и конидиальной *Fusicladium dendriticum* (Wallr.) Fuck. стадий гриба, вызывающего паршу яблони:

I — поперечный разрез пятна парши на плоде: *1* — разрушенные клетки кожицы и мякоти плода; *2* — грибница со спорами; *II* — конидиеносцы с конидиями: *3* — конидиеносцы; *4* — конидии (летние споры); *III* — прорастание конидий; *IV* — разрез через зрелый перитеций на перезимовавшем листе яблони (видны сумки); *5* — шейная часть перитеция, выступающая над поверхностью листа; *V* — сумки с аскоспорами; *VI* — двухклеточные аскоспоры, освободившиеся от сумок (сильно увеличено)

оппадают с деревьев листья, тем раньше созревают развивающиеся в них перитеции.

Чередование дождливой и сухой погоды вызывает более быстрое развитие и созревание аскоспор, чем постоянная влажность.

Заклученные в перитециях зрелые аскоспоры могут переносить продолжительную засуху, не теряя способности к прорастанию. После засухи выбрасывание аскоспор, как правило, достигает своего максимума не в первый дождливый день, а во второй.

Мелкие морозящие дожди или сильные росы особенно благоприятны для развития парши, и чем чаще последние имеют место, тем сильнее распространяется болезнь.

Парша яблони не проявляется весной, если сразу же после таяния снега наступает жаркая погода и не выпадают осадки.

Оптимальная температура для прорастания аскоспор 13 — 21°C. Границы прорастания от 0,5 до 29°C (G. W. Keitt, L. K. Jones, 1926). Скорость прорастания зависит от температуры: при 6°C аскоспоры прорастают через 13 — 18 ч, при 9°C — через 9 — 11 ч, при 15°C — 8,5 ч, при 20°C — 4 — 6 ч, при 24°C — 4 — 6 ч, при 26°C — 8 — 10 ч.

Аскоспоры в неблагоприятных условиях сохраняют способность к прорастанию долгое время. Так, при достаточно высокой температуре и сухом воздухе в течение 15 дней аскоспоры все же прорастают нормально. Через 38 дней при таких условиях прорастает лишь несколько процентов аскоспор, через 42 дня аскоспоры гибнут.

Прорастание аскоспор зависит от их возраста, например, 15-дневные споры прорастают через 24 ч, 22-дневные — через 48 ч, 27 — 38-дневные — через 60 ч (R. Wiesmann, 1932).

Распространение аскоспор гриба происходит с помощью ветра.

Аскоспоры гриба являются источником первичной весенней инфекции. После прохождения определенного инкубационного периода гриб продолжает свое развитие в конидиальной стадии. В течение вегетационного периода может образоваться несколько поколений конидий. Конидии служат главным образом для распространения

инфекции в пределах дерева, так как они распространяются с каплями дождя.

Конидии гриба *Fusicladium dendriticum* (Wallr.) Fusk. одноклеточные или двухклеточные, грушевидной, обратнобулавовидной, а по образному выражению Адерхольда, пламевидной формы, оливкового цвета. Они сидят широким основанием на коротких цилиндрических конидиеносцах. Конидиеносцы гладкие и прямые, длиной 20 — 40 мкм, конидии — 20 — 30 мкм длины и 7 — 9 мкм ширины.

Ростковые трубочки проросших конидий, а также и аскоспор, не пользуются естественными отверстиями (устыщами) или механическими повреждениями для заражения органов растения. Гифы пробуравливают кожу, проникают в ткани и развиваются в грибницу. Грибница лучистая, оливкового цвета.

Весенние источники инфекции и прогноз первичных заражений

В условиях Северо-Запада роль первичной весенней инфекции принадлежит аскоспорам гриба. При специальных маршрутных обследованиях садов нами не обнаружены какие-либо другие источники весенней инфекции — ни зимующие конидии, ни мицелий гриба. Также не обнаружено поражения ветвей яблони грибом. Тем не менее в СССР есть местности, где сумчатая стадия гриба в отдельные годы может не образовываться. Например, в Средней Азии гриб способен перезимовывать конидиями и мицелием на пораженных ветвях и листьях яблони и служить дополнительным источником инфекции, причем поражает гриб в основном дикие яблони.

В условиях Сибири, по данным профессора Томского университета Н. Н. Лаврова (по Э. Э. Гешеле, 1958), распространение парши яблони и развитие паразита возможно только в конидиальной стадии, и гриб в данном случае поражает не только листья и плоды, но и побеги, завязи и плодоножки. Однако Э. Э. Гешеле утверждает, что возбудитель парши яблони имеет в Сибири и сумчатую стадию, что было впервые указано для Омской области в 1946 г. Процесс заражения яблони сумкоспорами может происходить здесь с мая по сентябрь, но массовое заражение происходит во второй половине июля, т. е. в период июльского максимума осадков. В

Сибири аскоспоры созревают очень неравномерно. Например, на 14 июля 1948 г. приходилось 7,2% сумок с незрелыми сумкоспорами, на 20 августа 1950 г. — 10% и в сентябре того же года было 8,5%.

По данным А. Ермасовой (1906), в районе г. Сызрани и соседних приволжских селах сумчатая стадия также не наблюдается. Поэтому было необходимо выяснить ряд вопросов, чтобы иметь достоверное суждение о фактическом ходе заражения и нужных для этого условиях.

Способы распространения и дальность рассеивания аскоспор. У грибов наблюдаются самые различные механизмы и способы рассеивания и распространения спор. Споры грибов обладают различными приспособлениями для воздушного распространения. Например, у аскомицетов наблюдается баллистический механизм выбрасывания спор из сумок; его называют водяной пушкой (Ф. Грегори, 1954). Ц. Ингольд (1957) установила у аскомицетов 4 четко очерченных типа освобождения спор. К одному из них относится изучаемый гриб *V. inaequalis*. Этот тип освобождения характерен для пиреномицетов. У них сумки находятся в небольшом кувшиновидном органе — перитеции, который открывается наружу маленькой порой (устьищем). Для того чтобы сумка могла выбросить споры, ее конец должен достигнуть устьица, а так как канал шейки перитеция очень узок, сумки могут выходить только поочередно.

Проблема воздушного распространения спор грибов привлекла большое внимание ученых. В различных странах была создана специальная аппаратура для взятия проб воздуха различными методами. Исследование проб воздуха привело к обнаружению разнообразия организмов, распространяющихся воздушными спорами. Это помогло установить условия распространения эпифитотий и изменение концентрации воздушных спор в зависимости от их удаления от источника.

Явление суточных колебаний концентраций спор детально изучал J. M. Hirst (по Ф. Грегори, 1964). Им установлены некоторые характерные типы суточной периодичности и выделены «ночной», «утренний», «дневной» и «вечерний» типы. Аскоспоры сумчатых относятся им к «ночному» типу, характеризующемуся наивысшей концентрацией спор в воздухе.

Время года оказывает еще большее влияние на концентрацию воздушных спор, чем время суток. Споры

V. inaequalis приурочены в основном к весенне-летнему периоду.

Е. D. Hamilton (по Ф. Грегори, 1964) приводит данные о температуре, при которой различные типы спор присутствуют в воздухе в максимальной концентрации. Для спор *Venturia* эта температура лежит в пределах от 7,2 до 9,4°C, а для спор *Ustilago* для сравнения — от 21,1 до 23,3°C.

Какова же дальность рассеивания аскоспор *V. inaequalis*? Обычно аскоспоры выбрасываются из перитециев на высоту 30 — 50 мм, подхватываются воздушными токами и разносятся у поверхности земли. В опытах, проводимых нами по улавливанию аскоспор из воздуха, которые будут подробно описаны далее, ловушки выставлялись как на поверхности почвы, так и на расстоянии одного и 2 м от поверхности земли. В опытах по улавливанию спор ловушками, расположенными непосредственно на земле, спор было всегда несколько больше, нежели на высоте 2 м; видимо, в этом случае выброшенные из перитециев споры, не подхваченные токами воздуха, сразу же оседали в ловушке.

Наличие микроорганизмов в верхних слоях атмосферы одним из первых установил миколог С. О. Harg. Он проводил забор проб воздуха через фильтр, установленный на аэростате на высоте от 1500 до 2300 м. Количество микроорганизмов в верхних слоях атмосферы невелико, но все же достаточно, и к тому же они жизнеспособны, т. е. после улавливания хорошо прорастают в культуре.

Споры грибов из рода *Venturia* были обнаружены во время перелета из США (штат Мэн) в Данию Линдбергом, который экспонировал на высоте 1000 м клейкие предметные стекла, установленные в специальных контейнерах.

Микроорганизмы обнаружены в воздухе даже на полюсах Земли, хотя распространение их там очень неравномерно.

Сроки рассеивания аскоспор. Сроки рассеивания аскоспор в очень большой степени зависят от метеорологических условий данной местности, а также от сроков образования и созревания перитециев, что в свою очередь зависит от времени листопада, сорта яблонь, температуры и влажности осенних месяцев, в которые при благоприятных условиях может происходить закладка

перитецисов, и от зимних и весенних температур и осадков.

В нашей стране наблюдения за развитием сумок и сроками лёта аскоспор ведутся в основном визуальным методом.

Созревание сумок в разных климатических зонах страны и даже в одном и том же районе происходит в разное время. Так, по наблюдениям В. Я. Франковского (1952), в Тернопольской области в 1949 г. окрашенные сумкоспоры в перитециях наблюдались в течение марта, а в 1950 г. — лишь 5 апреля. Созревание происходит в зависимости от погоды осенью и весной. Теплые осень и весна с осадками обуславливают более быстрое созревание спор. В Харьковской области созревание аскоспор в перитециях было отмечено: в 1965 г. — 26 апреля, в 1966 г. — 7 августа, в 1967 г. — 4 апреля (Г. В. Литвинова, 1969) и т. д.

Опыты по установлению сроков первичной инфекции и продолжительности лёта аскоспор автором проводились в учебно-опытном хозяйстве Ленинградского сельскохозяйственного института в течение 1964—1966 гг. Аскоспоры улавливались гравитационным методом (естественное оседание на агаризированные чашки Петри) и учитывались количественно на 1 см² поверхности.

Благодаря этим опытам удалось установить начало лёта аскоспор: в 1964 г. лёт аскоспор начался 2 мая после выпадения 1,6 мм осадков (яблоневые почки в это время еще не пробудились) и продолжался до конца вегетационного периода.

В 1965 г. лёт аскоспор начался 11 мая после выпадения 2,2 мм осадков в фазе выдвижения соцветий у ранних сортов и продолжался до августа.

В 1966 г. лёт аскоспор начался 9 мая в фазе зеленого конуса после выпадения 7 мая 2,1 мм, 8 мая — 4 мм осадков.

Как видим, лёт аскоспор происходит в различные фазы развития яблонь.

В 30-х годах как в зарубежной, так и в отечественной литературе, часто рекомендовали опрыскивания по фенофазам развития яблонь. Причиной этому послужили наблюдавшиеся случаи совпадения максимального рассеивания аскоспор с определенной фенофазой яблони. На Украине с 1934 по 1951 г. наиболее распространенной схемой опрыскивания была схема О. Н. Югановой.

Кратковременный прогноз первичных заражений яблони паршой. Очень важно заранее предвидеть начало отдельных заражений растений и проявления болезней, а также степень ожидаемого их развития. Благодаря этому можно заранее устанавливать объем и сроки проведения борьбы. Чтобы поставить прогноз той или иной болезни, надо учитывать запас инфекционного начала, устойчивость сортов и состояние факторов среды, главным образом погоды, так как именно погодные факторы имеют решающее значение.

Различают две формы сезонного прогноза: краткосрочный и долгосрочный. Краткосрочный прогноз позволяет предвидеть сроки отдельных заражений и проявлений болезней и имеет значение для сигнализации защитных опрыскиваний или опыливания.

Долгосрочный позволяет предвидеть за продолжительный период времени вероятный размер развития болезни.

Многие исследователи сходятся на том, что численность аскоспор в воздухе находится в прямой зависимости от количества весенних осадков. Однако в литературе по этому вопросу нет подтверждения обнаруженной связи и не приводятся количественные показатели существующей корреляции, пригодные для прогноза.

Для установления такой связи нами был проведен следующий опыт.

Учитывались количество осевших аскоспор на 1 см^2 поверхности (y), суммарная продолжительность периодов выпадения осадков в минутах за сутки до учета (x) и сумма осадков в миллиметрах в тот же срок (z). После математической обработки данных выяснилось, что связь количества аскоспор с продолжительностью дождей достаточно тесная ($r_{yx}=0,71$), с суммой осадков — средняя ($r_{yz}=0,53$), а количества выпавших осадков с их продолжительностью очень тесная ($r_{xz}=0,85$). Исследование последнего обстоятельства с помощью парциальных (частных) коэффициентов корреляции показало, что связь количества аскоспор с продолжительностью дождя при исключении влияния суммы осадков почти не изменяется ($r_{yx \cdot z}=0,7$), связь же количества аскоспор с суммой осадков при исключении влияния продолжительности дождей оказалась равной нулю ($r_{yz \cdot x}=0$). Это математическое положение можно подтвердить и биологически.

Допустим, прошел сильный ливень и выпало большое количество осадков, однако дождь шел недолго, и перитеции, начав освобождаться от аскоспор, прекратили рассеивать их из-за того, что листья стали подсыхать на солнце и ветру, не получая больше влаги. В другом случае — количество осадков при морозящем дожде бывает небольшим, однако листья все время находятся во влажном состоянии, и лёт аскоспор происходит в продолжение дождя.

Таким образом, нами было впервые доказано, что количество аскоспор в воздухе зависит главным образом от продолжительности увлажнения подстилки (перезимовавших листьев), а не от количества выпавших осадков. На этом основании было выведено уравнение регрессии, выражающее интересующую нас связь в аналитической форме: $y = 5,4x + 446$.

Зная продолжительность выпавших дождей в минутах, можно вычислить ожидаемую степень заражения поверхности листьев (число аскоспор на 1 см²) на следующий день после дождя, т. е. прогнозировать интенсивность лёта аскоспор гриба.

Чтобы составить прогноз интенсивности лёта аскоспор и определить необходимость опрыскивания против парши яблони, удобнее пользоваться шкалой, составленной на основании приведенного выше уравнения и имеющей производственное значение.

Таблица 1

Шкала для оценки заспоренности поверхности аскоспорами в зависимости от продолжительности осадков

Продолжительность дождя в минутах	Количество аскоспор на 1 см ² чашки Петри	Степень заспоренности поверхности	Баллы поражения
0—10	0—500	Очень слабая	1
11—60	501—700	Слабая	2
61—180	701—1400	Средняя	3
181—440	1401—2800	Сильная	4
Более 440	Более 2800	Очень сильная	5

Влияние влажности и температуры на процесс заражения яблонь паршой. Наличие определенной влажности оказывает большое влияние на прорастание спор и начальное развитие большинства возбудителей болез-

ней, споры которых оседают на растения из воздуха. У этих возбудителей максимальная влажность является и оптимальной, поэтому заражение происходит в капле воды, т. е. во время росы, тумана или дождя. К таким аэрогенным возбудителям относится и гриб *V. inaequalis*, вызывающий паршу яблонь.

Споры могут прорасти и во влажном воздухе, так как вследствие переохлаждения тканей листа в результате транспирации уже при 98% относительной влажности воздуха вокруг самих спор и ростковых трубок образуется, очевидно, тонкий слой конденсированной влаги (Э. Гойман, 1954). Однако с понижением влажности воздуха прорастание спор все же резко уменьшается.

Таким образом, необходимость очень высокой влажности в процессе заражения яблонь паршой неоспорима и не вызывает сомнений. Поэтому наши исследования были направлены на изучение влияния температуры окружающей среды на процесс заражения.

Для заражения растений значение температуры окружающей среды несколько меньше, чем влажности, так как температура только активизирует или замедляет процесс заражения. Но температура окружающей среды влияет на образование спор, на скорость их прорастания и на скорость роста ростковых трубок.

Литературные данные о влиянии температуры на прорастание аскоспор гриба *V. inaequalis* несколько разноречивы. Так, у О. Н. Югановой (1934) оптимальной температурой является 15 — 20°C, В. Я. Франковский (1952) указывает минимальную температуру при прорастании аскоспор 3°C, оптимальную 19 — 25°C, максимальную 30°C. По А. Л. Ячевскому (1933), минимальная температура 6°C, оптимальная 20 — 22°C, максимальная 33°C; по R. Aderhold (1896), — минимальная 11 — 12°C, оптимальная 22°C; по G. W. Keitt, L. K. Jones (1926), — минимальная 2°C, оптимальная 22°C, максимальная 33°C.

Нами были проведены исследования по проращиванию аскоспор гриба, взятых с перезимовавших листьев яблонь сорта Пепин-китайка.

Для этой цели приготавливалась аскоспоровая суспензия: кусочки перезимовавших листьев с перитециями помещались во влажную камеру — кольцо Ван-Тигема, которое накрывалось покровным стеклом с висячей каплей дистиллированной воды. Аскоспоры выбрасыва-

лись из перитециев и попадали в эту каплю. Влажные камеры затем помещались на 24 ч в политермостат с температурой в камерах 2, 6, 8, 14, 22, 27, 32°C.

Опыт показал, что оптимальные температуры для прорастания аскоспор северо-западной популяции гриба лежат в пределах от 14 до 27°C, но 22°C следует считать наиболее благоприятной, так как при этом наблюдается не только 100%-ное прорастание спор, но и наличие большого количества спор, проросших двумя ростками, т. е. каждая клетка аскоспоры дала росток. При этой температуре наблюдается также и наибольшая длина ростковых трубок. Начало прорастания отмечается при 8°C; замедляется прорастание при 32°C.

Влияние температуры на длительность инкубационного периода при заражении аскоспорами. Длина инкубационного периода зависит от внешних условий (температуры, освещенности и др.) и сорта яблони, но прежде всего от температуры окружающей среды. Чем ниже температура, тем длиннее инкубационный период и наоборот. В естественных условиях он длиннее, чем, например, в оранжерее, где температура постоянная.

По данным различных ученых, инкубационный период в естественных условиях продолжается от 6 до 25 дней (табл. 2).

Наши опыты по изучению длины инкубационного периода парши яблони велись с целью проверки литературных данных, а также получения собственных наблюдений в климатических условиях северо-западной зоны, так как в литературных источниках нет ни одного указания на опыты в сходных условиях. Так, О. Н. Юганова (1947) проводила свои опыты в Крыму, В. Я. Франковский (1952) — на Западной Украине, Я. А. Сенекеримян (1952) — в Армении.

Опыты проводились в садах учебно-опытного хозяйства ЛСХИ методом искусственного заражения листьев яблонь сильно поражаемого сорта Пепин-ки-тайка в течение весны и лета 1966 г.

Еще задолго до распускания листьев в фазу зеленого конуса и до образования в перитециях на перезимовавших листьях зрелых аскоспор производилась изоляция подопытных веток яблони пергаментными мешочками. Первое заражение было проведено 20 мая при появлении первых листочков на ветвях яблони, последнее — 6 июня, так как в это время уже было отмечено

Литературные данные о зависимости продолжительности инкубационного периода парши яблони от температуры при заражении аскоспорами гриба

Среднесуточная температура, °С	Продолжительность инкубационного периода, дней	Автор
8,8	20	Я. А. Сенекермян, 1952 (СССР, Армения)
13,2	22	В. Я. Франковский, 1952 (СССР, Украина)
9—22	10—18	О. Н. Юганова, 1947 (СССР, Крым)
6	25	W. Holz, 1935 (Германия)
24—25	6	G. W. Keitt а. L. K. Jones, 1926 (США)
15—24	9—14	A. Szczygiel, 1962 (Польша)
8	17	
20—25	8—12	
9,8	17	
12,2	15	

появление конидиальной стадии гриба в естественных условиях.

В I декаде мая произошло массовое образование зрелых аскоспор гриба, которые могли вызвать первичную инфекцию яблонь.

Для приготовления инокулюма использовались многочисленные зрелые перитеции с перезимовавших листьев яблони. Суспензия с одинаковой для всех опытов концентрацией — 20 аскоспор в поле зрения микроскопа — наносилась каплями на листья изолированных веток. Ветки до инокуляции и после нее увлажнялись водой из пульверизатора, затем снова изолировались мешочками на 3 дня до первого просмотра изолятов. В дальнейшем просмотры велись ежедневно. Для каждого опыта суспензия готовилась заново с той же концентрацией спор.

Проведенные наблюдения свидетельствуют, что для прохождения инкубационного периода необходима определенная сумма температуро-часов, которая в среднем равна 4023,1 градусо-часа, что соответствует 167,6 градусо-дня.

При повышении температуры воздуха длина инкубационного периода уменьшается, при этом выявляет-

ся закономерность: при температурах, близких к оптимальным, увеличение на 1°C сокращает инкубационный период на один день. Так, при 12°C он равен 14, при 13°C — 13, при 14°C — 12, при 15°C — 11, при 16°C — 10 дням.

Зная количество градусо-дней, необходимое для прохождения инкубационного периода при заражении аскоспорами, можно вычислить длину этого периода в днях при различных среднесуточных температурах и тем самым проверить экспериментально полученные данные (табл. 3). В нашем опыте полученные данные оказались

Таблица 3

Сравнение вычисленных и экспериментально полученных данных инкубационного периода гриба

Вычисленные данные		Экспериментально полученные данные	
Среднесуточная температура, °С	Длина инкубационного периода, дней	Среднесуточная температура, °С	Длина инкубационного периода, дней
8	20,9	—	—
9	18,6	—	—
10	16,7	—	—
11	15,2	—	—
12	13,9	11,6	14
13	12,8	12,5	13
14	11,9	14,0	12
15	11,1	15,2	11
16	10,4	16,2	10
17	9,8	—	—
18	9,3	—	—
19	8,8	—	—
20	8,3	—	—
21	8,0	—	—
22	7,6	—	—
23	7,2	—	—
24	6,9	—	—

сходными с вычисленными, которые показывают, что вероятная длина инкубационного периода колеблется от 6,9 дня при температуре 24°C до 20,9 дня при 8°C.

На основании полученных данных построена инкубационная кривая (Р. Н. Зленко, 1968), которая позволяет

предвидеть срок появления конидиальной стадии гриба после первичного заражения яблонь аскоспорами гриба и сигнализировать защитные опрыскивания.

Таким образом, парша яблони в северо-западной зоне в своем развитии имеет следующие особенности: во-первых, источником первичной инфекции являются аскоспоры гриба, т. е. обязательным условием развития гриба является образование половой сумчатой стадии; во-вторых, сроки рассеивания аскоспор полностью зависят от местных метеоусловий и тесно с ними связаны, что обосновывает необходимость краткосрочных местных прогнозов заражений яблонь; в-третьих — аскоспоры гриба нашей местности имеют свои отличительные границы прорастания и оптимальные условия прорастания.

Особые метеорологические условия Северо-Запада накладывают свой отпечаток и на длительность инкубационного периода возбудителя парши яблони. Вышеприведенные биологические особенности гриба и особенности проявления болезни характерны и для других районов.

Летнее развитие гриба

Летнее развитие гриба сопровождается последовательным формированием у него конидиальной стадии. Способ питания гриба в это время паразитный, осуществляемый осмотическим путем, (Э. Гойман, 1954) в живых тканях растения-хозяина. Продуцируемые в летний период бесполое споры — конидии — образуются в нескольких поколениях. Конидиальная стадия в связи с этим обеспечивает массовое заражение листьев, черешков, плодов, плодоножек, побегов и даже лепестков, на которых возникают округлые или расплывчатые зеленовато-оливковые бархатистые пятна.

Способы распространения конидий. Для целей прогноза и разработки мер борьбы с паразитом важно знать, как, когда и при каких обстоятельствах распространяются конидии гриба — возбудителя парши яблони, переносятся ли конидии с дерева на дерство так же, как аскоспоры с помощью ветра, или распространяются другим путем. Благодаря опытам многих исследователей было установлено, что конидии в отличие от аскоспор

распространяются с помощью капель дождя. Естественно, если во время дождя наблюдается и ветер, то тем самым только усиливается рассеивание конидий и увеличивается расстояние, на которое разносятся конидии в капле дождя, подхваченной ветром.

Так, G. W. Keitt и L. K. Jones (1926) утверждали, что конидии распространяются ветром только во время дождя.

В наших опытах по улавливанию аскоспор из воздуха на чашки Петри обнаруживались осевшие конидии, но они представляли собой лишь случайные единичные экземпляры.

Обстоятельные опыты по изучению распространения конидий гриба поставил R. Wiesmann (1932). Указанный автор с помощью искусственного ветра производил сдувание конидий с яблоневых листьев и плодов. Конидии улавливались затем внутри кроны и на расстоянии от нее на горизонтальные, смазанные вазелином предметные стекла.

В опытах было выяснено, что сильные дожди вызывают более интенсивное рассеивание конидий, чем незначительные дождевые осадки. Роса тоже способствует отрыванию конидий. Наибольшие «уловы» получены при расстоянии 5 м от дерева, когда одновременно с дождем дул сильный ветер. При расстоянии 10 м от дерева «улов» значительно меньше. Однако в кроне дерева спор обнаруживается в десятки раз больше, чем при любом близком от нее расстоянии. Массовый «улов» конидий в его опытах совпал с фенофазой образования новых листьев на побегах продолжения данного года. Соотношения между величиной «улова» спор и соответствующими средними дневными температурами не обнаружилось.

Опыты показали, что конидии с конидиеносцев сдуваются в достойных внимания количествах лишь при скорости ветра 330 — 520 м/с. Но такой ветер в природе не существует, и, значит, конидии в нормальных условиях не могут распространяться ветром в противоположность многим другим грибам.

Проращение конидий в зависимости от температуры. Температурные условия оказывают такое же сильное влияние на динамику проращения конидий, как и на проращение аскоспор. Интересно знать, одинаковы ли

границы прорастания тех и других, а также важно знать оптимальные условия для прорастания конидий.

Опыты по проращиванию конидий гриба, взятых с листьев яблони сорта Пепин-китайка, показали, что оптимальные температуры для прорастания конидий лежат в пределах от 14 до 27°C. Однако наиболее благоприятными следует считать температуры, приближающиеся к 22°C, так как при этом наблюдаются самое большое число проросших конидий и наибольшая длина ростовых трубок. Время, необходимое для прорастания, составляет от 3 до 24 ч. Прорастание ростовых трубок начинается при 8°C, а замедляется, начиная с температуры 32°C.

Сравнивая прорастание конидий и аскоспор, можем заключить, что те и другие споры начинают прорастать уже при 8°C, причем аскоспоры прорастают интенсивнее. Температурный оптимум для тех и других совпадает; 22°C является наилучшей температурой прорастания спор. Начиная с 32°C, степень прорастания спор заметно снижается.

Литературные данные по вопросу об оптимальных температурах и их пределах для прорастания конидий довольно разноречивы.

Это говорит о том, что различные температурные условия, необходимые для прорастания спор гриба, свидетельствуют о качественной разнородности местных географических популяций данного паразита.

Зависимость длины инкубационного периода от температуры. Имеются довольно разноречивые литературные данные по вопросу о влиянии температуры на длительность инкубационного периода парши яблони при заражении конидиями гриба (табл. 4). Поэтому мы поставили себе целью изучить влияние температурного фактора на быстроту прохождения инкубационных периодов парши при заражениях конидиями.

В качестве опытных растений был выбран сорт Пепин-китайка. Заражение проводилось искусственно.

В среднем для прохождения инкубационного периода требуется накопление суммы эффективных температурочасов в количестве 3829,9°C, что соответствует 159,5 градусо-дням. Длина инкубационного периода при заражении конидиальной стадией парши колеблется в зависимости от средних температур от 6,5 дня при 24°C до 26,6 дня при 6°C.

Зависимость продолжительности инкубационного периода парши яблони от температуры при заражении конидиями
(по литературным данным)

Продолжительность инкубационного периода, дней	Среднесуточная температура, °С	А в т о р
10	17—21	Н. А. Наумов, 1936 (северо-западная зона)
24 5—8	6 24—25	О. Н. Юганова, 1947 (Крым)
10	16,2	Я. А. Сенекермян, 1951 (Армения)
10	17	
11	17,9	
14	16,8	
15	14,8	
17	13,2	
18	13	
20—23	10,7	
9—14	16—20	В. Я. Франковский, 1952 (Украина)

На основании полученных данных можно построить инкубационную кривую (Р. Н. Зленко, 1967). Кривая имеет особенность — она представлена левой своей половиной. Благодаря климатическим условиям Северо-Запада, где отсутствуют высокие среднесуточные температуры, тормозящие рост и развитие парши, правая половина кривой, свидетельствующая об удлинении инкубационного периода, в связи с отклонением средних температур от оптимальных представлена быть не может.

Инкубационная кривая позволяет предвидеть сроки отдельных заражений и проявлений болезни. Для этого, установив день заражения (обычно после дождя), за следующие 3—5 дней устанавливают среднюю температуру и затем по кривой определяют вероятную продолжительность инкубационного периода. В конце этого периода обычно и следует проводить защитное опрыскивание.

Количество генераций конидий в течение сезона. Искусственные заражения яблонь конидиями парши прово-

дидлись в течение всего вегетационного периода 1964 г., начиная с 24 июня (после обнаружения конидиальных пятен от первичного аскоспорового заражения) до начала листопада в первых числах октября.

Проведенные эксперименты позволили нам определить количество генераций конидиальной стадии парши яблони в Ленинградской области. На основе экспериментально полученных и вычисленных данных, пользуясь инкубационной кривой, можем составить таблицу предполагаемых количеств генераций конидиальной стадии гриба.

Таблица 5

Количество генераций конидиальной стадии гриба
в Ленинградской области

Первичная и предполагаемые последующие даты заражения	Средняя температура за предполагаемый инкубационный период, °С	Длина инкубационного периода, дней	Предполагаемые даты проявления инфекции
24/VI	16,5	10	4/VII
5—6/VII	16,8	9	14—15/VII
15—16/VII	17,2	9	25—26/VII
26—27/VII	14,3	11	7—8/VIII
8—9/VIII	12,5	13	21—22/VIII
21—22/VIII	13,0	12	2—3/IX
3—4/IX	11,0	15	18—19/IX
19—20/IX	8,3	18	7—8/X

Как видно из табл. 5, за вегетационный период может образоваться 8 — 9 генераций гриба, вызывающего паршу яблони.

Зимовка гриба и образование сумчатой стадии

Образование перитециев. В условиях Северо-Запада, в частности в Ленинградской области, перезимовка гриба осуществляется в виде перитециев, вызревающих на мертвых листьях яблони. Перитеции могут закладываться равномерно на небольшом расстоянии в виде кольца вокруг пятен парши или неравномерно, независимо от расположения конидиальных пятен. Они образуются то рассеянно, то в виде небольших скоплений.

Образование перитециев на мертвых листьях яблони впервые описал Адерхольд (R. Aderhold, 1894). В литературе нет единого мнения по поводу закладки перитециев на той или иной стороне листа. Адерхольд (R. Aderhold, 1896) и Клинтон (G. W. Clinton, 1901) утверждают, что перитеции пробиваются наружу в основном на нижней стороне листа, причем в том случае, если нижняя сторона листа обращена кверху, т. е. гриб в данном случае обладает отрицательным геотропизмом. Гольц (W. Holz, 1937) объясняет такое поведение гриба положительным фототропизмом. Висман (R. Wiesmann, 1930) и Н. А. Наумов (1937) утверждают, что перитеции пробиваются одинаково как на нижней, так и на верхней стороне листа, но устьица перитециев обращены вверх независимо от того, какая сторона листа обращена кверху.

В естественных условиях мы проводили наблюдения за образованием перитециев на опавших листьях яблони. С этой целью листья располагали на земле как нижней, так и верхней стороной листа, а в третьем случае регулярно переворачивали листья.

Перитеции в одинаковом количестве образовывались как на нижней, так и на верхней стороне листа, причем всегда устьищем кверху. Если же, например, закладка перитеция в листе уже произошла, но лист после этого был перевернут, то перитеции все равно образуются с той стороны, где произошла их закладка, несмотря на то, что лист в данном случае был обращен перитециями к земле.

В случае регулярного переворачивания листьев перитеции закладываются как с нижней, так и с верхней стороны, т. е. с обеих сторон одновременно.

Наблюдения за образованием перитециев мы проводили путем анатомических исследований тканей мертвого листа.

Процесс образования перитециев в свое время был описан в работах Киллиана (K. Killian, 1917), Фрея, Кейта (C. N. Frey, G. W. Keitt, 1925) и Висмана (R. Wiesmann, 1930, 1932). Поэтому в наших опытах исследование велось для изучения продолжительности развития этого процесса в определенных условиях нашего климата.

Для исследования процесса закладки перитециев в условиях зимы и сохранения жизнеспособности грибно-

цы в зимующих листьях автором были собраны 1 сентября 1965 г. во время листопада до наступления морозов листья, пораженные паршой (сорт Пепин-китайка). Листья были помещены в проволочные сетки и оставлены для зимовки на земле в естественных условиях.

В течение поздней осени, зимы и ранней весны 1965 — 1966 гг. регулярно брались пробы этих листьев для исследования развития перитещев в природных условиях.

Для микроскопических препаратов изготавливались поперечные срезы в различных местах листа яблони; толщина срезов — в один слой клеток. Затем срезы опускались в молочную кислоту для просветления, прогревались в ней и просматривались под микроскопом.

В сентябре и октябре срезы показали, что в листья проникли отдельные гифы гриба (рис. 4, 1). В конце ноября и начале декабря гифы гриба спирально закручивались, а спирали окружали толстостенные гифы (рис. 4, 2). В декабре изменений не наблюдалось. В конце января 1966 г. стенки оболочки перитещев стали многослойными, темно-зелеными. Размер перитещев 20 — 40 мкм (рис. 4, 3). В середине февраля в перитещев имелось большое количество парафиз, отчего внутреннее содержимое представлялось в виде стекловидной массы, а сами перитещи увеличились в размерах до 80 — 100 мкм и приобрели темно-коричневую окраску (рис. 4, 4).

В начале марта в перитещев имелись незрелые сумки, т. е. без спор, парафиз осталось очень мало. До того шаровидный перитещи приобрел шейную часть. Одновременно у шейки образуются коричневые, непостоянные по количеству и форме щетинки, характерные для перитещев рода *Venturia* (рис. 4, 5).

В середине марта в перитещев имелись незрелые сумки, а также перитещи на более низком уровне развития.

В конце марта в отдельных перитещев в сумках появились бесцветные аскоспоры (рис. 4, 6).

В первых числах апреля количество перитещев с незрелыми аскоспорами значительно увеличилось, и в середине месяца встречались единичные сумки с окрашенными в золотистый цвет аскоспорами (снег в садах в это время местами стаял, и плюсовые дневные температуры ускорили развитие перитещев и образование зрелых аскоспор).

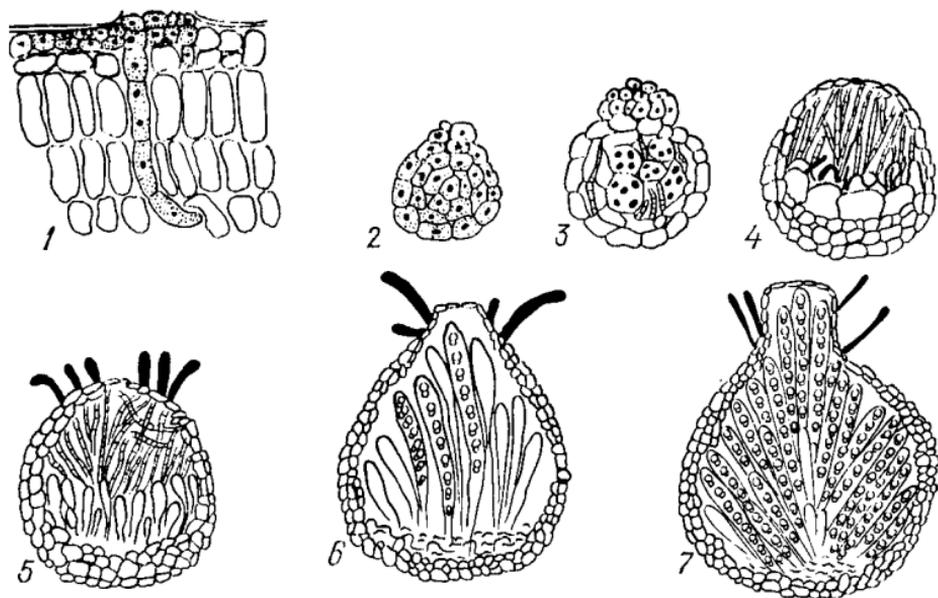


Рис. 4. Образование перитещей гриба в тканях мертвого листа

В последней декаде апреля во многих перитещиях встречались вполне зрелые сумки (рис. 4, 7). В это время в лабораторных условиях зрелые аскоспоры способны были вылетать из плодовых тел. Здесь примечателен тот факт, что листья, взятые на пробу 10 марта и оставленные в лаборатории при комнатной температуре во влажных камерах через 10 дней, образовали зрелые перитещия с аскоспорами, способными вылетать, в то время как в естественных условиях вылет аскоспор произошел в 1966 г. 9 мая, а созревание аскоспор — 20 апреля, т. е. на прохождение этой стадии развития потребовалось больше месяца. Следовательно, условия достаточной влажности и повышенных температур способствуют в оптимально короткие сроки дифференцировать внутреннее развитие аскоспор в перитещиях.

Сохранение жизнеспособности грибницы в различных естественных условиях. В природных условиях перезимовка яблоневых листьев не всегда происходит на земле, где вероятность образования перитещей в зараженных листьях, опавших на землю, всегда велика. Бывают случаи, когда яблонши уходят на зимний покой, не сбросив листья, или листья, опавшие с деревьев и отнесенные ветром, оказываются под навесом или в других ук-

рытиях; в таком случае листья бывают защищены от влияния осадков. Интересно знать, как в таких случаях идет образование перитециев и идет ли оно вообще.

Для ответа на этот вопрос был поставлен ряд опытов по перезимовке листьев в различных условиях.

Зараженные листья сорта Пепин-китайка были собраны после листопада до наступления морозов и в начале октября были выставлены для перезимовки: 1) в проволочных сетках на земле под деревьями; 2) помещены в горшки с землей на глубину 5 — 10 см и выставлены в природные условия; 3) подвешены в пучках на деревьях и не защищены от влияния осадков; 4) подвешены в пучках на деревьях и защищены от влияния осадков.

Через определенные промежутки времени брались пробы листьев и исследовались под микроскопом.

Перитеции в листьях, помещенных на глубину 5 — 10 см, в течение зимы и весны не отставали в своем развитии от перитециев, формирующихся в листьях, находящихся на поверхности почвы. Весной в те же сроки в перитециях образовались аскоспоры. Следовательно, если опавшие зараженные листья осенью не сгребались и были во время пахоты занесены на некоторую глубину в почву, то при весенней обработке почвы, будучи вынесенными на поверхность, они станут источником первичной инфекции.

В листьях, находившихся в подвешенном состоянии и не защищенных от влияния осадков, срезы, сделанные в декабре и январе, показали развитие перитециев (рис. 4, 2) в феврале и марте, у большинства перитециев спиральные образования гиф приняли форму перитеция, и стенки перитеция стали многослойными и темно-зелеными. В конце марта и в начале апреля можно было обнаружить в перитециях образование парафиз, в мае — отдельных незрелых сумок, в июне наблюдалось много перитециев с большим количеством сумок без спор, в июле большинство перитециев имело сумки со зрелыми аскоспорами.

Срезы с листьев, находившихся в подвешенном состоянии, но защищенных от влияния осадков, показали следующую картину. В течение зимы и весны на срезах не было обнаружено образования перитециев, гифы гриба проникли в глубь листьев, но дальнейшего развития не произошло. Тогда в мае листья были выставлены из-

под навеса и переведены в естественные погодные условия, и в середине лета можно было найти на срезах образовавшиеся перитеции.

Таким образом, из проведенных опытов явствует, что для развития перитециев парши яблони необходима влага. Так, в опытах, пока количество влаги было достаточным, перитеции образовывались нормально (опыт 1, 2), при недостатке влаги развитие перитециев задерживалось (опыт 3), а при полном отсутствии ее перитеции не образовывались. Продолжительно воздействующая влага ускоряет процесс развития перитециев. Лежащие на земле листья в результате незначительного испарения воды дольше остаются влажными, чем свободно висящие.

Процесс развития перитециев идет даже при неблагоприятных условиях, а в благоприятных успешно заканчивается. Место перезимовки перитециев сильно влияет на сроки созревания последних.

Сохранение жизнеспособности грибницы в лабораторных условиях. Для проведения опытов по изучению образования перитециев в условиях комнатных температур были также собраны до наступления осенних холодов опавшие зараженные листья яблони и помещены в следующие условия: 1) листья хранились в шкафу в сухом состоянии; 2) листья хранились во влажных камерах; 3) листья периодически смачивались.

В течение всего сезона хранения листьев в сухом состоянии вплоть до весны пятна парши яблони не увеличивались в размерах, а при исследовании срезов под микроскопом гифы гриба в глубь листа не распространялись, поэтому развития перитециев не происходило.

Однако нас интересовало, сохранили ли гифы гриба жизнеспособность, и с этой целью 15 апреля листья были разложены на земле под деревьями. В мае анализ срезов тканей листьев показал, что грибница в листьях жива и гифы проникли в глубь листа, на срезах зафиксировано начало образования зачаточных перитециев. В июне перитеции находились уже в стадии развития сумок, а еще через месяц — созрели.

Таким образом, несмотря на столь длительное сохранение гриба в сухом виде, грибница в пораженных листьях не отмирает, а при благоприятных условиях в сравнительно короткий срок — два месяца — образует перитеции.

С листьев, хранимых во влажных камерах — в тарелках, под стеклянными колпаками и в чашках Петри, через каждые 10 дней производились срезы. В первый месяц хранения гифы гриба очень интенсивно развивались, пронизывая всю толщу листа. Каждый день, чтобы предотвратить размножение бактерий и сапрофитных грибов, листья обмывали. Несмотря на это, через 2 мес они сгнили.

В других влажных камерах листья смачивались периодически. Во избежание размножения бактерий и сапрофитов листья

ежедневно промывались, но после этого в течение 3 дней подсушивались (через каждые 3 дня менялись условия хранения). В этом случае нам удалось проследить за развитием гриба в тканях отмерших листьев вплоть до образования в перитециях стекловидной массы (см. рис. 4, 4). Перитеции имели размеры 100×120 мкм. Оболочка перитециев многоклеточная, черная. Однако дальнейшего развития и дифференциации внутреннего содержимого на сумки и аскоспоры не произошло. Данные этого опыта расходятся с исследованиями Висмана (R. Wiesmann, 1932), в опытах которого зрелые перитеции при комнатной температуре образовались через 90 дней. По-видимому, местный экотип гриба в своем развитии наследует требование к зимним морозам, т. е. низким температурам, как необходимое условие для своего развития.

Благодаря проведенным исследованиям зимующих источников инфекции можем сделать следующее заключение для сходных по климатическим условиям районов северо-западной зоны.

1. В условиях Северо-Запада, в частности в Ленинградской области, перезимовка гриба осуществляется только перитециями, образующимися в опавших, мертвых листьях яблони.

2. Для образования и созревания перитециев необходимыми условиями являются влажность в осенний и весенний периоды, перезимовки и зимние морозы, т. е. воздействие низких температур в течение продолжительного времени.

3. Место перезимовки пораженных паршой яблоневых листьев само по себе не имеет значения для образования и позднейшего созревания перитециев; иными словами, при смене неблагоприятных для образования перитециев условий на благоприятные перитеции образуются в кратчайшие сроки.

Морфология, физиология и генетика паразита и его взаимоотношения с растением-хозяином

Изучение физиологических особенностей паразита и внутривидового морфологического разнообразия даст ключ к правильному его определению, что интересно как для теории, так и для практики.

Морфологическая и физиологическая изменчивость наблюдается как в природе, так и в условиях чистой культуры. Проявляется она чаще и нагляднее всего в

разнообразии размеров и форм спор, но может проявиться и рядом других признаков.

Изучение гриба методом чистых культур. Исследование гриба в условиях чистой культуры приходится проводить для детального изучения какой-либо одной или нескольких особенностей организма, так как в стандартных условиях культивирования любой признак проявляется особенно четко. В естественных условиях из-за различий в условиях произрастания или взаимодействия с другими организмами признаки могут затухиваться.

Чистая культура гриба — возбудителя парши яблони — была впервые получена Адерхольдом (R. Aderhold, 1896) на желатинизированных вытяжках из листьев и побегов яблони, груши, вишни, березы и свежих тыквенных растений.

Культуральные особенности гриба, выращенного из конидий или из сумкоспор, как указывает ряд авторов, бывают обычно почти одинаковыми.

Автором изучалось поведение штаммов гриба различного географического происхождения: северо-западный штамм-популяция (Ленинград), волжский (Саратов), украинский (Полтава), азербайджанский (Баку), московский (Москва), дальневосточный штамм-популяция (Хабаровск) и его моноспоровые изоляты, сахалинский штамм-популяция (о. Сахалин) и его моноспоровые изоляты.

На основании наблюдений за развитием гриба перечисленных штаммов на различных питательных средах (естественные: кусочки моркови и яблок в стерилизованном виде; искусственные: чистый агар, картофельный агар, картофельно-глюкозный агар, овсяный агар, яблочный агар, среда Чапека + агар, среда Чапека + агар с добавлением дрожжевого автолизата) мы пришли к заключению, что в качестве стандартной среды, дающей возможность подметить особенности развития гриба в чистой культуре, должна быть принята среда Чапека + агар, так как гриб на этой среде растет хорошо, но в то же время не настолько быстро, чтобы его особенности ускользали от внимания.

При изучении культуральных свойств вышеуказанных штаммов на среде Чапека выявлено 4 основных типа мицелия:

1-й тип — «мышь» — мицелий гриба тонкий, плотный, серый, вид колонии ровный, пушистый, напоминающий мех мыши

- 2-й тип — мицелий гриба, его гифы более толстые, жесткие, игло-видные, светло-серые
- 3-й тип — колонии гриба пористые, ноздреватые, светло-серого цвета
- 4-й тип — колонии не плотные и не ровные, не пушистые, а как бы лизирующие, светлые

Наличие столь различных внешних признаков культуры гриба на единой среде говорит о большой неоднородности каждой популяции.

С целью выявления и сохранения однородных морфологических признаков гриба из одного типа мицелия каждой популяции были сделаны моноспоровые выделения штаммов. Таким образом выщеплялся клон из популяции, внешние культуральные признаки которого закреплялись путем отбора. При посеве таких, уже сравнимых между собой моноспоровых клонов на различные питательные среды снова проявлялась их внутренняя дифференциация, которая выражалась в изменении цвета колоний, пигментации субстрата и скорости роста мицелия.

Влияние температуры на развитие гриба. Для установления оптимальных условий развития гриба изучалось влияние различных температур на рост мицелия, пигментацию и образование конидий.

Все штаммы лучше росли при температуре 22°C. Однако здесь наблюдаются различные скорости роста мицелия и в образовании конидий. Штаммы волжский, украинский, дальневосточный и сахалинский намного опережают в росте другие. Особенно отчетливо различия штаммов выявились при анализе развития их в условиях крайних температур (12 и 32°C).

При 32°C штаммы из азиатской части СССР (дальневосточный и сахалинский) не растут, а штаммы из европейской части СССР обнаруживают слабый рост. Наоборот, при 12°C дальневосточный и сахалинский штаммы хорошо развиваются, намного опережая в росте европейские штаммы.

При наиболее благоприятной температуре (22°C) визуально заметный вегетативный рост начинается на третий день, а спороношение — на пятый. При температурах 12 и 32°C наблюдается заметное ограничение роста и спороношения гриба.

То обстоятельство, что все штаммы отличаются между собой по отношению к температуре, скорости роста

и образованию спор, позволяет установить явление физиологической дифференциации вида на систему экологических или географических рас.

Изучая моноспоровые штаммы наших популяций, мы также пришли к выводу об их неоднородности. Здесь мы также сталкиваемся с разнообразием в потомстве одной клетки.

При высевах на полные и минимальные среды выявлена значительная внутривидовая и внутрипопуляционная изменчивость *V. inaequalis* по скорости роста. Это указывало на существование у данного гриба в природных условиях частичных биохимических (ауксотрофных) мутантов, так как обычно ауксотрофные мутанты получают индуцированным путем. На первом этапе были выделены ауксотрофные штаммы, рост которых можно ускорить добавлением дрожжевого автолизата. Далее потребность штамма в определенных питательных веществах уточняли ауксонографическим методом Бейринка в модификации Понтекорво (1949). Дальневосточный штамм МКДВ-50 реагировал на внесение смеси аминокислот «Б», МКДВ-10 — на аминокислоты группы «А», МКДВ-44 реагировал на смесь витаминов. Затем описанным методом моноспоровый штамм МКДВ-44 был идентифицирован как нуждающийся в витамине В₁ (тиамине). Многократные пересевы подтвердили наследственный характер признака тиаминнедостаточности штамма МКДВ-44.

Полученные результаты подтверждают наличие внутривидовой изменчивости у гриба *V. inaequalis* и указывают на существование ауксотрофных мутантов в природе.

На основании экспериментальных данных Клейном (D. M. Kline и др., 1964) был сделан вывод о существовании корреляции между ауксотрофностью и потерей патогенности.

Размер спор у различных географических образцов. Изучение изменчивости можно продолжить и путем изучения наиболее просто учитываемого признака — размера спор.

Этот признак можно рассматривать как один из критериев вида или внутривидовых популяций.

Поскольку размер клетки — возрастной признак, к тому же варьирующий в зависимости от условий развития, то его нельзя выразить одним числом. Обычно ука-

зываются крайние из встреченных значений — пределы варьирования. Из статистики следует, что пределы являются непостоянным показателем, ибо крайние значения признака реже встречаются, больше шансов их пропустить и не зафиксировать.

Варьирование количественного признака — это отражение нормы реакции данного организма на условия среды. Количественно норма реакции может быть выражена в первом приближении пределами варьирования, а более точно — наиболее часто встречающейся величиной — модой и сигмой как мерой изменчивости. При обычном характере варьирования мода совпадает со средней арифметической из большого числа наблюдений.

Для характеристики размеров спор были произведены промеры длины и ширины аскоспор волжской, азербайджанской, северо-западной и сахалинской популяций, собранных весной 1965 г. и присланных нам соответствующими организациями, произведено измерение высоты и ширины перитециев из этих же географических мест. Измерены по длине и ширине конидии с листьев и конидии географических популяций, выращенных в чистой культуре на среде Чапека. Штаммы в момент измерений имели одинаковый возраст, поэтому они могли быть сравнимы между собой.

Изучая размеры аскоспор различных географических популяций, интересно отметить, что нижние крайние значения длины и ширины у всех популяций одинаковы, а именно, соответственно равны 12 и 6 мкм, причем крайние величины ширины аскоспор у трех популяций находятся в пределах 6—7,5 мкм и лишь у одной немного выходят за эти рамки (Волжская — 6—9 мкм).

Наблюдая размеры аскоспор каждой популяции и размеры конидий с листьев и из чистой культуры, убеждаемся, что вариационная изменчивость ряда (σ) у аскоспор очень невелика. Это и понятно, так как аскоспоры образуются путем редукционного деления и каждая клетка получает одинаковый гаплоидный набор хромосом.

При сравнительной оценке размеров аскоспоры — органа, наименее вариабельного, четырех географических популяций (северо-западной, волжской, азербайджанской и сахалинской) обнаружены достоверные различия в длине аскоспор этих популяций. При этом длина ас-

коспор у северо-западной, волжской и азербайджанской популяций сходна, но резко отличается от длины аскоспор сахалинской популяции (достоверность разности в среднем составляет 4,9, в то время как для первой степени вероятности безошибочного суждения для таких наук, как биология, медицина и т. п., достаточно значение $t_d \geq 1,96$), т. е. европейские популяции достоверно отличаются от сахалинской (азиатской). В свою очередь европейские популяции также представляют собой не однородное целое, а состоят из множества форм, имеющих различные морфологические и физиологические особенности.

Этот факт хорошо иллюстрируется на примере измерений конидий в чистой культуре (табл. 6). Все популяции достоверно различаются или по обоим признакам — длине и ширине, или по какому-либо одному из признаков, за исключением дальневосточной популяции, у которой размеры конидий одинаковы с северо-западной.

Этот случай лишней раз доказывает, что при изучении внутривидовой или межвидовой изменчивости недостаточно опираться лишь на различия в величине спор изучаемых объектов.

Далее нам интересно было проследить за изменчивостью организма внутри популяции. С этой целью выделенные моноспоровые изоляты также подвергались статистическому анализу. Были взяты биохимические штаммы МКВ-50 (азербайджанский), МКДВ-10 и МКДВ-44 (дальневосточные), которые достоверно отличаются по какому-либо признаку от своих популяций. Здесь также была замечена закономерность: чем более однороден изучаемый штамм, тем меньше значение сигмы (σ), т. е. сигма является достоверным показателем изменчивости ряда. Так, если у азербайджанской популяции σ равна 7,8, то у МКВ-50 — 1,3; у дальневосточной популяции — 2,6, у МКДВ-44 — 1,1.

Таким образом, вид *V. inaequalis* (Ске) Wint. имеет внутреннюю дифференциацию, что показывает тенденцию вида к дальнейшему развитию и говорит о его жизнеспособности.

Физиологическая специализация гриба. У возбудителя парши яблони имеется ряд физиологических рас, и отдельные сорта яблонь сильно отличаются по своей восприимчивости к различным расам. Развитие эпифито-

Размеры конидий из чистой культуры различных географических популяций
и моноспорных штаммов

Популяция и моноспорный штамм	Длина			Ширина		
	средняя ($M \pm m$)	крайние величины	σ	средняя ($M \pm m$)	крайние величины	σ
Северо-западная	20,2 ± 0,8	12,0—30,0	3,60	7,7 ± 0,3	6,0—9,0	0,31
Украинская	29,1 ± 0,2	15,0—42,0	0,90	8,5 ± 0,1	6,0—14,0	0,48
Азербайджанская	28,3 ± 1,7	18,0—48,0	7,80	9,4 ± 0,3	7,5—12,0	1,30
Дальневосточная	21,2 ± 0,6	18,0—30,0	2,60	7,4 ± 0,3	6,0—9,0	1,38
Сахалинская	28,9 ± 1,1	21,0—42,0	5,30	7,3 ± 0,2	6,0—12,0	1,16
МКБ-50	19,5 ± 0,3	15,0—21,0	1,30	6,9 ± 0,1	6,0—7,5	0,60
МКДВ-44	24,9 ± 0,3	21,0—24,0	1,10	7,5 ± 0,19	6,0—9,0	0,88
МКДВ-10	21,7 ± 0,4	18,0—27,0	1,98	7,7 ± 0,18	6,0—9,0	0,85

тий зависит от наличия рас, к которым основные сорта яблонь проявляют восприимчивость.

Большой шаг к выяснению взаимодействий хозяина и паразита был сделан генетикой. Ускорилась селекция сортов сельскохозяйственных культур на устойчивость к болезням, и во многих случаях была выявлена генетическая основа устойчивости. Экспериментально было доказано, что виды растений-хозяев обычно содержат огромное количество биотипов и фенотипов и развитие отдельной особи происходит в результате взаимодействий наследственности и условий окружающей среды. Было установлено, что изменения, ранее относимые к влиянию условий окружающей среды, являются генетически контролируемыми.

Кейт, Бун и Шей (1962) в своих исследованиях роли генетических

факторов и питания в регулировании взаимодействий хозяина и паразита при парше яблони показали, что парша яблони является удобным объектом для параллельных генетических и биохимических исследований взаимодействия хозяина и паразита. При болезнях, подобных парше яблони, как хозяин, так и паразит могут размножаться половым или бесполом путем, а взаимодействия хозяина и паразита могут изучаться под точным генетическим контролем условий окружающей среды. У возбудителя парши яблони имеется много гено типов с различными уровнями патогенности для разных видов и сортов хозяина. Его можно культивировать на всем протяжении его жизненного цикла и скрещивать *in vitro*. Изоляты можно размножать бесполом путем с достаточной стабильностью изучаемых признаков, включая патогенность, в течение многих лет. На всем протяжении паразитической фазы и вегетативной стадии *in vitro* возбудитель находится в гаплоидном состоянии, поэтому можно исследовать эффекты одного набора хромосом.

Сумка содержит все потомство, происходящее от единственного мейоза, с выживанием всех ядер, расположенных в определенном порядке, что позволяет проследить родословную ядерных поколений. Вегетативные клетки одноядерны и могут изучаться независимо от важных проблем гетерокариоза.

Гриб хорошо реагирует на мутагенные воздействия. Кейтом и Буном были получены мутации формы, окраски и биохимического состава. Среди большого количества биохимических мутантов *V. inaequalis* каждый из 54 изученных признаков наследовался так, как если бы они контролировались одним геном, и почти все случаи дефектов синтеза были полными. Генетическим анализом установлены группы сцепления для шести хромосом. Было найдено, что гаплоидное число хромосом у гриба равно семи.

Кейт и Палмитер (G. W. Keitt, O. H. Palmiter, 1938) изучали гетероталлизм и изменчивость у *V. inaequalis*. Полученные восемь моноспоровых штаммов из одной сумки культивировались на листьях яблони. Исследования показали, что не каждые два из этих восьми штаммов могут скрещиваться и давать плодовые тела. Эти восемь штаммов по своим половым особенностям делятся на две группы, и только при скрещивании двух

соответствующих штаммов из разных групп можно получить перитеции. Штаммы характеризуются также патогенными особенностями.

По-видимому, устойчивость хозяина зависит от целого ряда генных фондов. На основании реакции специализированных рас гриба (J. R. Shay, E. B. Williams, 1956) хозяев можно разделить на четыре основные группы.

1. Промышленные сорта яблонь, которые полностью восприимчивы в полевых условиях к некоторым линиям патогенных микроорганизмов.

2. Канадский сорт Женева неизвестного происхождения и русские сорта видов *Malus baccata* и *Malus pumila*, которые обычно иммунны в полевых условиях, но восприимчивы к определенным расам патогенных организмов.

3. Виды *Malus*, в основном происходящие из Азии, которые иммунны в полевых условиях и устойчивы ко всем линиям патогенных организмов, насколько это исследовано.

4. Русские и европейские сорта, такие, как Антоновка, которые обладают высокой устойчивостью ко всем исследованным линиям патогенных организмов.

В настоящее время изучается биохимическое регулирование нормальных реакций между линиями дикого типа *V. inaequalis* и четырьмя группами хозяев.

Кейт, Бун и Шей (1962) изучали наследование патогенности моноспоровых линий дикого типа *V. inaequalis* на сортах-хозяевах с фондом генов обычной яблонь (*Malus sylvestris* Mill.).

Опыты показали только два основных типа реакции хозяина к проникновению паразита — «поражение» и «пятно». Реакция «поражение» (восприимчивость хозяина) дает обычные в естественных условиях симптомы, характеризующиеся обильным спорообразованием гриба; реакция «пятно» (устойчивость хозяина) дает хлоротические или некротические пятна с незначительным спорообразованием или без него.

Кейт и Бун (1951, 1957) показали, что патогенность контролируют семь пар локусов. Каждый локус представлен двумя аллелями, одна из которых обуславливает на определенных сортах реакцию типа «поражение», а другая — «пятно».

Приведенные данные свидетельствуют о том, что многообразие и динамичность состава биотипов гриба

оказывают глубокое влияние на изменение поражаемости различных сортов, а также и одного сорта в различные годы и в различных эколого-географических условиях.

М. А. Чумаевская (1960) изучала некоторые географические популяции парши яблони и пришла к выводу, подтвердившему высказывания других исследователей, что в условиях Сибири и Алтая имеется особая форма гриба. Сибирские и алтайские популяции гриба способны поражать местные, полукультурные мелкоплодные сорта яблонь — ранетки. Крупноплодные сорта в Сибири парша не поражает или поражает очень слабо.

В Южном Казахстане также имеются, по данным Л. П. Сахаровой (1968, 1971), две резко обособленные расы возбудителя парши, специализированные в отношении дикой и культурной форм яблони. Причем появление парши на культурных сортах яблони отмечается впервые с 1960 г., и связано это явление с интродукцией яблони.

Физиологическая специализация гриба в отношении питающего растения в условиях Ленинградской области изучалась в течение 1946 — 1948 гг. В. И. Шалышкиной. Исследования показали, что северо-западная популяция гриба широко дифференцирована на многочисленные группы, отличающиеся между собой по морфологическим и культуральным признакам (размерам и обилию конидий, окраске, форме и структуре колоний на искусственных питательных средах).

Физиологическая специализация проявилась в том, что были обнаружены штаммы гриба, изменяющие свои признаки агрессивности в зависимости от сорта.

В отношении штаммов гриба испытывавшиеся сорта разделились на сорта-аккумуляторы и сорта-депрессаторы инфекции. Для первых характерно сильное поражение почти всеми штаммами, для других — слабое поражение. Имеются также сорта пластичные, способные поражаться одними штаммами и не поражаться другими.

Приведенные материалы свидетельствуют о резко выраженной изменчивости гриба *V. inaequalis*. Эти особенности показывают также, что формообразовательные процессы у возбудителя парши яблони еще более усиливаются в результате сумчатого спороношения и происходящих при этом процессов расщепления признаков и

образования новых биотипов в потомстве. Все эти процессы определяют многообразие и динамичность состава биотипов *V. inaequalis*.

В заключение приводим описание внутривидовых подразделений *Venturia inaequalis* в пределах СССР.

I группа форм (европейские формы). Размеры аскоспор 14 — 14,3×6,7—7 мкм. Штаммы, относящиеся к этой группе, характеризуются сходными требованиями к температурным условиям. В условиях крайних температур (12 и 32°C) обнаруживают слабый рост мицелия. Оптимальной является температура 22°C.

Северо-западная форма. Отмечена в Ленинградской области. Перитеции имеют средние размеры 234,3×258,4 мкм, аскоспоры — 14,1×6,9 мкм. Размеры конидий с листьев 19,6×6,9 мкм. Конидии из чистой культуры имеют средние размеры 20,2×7,7 мкм. Рост мицелия при температуре 12°C очень слабый, при 32°C почти отсутствует. На добавление к питательной среде дрожжевого автолизата реагирует средне. В культуре гриба преобладает 2-й тип мицелия. На питательных средах спороношение среднее.

Волжская форма. Отмечена в Саратовской области. Размеры перитециев 160,6×160,5 мкм, аскоспор — 14,3×7 мкм, конидий с листа — 19,2×7,4 мкм. Размеры конидий из чистой культуры не представлены, так как штамм очень слабо спороносит на питательных средах. Рост мицелия при температуре 12°C слабый, при температуре 32°C очень слабый. На добавление к питательной среде дрожжевого автолизата реагирует в большой степени. В культуре гриба преобладает 1-й тип мицелия.

Украинская форма. Отмечена в Полтавской области. Размеры конидий с листьев 18,6×8,6 мкм, из чистой культуры — 29,1×8,5 мкм. Рост мицелия при температуре 12°C слабый, при температуре 32°C сильнее, чем у Волжской формы. На добавление к питательной среде автолизата реагирует слабо. В культуре гриба преобладают 1-й и 2-й типы мицелия. Спороношение обильное.

Азербайджанская форма. Отмечена в Баку. Размеры перитециев 214,1×207,4 мкм, аскоспор — 14×6,7 мкм, конидий из чистой культуры — 28,3×9,4 мкм. Отмечен хороший рост мицелия при крайних температурах 12 и 32°C. На добавление к питательной среде дрожжевого автолизата реагирует сильно.

Выявлены ауксотрофные штаммы (МКБ-50) с потребностью в аминокислотах группы «Б». В культуре гриба преобладает 3-й тип мицелия. Спороношение среднее.

II группа форм (азиатские формы). Размеры аскоспор 15 × 6,7 мкм. Штаммы, относящиеся к этой группе, характеризуются близкими температурными кривыми. В условиях крайних температур (12 и 32°C), в частности при 12°C, обнаруживают сильный рост мицелия, но при 32°C рост мицелия отсутствует. Оптимальной является температура 22°C.

Дальневосточная форма. Отмечена в Хабаровском крае. Размеры конидий из чистой культуры 21,2×7,4 мкм. В культуре гриба преобладает 1-й тип мицелия. Спороношение слабое. На добавление к питательной среде дрожжевого автолизата реагирует в большой степени. Выявлены ауксотрофные штаммы МКДВ-10 с потребностью в аминокислотах группы «А» и МКДВ-44 с потребностью в витаминах, в частности в тиамине.

Сахалинская форма. Отмечена на о. Сахалине. Размеры перитециев $162,6 \times 182,8$ мкм, аскоспор — $15 \times 6,7$ мкм, конидий из чистой культуры — $28,9 \times 7,3$ мкм. В культуре гриба преобладают 1-й и 4-й типы мицелия. Спороношение слабое. На добавление к питательной среде дрожжевого автолизата реагирует в средней степени.

Таким образом, в результате проведенных исследований можно сделать следующие выводы.

1. На основании сравнительного изучения штаммов *V. inaequalis* (Ske) Wint., полученных из различных географических районов Советского Союза, установлено, что в пределах нашей страны этот гриб является неоднородным как в отношении морфологии, так и в отношении биологических особенностей.

2. На территории Советского Союза нами выявлены две группы штаммов гриба, которые названы европейской группой и азиатской группой, и шесть форм гриба, являющихся, вероятно, местными географическими расами. Каждой из них дана характеристика.

3. Установленные морфологические и биологические особенности рас являются последственно постоянными.

Распространение парши и устойчивость яблони к ней

Устойчивость сортов яблони к парше. Устойчивость или восприимчивость разных сортов яблони к парше являются очень важными факторами. Очень восприимчивые сорта должны быть защищены от поражения паршой в первую очередь.

Установить сортовую устойчивость к парше трудно, потому что один и тот же сорт яблони может поражаться разными расами гриба. Поэтому сорта могут быть устойчивыми в одной местности и восприимчивыми к болезни в другой.

На устойчивость к парше оказывают влияние также возрастные различия между односортными деревьями (молодые поражаются слабее), почвенные различия, расположенные зачастую неподалеку одна от другой, режим минерального питания и ряд других факторов, изменяющих динамику сезонных онтогенетических процессов потенциально уязвимых органов и тканей растения. Однако следует пояснить, что значит устойчивость и восприимчивость растений.

В основе устойчивости растений к болезням лежат сложные взаимоотношения между растением-хозяином и паразитом — грибом.

Термины «болезнеустойчивость» и «иммунитет» можно применять для обозначения различных степеней одного и того же состояния (С. Уингард, 1956). Возможны

различные степени устойчивости растений к болезни. Иммуитет означает полную устойчивость к болезни, иммунные растения — это растения, не восприимчивые к патогенным организмам или вирусам. Восприимчивый организм поражается или может поражаться возбудителем данной болезни.

Устойчивость — способность растения противостоять нападению патогенного организма, бороться с ним, уменьшать его вредоносность или побеждать его. Восприимчивость — неспособность растения защищаться против нападения или преодолеть влияние нападения патогена.

Способность избегать заболевания следует отличать от устойчивости. Она возникает в силу того, что растение обладает некоторыми свойствами (например, скороспелостью), предупреждающими возможность успешного заражения. Выносливость — это способность растения переносить внедрение патогенного организма без сильного вреда для себя.

Растения, обладающие устойчивостью в результате особенностей строения, выносливости и способности «уходить» от заболевания, с точки зрения селекционера имеют меньшее значение. Факты свидетельствуют о том, что настоящая устойчивость обуславливается специфической защитной реакцией клетки растения-хозяина против паразита. Механический иммунитет в известных случаях может иметь некоторое значение, но его нельзя считать общим явлением. Естественный иммунитет зависит не от анатомического строения растений, а от особенностей цитоплазмы их клеток и от активного сопротивления клеток растения-хозяина, сопровождающегося обычно сложными физиологическими реакциями, возникающими в ответ на проникновение в них паразита.

Так, например, некоторые специалисты считают, что волоски защищают нижнюю поверхность листьев яблони от заражения грибом *V. inaequalis*, тогда как *V. rugina* часто поражает гладкую нижнюю поверхность листьев груши. Однако, согласно другим наблюдениям над паршой яблони, нередко большая часть, если не вся первичная инфекция парши, сосредоточивается именно на нижней поверхности листьев. Сторонником механического иммунитета яблонь к парше среди наших исследователей являлся И. И. Ванин (1959, 1967). Он утверж-

дал, что одной из причин иммунитета сортов яблони к парше являются опушенность листьев и восковой налет на листьях и плодах.

Другие авторы (И. И. Белоус, 1964; А. А. Бондаренко, 1964; В. Н. Богданова, 1959 и др.) придерживаются теории фитонцидных свойств листьев яблони по отношению к возбудителю парши.

Однако связи между наличием летучих антимикробных выделений листьев яблони и ее устойчивостью к парше не обнаружено (Л. А. Ищенко, 1961, 1965, 1967, 1969). Установлено, что молодые листья устойчивого сорта отличаются более высоким содержанием свободных аминокислот, а также тем, что существует некоторая корреляция между количеством окислительных ферментов (полифенолоксидаза и пероксидаза) и устойчивостью сорта. Л. А. Ищенко (1970) отмечает, что сдвиги физиолого-биохимических процессов у растения-хозяина могут привести к ослаблению его защитной реакции и заражению сортов, ранее выделявшихся своей устойчивостью.

Ряд исследований, направленных на повышение устойчивости яблони к парше, велся по пути изменения условий питания яблонь в сторону, неблагоприятную для развития парши (Г. В. Литвинов, 1963; И. И. Белоус, 1959). Г. В. Литвинов в своих опытах применял внекорневую подкормку микроэлементами — цинком, бором, медью, марганцем, а И. И. Белоус изучал влияние калийных и фосфорно-калийных удобрений на повышение устойчивости к болезни.

Селекцию на иммунитет к парше в СССР начал Г. А. Рубцов, и после 1941 г. продолжила В. М. Драгожинская, правда, по иммунитету груши к парше (1962, 1964). Устойчивые к парше сорта яблони получены селекционерами Центральной генетической лаборатории им. И. В. Мичурина в результате межсортовой гибридизации географически отдаленных форм и направленного воспитания. Большая роль отводится в этом подбору устойчивых родительских растений и особенно материнскому растению. Отдельные иммунные гибридные сеянцы получают и при использовании в гибридизации восприимчивых растений, видимо, вследствие гетерозиса (А. М. Соколов, 1963).

Знание генетической основы устойчивости хозяина необходимо для того, чтобы понять, каким образом про-

является вирулентность патогена, а также для того, чтобы суметь соединить в одном растении гены устойчивости от разных родителей.

Из заграничного опыта можем привести список видов и сортов яблони, (Ф. Стивенсон, Г. Джонс, 1976), у которых обнаружена устойчивость к парше и указывается характер наследования этого признака. Исходный источник устойчивости: *Malus atrosanguinea* (801), *M. floribunda* (821), *M. micromalus* (245-38), *M. prunifolia* (19651), *M. pumila* (R № 12740-7A), *M. zumi calocarpa*, антоновка и др. Современный источник устойчивости: Кэтей, Элк Ривер, Кола, Ред Тип, Джонсиб, Типи, Запата и вновь выпущенные промышленные сорта. Характер наследования: *M. floribunda* (821) — моногенный доминант; *M. micromalus*, 245-38) — 2 доминантных гена; *M. atrosanguinea* (804), *M. prunifolia* (19651) и *M. zumi calocarpa* — вероятно, по одному основному доминирующему гену. У антоновки характер наследования полигенный. Все перечисленные клоны гетерозиготны в отношении указанных выше генов.

В университете штата Иллинойс (США) ведутся работы по аллелизму генов яблони к резистентности *V. inaequalis* (Williams, Shay, 1964). У яблонь, которые были бы резистентны к парше, установлена идентичность, или связь генных пар, которые обуславливают устойчивость у 14 резистентных линий яблони. Тестом на аллелизм является производимое скрещивание между отобранными линиями, которые, как оказалось по данным скрещивания, содержат одну генную пару резистентности.

Возвращаясь к работам наших исследователей над устойчивостью сортов яблони к парше, приведем данные исследований С. П. Потапова (1963, 1965), проведенных в Московской области и В. И. Карамышевой (1965) в Ленинградской области. На основании данных наблюдений над 86 сортами и дикими видами яблони была установлена зависимость между устойчивостью, сроком заболевания, развитием болезни на пораженных растениях и происхождением сортов. Данные наблюдений подтверждают некоторую зависимость между устойчивостью сортов и их происхождением. Сорта европейского сорто-типа обладают наибольшей устойчивостью по сравнению с восточно-азиатскими видами и происходящими от них сортами.

На устойчивость гибридов влияют исходные родительские формы, но различные сочетания в комбинациях скрещивания могут давать потомство с отклонением в ту или иную сторону (степень устойчивости). В семьях со слабой устойчивостью родительских форм выявлены отдельные гибриды, практически устойчивые к парше: Осеннее полосатое × Боровинка (сильно поражаемый сорт), Осеннее полосатое × Бельфлер-китайка (сильно поражаемый сорт). Следовательно, отбор на устойчивость к парше нужно проводить индивидуально в каждой гибридной семье (И. И. Ванин, 1972).

Для гибридизации с целью практической селекции на иммунитет к парше большую ценность представляют иммунные гибриды F_1 от скрещивания лучших сортов с *Malus floribunda* как носителем доминирующего иммунитета (А. М. Грюнер, С. С. Медвежова, 1973; Л. А. Ищенко, И. Г. Тихонова, 1974). Выявлена устойчивость яблони-грушевых гибридов к парше (Л. И. Горшкова, И. И. Ванин, 1972).

На степень устойчивости яблони к парше влияют способ формирования и густота кроны, ярусность кроны (в нижнем ярусе поражаемость больше, нежели в верхнем), качество подвоя — на карликовых подвоях поражение сильнее, чем у того же сорта на сильнорослом подвое. И. И. Ванин и Г. М. Третьякова (1958) отмечают определенную взаимосвязь между агротехническими приемами и степенью поражения яблони паршой.

Как указывает А. Д. Гусейнов (1949), на поражаемость сортов в Азербайджане влияет местонахождение садов: чем выше над уровнем моря, тем поражаемость паршой больше.

Поражаемость листьев паршой при паровой системе содержания почвы в саду оказалась наименьшей (2,2 балла), в то время как при пропашной и дерново-перегнойной — 2,6 — 2,7 балла, дерновой — 3,4 балла. Такая же закономерность наблюдается и по количеству пораженных плодов (наименьшее — при паровой и самое высокое — при дерновой системе). Различные сорта яблони поражаются паршой в разной степени.

В условиях средней полосы РСФСР устойчивы к парше следующие сорта: Пепин шафранный, Бессемянка Мичурина, Славянка, Пепин Черненко; среднеустойчивые — Антоновка обыкновенная, Папировка, Апорт;

слабоустойчивые — Бельфлер-китайка, Боровинка, Грушовка московская, Мельба.

В условиях Предкавказья устойчивы к парше сорта: Леди Седли, Утренняя заря, Вагнера призовое, Арабка осетинская, Джонатап, Джоноред, Стейман Блек, Ренет кабардинский и др.; восприимчивы — Папировка, Ренет ландсбергский, Пепин лондонский, Ренет Симиренко.

В условиях Северо-Запада наиболее устойчивы к парше сорта: Дружба, Победа, Пепин шафранный, Суворовец, Трудовое; слабо поражаются — Бессмянка мичуринская, Апрельское, Борсдорфское луковичное, Балтика, Душистое, Лавриково, Ленинградское, Оранжевое, Осеннее полосатое, Ижора, Уэлси; среднеустойчивы — Антоновка обыкновенная, Анис полосатый, Весеннее десертное, Коричное полосатое, Нева, Папировка, Сянец Требо, Скрыжапель новый, Суислеспское, Титовка; слабоустойчивы — Бабушкино, Бельфлер-китайка, Боровинка, Грушовка московская, Июльское Черненко, Мельба (Л. А. Жмурко, 1968).

Одним словом, для каждой климатической зоны имеются свои районированные сорта, однако они в различных районах СССР поражаются паршой не в одинаковой степени. Мало того, одни и те же сорта яблони в различных районах могут поражаться тоже в разной степени. Например, в Таджикистане, по данным Г. Злотной (1965), такие поражаемые сорта средней полосы, как Боровинка, Белый налив, Ренет шампанский, не поражаются паршой. Или еще пример: Ренет Семиренко в наблюдениях Т. М. Фоменко (1966) вошел в группу слабо поражаемых, а И. И. Ванин (1964) в южных районах относит его к сильно поражаемому. Я. А. Синекеримян (1952) в одних районах Армении сорт Антоновку обыкновенную считает сильно поражаемым, в других — средне поражаемым. И. И. Ванин (1958) пишет, что в областях центрально-черноземной полосы, в том числе и в Воронежской области, Антоновка обыкновенная сильно поражается, а по нашим наблюдениям, она устойчива к парше в Ленинградской области. Китт (1956) объясняет это тем, что разные биологические расы гриба обладают неодинаковой способностью заражать сорта яблонь.

Неодинаковая поражаемость в разных районах СССР одного и того же сорта зависит еще и от того, что оценка поражаемости сорта производится при разнооб-

разных метеорологических условиях, в которых развивается заболванение; кроме того, существуют различия в методиках определения степени поражения разными исследователями. Одни исследователи глазомерно (визуально) оценивают поражение всего дерева, другие учитывают степень поражения каждого плода в пробе, отобранной при съеме урожая, а листьев — глазомерно. Одни при этом используют 5-, другие — 6-балльную систему (от 0 до 4 и 5 баллов).

В объединении сортов в группы также нет единства; например, к слабо поражаемым одни относят сорта со степенью поражения от 0 до 1 балла, а другие — от 0 до 1,5 балла. К тому же насаждения в хозяйствах обрабатываются фунгицидами не в равной мере и количество проводимых опрыскиваний, т. е. учитываемый и сравниваемый фон, явно всегда неодинаково. Необходимо создать общую единую методику оценки устойчивости сортов яблони к парше.

Учет распространения и степени заражения насаждений яблони. Парша яблонь встречается почти повсюду, где растут яблони. Она отсутствует или не имеет никакого значения только в жарких или очень сухих районах. В районах с холодной и влажной весной она приобретает большое значение, и борьба с ней требует много внимания и большой затраты сил и средств.

Влияние погодных условий на развитие болезней растений складывается из действия этих погодных условий на растение, восприимчивое к болезни, на патогенный организм, вызывающий болезнь, и на взаимоотношения между растением-хозяином и паразитом.

Развитие эпифитотии парши определяют условия погоды: сочетание температуры и влажности. Наиболее благоприятными условиями являются затяжная весна с обилием осадков и дождливое лето. Согласно исследованиям А. А. Шумаковой (1963), по частоте эпифитотий парши и степени ее вредоносности можно выделить несколько зон.

Наиболее часто, почти ежегодно, развитие парши наблюдается в районах интенсивного плодоводства на Северном Кавказе (в Краснодарском и Ставропольском краях, Кабардино-Балкарской АССР, Чечено-Ингушской АССР, Северо-Осетинской АССР), в наиболее влажных районах Закавказья, в Закарпатской области, в Полесье

Украины, а также в Молдавии и Белоруссии, республиках Прибалтики и северо-западных областях РСФСР.

К зоне умеренно среднего развития болезни относятся центральные районы европейской части РСФСР, лесостепь Украины, Азербайджанская ССР, Грузинская ССР, отдельные районы Киргизской ССР, Армянской ССР и Крымской области, район Поволжья, Алтайский край.

В слабой степени или иногда вовсе отсутствует заболевание в республиках Средней Азии (кроме Киргизии), в степной зоне Украины и в ряде районов Среднего и Нижнего Поволжья, а в отдельные годы — в садах Крымской области.

В брошюре «Методика территориального многолетнего прогноза болезней растений» (Р. Н. Федорова и др., 1971) дана карта распространения парши яблони за последнее десятилетие, где по частоте эпифитотий парши и степени ее вредоносности выделено несколько зон.

Основываясь на многолетних данных, можно утверждать, что за десятилетие (1960 — 1970 гг.) интенсивность поражения яблони паршой увеличилась. Вполне возможно дальнейшее усиление развития болезни. Поэтому требуется повышенное внимание к организационно-хозяйственным мерам борьбы с паршой.

Автором в 1964 — 1965 гг. проводились наблюдения относительно поражаемости районированных стандартных сортов яблони в различных климатических зонах Ленинградской области.

Изучались летние сорта — Грушовка московская и Папировка; осенние — Коричное, Боровинка, Осеннее полосатое; зимние — Антоновка и Пепин шафранный.

Учеты проводились в оптимальные сроки на листьях в целях сравнительной оценки их на устойчивость к этой болезни: для летних сортов — II, для осенних и зимних — III декада августа. При более поздних сроках учета в связи с частичным осыпанием сильно пораженных паршой листьев степень поражения может уменьшиться.

Для учетов пользовались методикой, предложенной Украинским научно-исследовательским институтом садоводства, согласно которой для оценки стойкости сортов яблони против парши пользуются 5-балльной шкалой (И. И. Белоус, 1960) (рис. 5 и табл. 7).

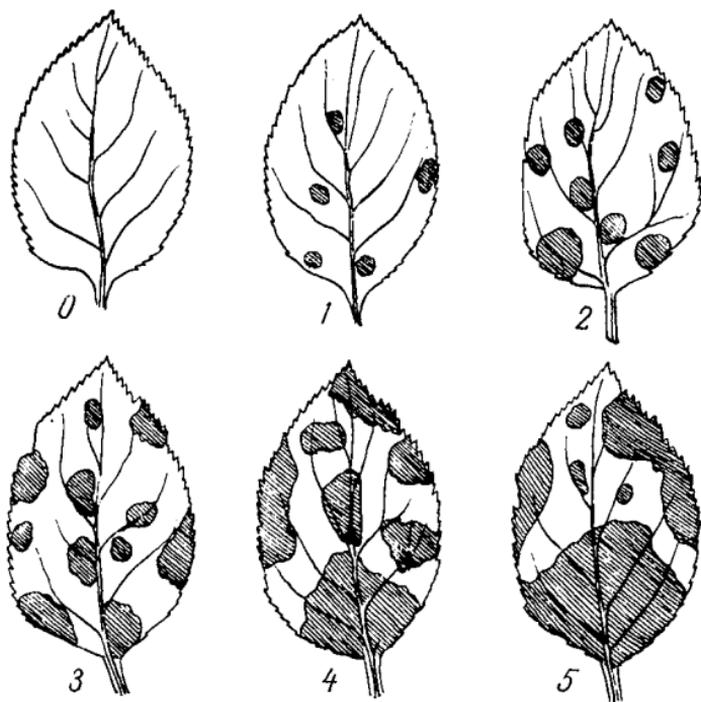


Рис. 5. Шкала для оценки стойкости сортов яблонь и груш к парше:

0, 1, 2, 3, 4, 5 — баллы поражения

Для учета брали 100 листьев (по 25 с каждой стороны дерева) по вертикальной линии снизу вверх как розеточные, так и на побегах продолжения, на периферии и в середине кроны. Осматривали листья на восточной стороне кроны, потом на южной, западной и северной.

Учитывался как процент поражения листьев паршой, так и процент развития болезни.

Процент развития болезни вычислялся по формуле

$$P = \frac{\sum ab100}{nc}$$

где P — процент развития болезни;

$\sum ab$ — сумма произведений числа пораженных листьев на соответствующий балл;

n — число осмотренных листьев;

c — наивысший балл (по нашей методике — 5).

Данные оценки сортов яблони на поражение их паршой в основных климатических зонах Ленинградской области показали, что наиболее поражаемым оказался

сорт Боровинка: в 1964 г. — поражение 82,8%, развитие болезни 46,5%; в 1965 г. — поражение 70,4%, развитие болезни 34,2%. Наименее или даже почти не поражаемым в условиях Ленинградской области является сорт Пепин шафранный: в 1964 г. — поражения 9,9%, развития болезни 2,8%; в 1965 г. — поражения 12,3%, развитие болезни — 4,3%. Остальные учтенные сорта заняли промежуточное положение (табл. 8).

Таблица 7

Шкала оценки стойкости яблонь к парше

Степень поражения листьев паршой	Поражение поверхности листа пятнами парши, %	Балл поражения
Лист здоровый	Пятен парши нет	0
Поражение:		
очень слабое	До 5	1
слабое	До 15	2
среднее	До 30	3
сильное	До 50	4
очень сильное	Больше 50	5

Анализируя средние показатели поражения и развития болезни по районам области за 1964 — 1965 гг., приходим к выводу, что наибольший процент поражения и развития болезни приходится на Всеволожский район: в 1964 г. — среднее поражение составляло 60,7%, развитие болезни — 29,4%; в 1965 г. — соответственно 61,7 и 29,2%.

В Лужском районе в 1964 г. поражение составило 54,9%, развитие болезни — 21,8%; в 1965 г. — соответственно 12 и 3,2%.

Гатчинский и Пушкинский районы имеют близкие к Всеволожскому району показатели и занимают промежуточное положение.

Такое явление неодинакового развития болезни в районах Ленинградской области можно объяснить скорее всего не климатическими условиями; которые хотя и несколько отличаются друг от друга, но в общем сходны, а культурой ведения хозяйства, количеством, качеством и своевременными защитными опрыскиваниями против парши яблони. Например, в Лужском районе произво-

Развитие болезни и пораженность листьев яблони паршой на различных сортах по районам Ленинградской области в 1964 и 1965 гг., %

Сорт	Гатчинский				Всеволожский				Лужский				Пушкинский	
	1964 г.		1965 г.		1964 г.		1965 г.		1964 г.		1965 г.		1965 г.	
	пора- жен- ность	разви- тие												
Грушовка Московская Папировка	—	—	52,6	25,6	—	—	91,2	44,9	—	—	6,0	1,4	52,2	22,9
	63,5	38,4	53,8	16,4	68,5	58,0	64,6	37,2	73,0	29,4	19,8	4,8	58,3	23,7
Коричное Боровинка Осеннее полосатое	69,5	32,5	72,0	33,8	69,1	30,0	53,8	27,1	—	—	21,6	6,8	68,6	27,6
	31,1	47,0	79,0	32,7	83,4	45,0	82,0	33,9	—	—	23,4	6,2	94,2	50,9
	63,3	33,5	53,0	21,8	59,8	18,0	61,0	23,0	57,2	23,9	4,0	1,3	69,2	38,6
<i>Летние</i>														
<i>Осенние</i>														
<i>Зимние</i>														
Антоновка Пепин шафранный	25,0	17,2	29,4	12,4	—	—	34,0	14,7	79,4	31,3	5,6	1,6	35,2	13,6
	7,0	1,5	12,8	2,9	22,9	7,0	34,8	13,9	0,0	0,0	0,8	0,3	1,0	0,2

дилось четыре опрыскивания за вегетационный период, во Всеволожском — одно.

В 1964 г. изучалась стойкость сибирских сортов яблони в условиях придорожных садов Ленинградской области, в частности в Пушкинском районе. Все имеющиеся сибирские сорта в очень сильной степени были поражены паршой. Так, у Анниска омского развитие болезни составило 54,5%, у Башкирского красавца — 21%, у Виновки желтой — 58,2%, у Золотой Сибири — 37,9%, у Исыккульской — 64,3%. Придорожные сады находились в запущенном состоянии, уход за растениями и меры борьбы с болезнями и вредителями проводились нерегулярно, а потому не имели эффекта. Поэтому трудно судить, является ли сильная поражаемость сибирских сортов следствием малой устойчивости данных сортов к парше или недостаточного ухода за ними.

Таким образом, из литературных и опытных данных мы установили, что на развитие парши яблони влияют сортовые особенности, общее состояние и возраст дерева, почвенные разности, режим питания, расовый состав популяции гриба, применяемая агротехника, метеорологические условия (последние очень важны, так как погодные условия определяют степень развития и границы распространения болезни).

Система мероприятий по борьбе с паршой яблони

Необходимым условием получения высоких и устойчивых урожаев яблок является использование эффективных и рациональных методов защиты растений, из которых основная роль принадлежит профилактическим мероприятиям, связанным прежде всего с высокой культурой земледелия. При этом большое внимание должно уделяться химическому методу.

Меры борьбы с паршой яблони в настоящее время складываются из агротехнических мероприятий, искореняющих и профилактических опрыскиваний.

Агротехнические меры борьбы. Агротехнические меры борьбы создают неблагоприятные условия для развития возбудителя болезни и частично его уничтожают. К числу таких мероприятий относятся:

выбор места для закладки сада с учетом требований

яблони и ее сортов к климатическим и почвенным условиям;

мелнорация земель;

посадка садозащитных и ветроломных полос;

предпосадочная обработка и удобрение почв;

подбор саженцев, выращенных в местных условиях из сортов, наиболее устойчивых против болезни;

использование для посадки только здорового, непо-
раженного посадочного материала;

внедрение в культуру только устойчивых сортов (не допускаются посадки в одном квартале сортов различных сроков созревания, например летнего сорта Грушовка московская, с зимним сортом Славянка и др.; совместная посадка сортов яблони с разными сроками созревания очень усложняет уход за садом, охрану и уборку урожая);

прореживание кроны, что способствует лучшей ее освещаемости и проветриванию;

сгребание и сжигание опавших листьев или уничтожение опавших листьев путем вспашки почвы под зябь и обработки приствольных кругов.

Осенняя пахота и весеннее боронование снижают количество листьев, находящихся на поверхности, но все же этот способ полностью уничтожает инфекцию. При обработке почвы весной и летом часть листьев выворачивается на поверхность. Вывернутые на поверхность и оставшиеся не заделанными в почву листья при благоприятных метеорологических условиях могут вызвать сильное развитие парши. В этих случаях проводятся мероприятия по уничтожению гриба на опавших или оставшихся висеть на дереве листьях в осенний или ранневесенний периоды. Такие опрыскивания имену-
ются искореняющими.

Химические меры борьбы*. *Искореняющие опрыскивания*. Искореняющие опрыскивания в борьбе с паршой предполагают уничтожение зимующего запаса инфекции путем опрыскивания опавших листьев различными препаратами (1%-ными растворами ДНОК или нитрафена, 1%-ным минеральным маслом, 4%-ной бордоской жидкостью).

Опыты различных исследователей подтверждают эффективность искореняющих опрыскиваний. Так,

* Для садоводов-любителей разрешены следующие препараты: бордоская жидкость, железный купорос, каптап, каратан, медный купорос, нитрафен, сера коллоидная, сера молотая, фталан, хлор-окись меди.

Ю. В. Горниова (1961) проводила ранневесеннее опрыскивание почвы растворами следующих препаратов: 1,5%-ным нитрафена, 0,5 — 1%-ным ДНОК в сочетании с обычными весенне-летними опрыскиваниями деревьев фунгицидами. В результате интенсивность развития парши снижалась на листьях в 2,5 — 3 раза, на плодах — в 2,4 раза. Соответственно увеличился урожай и выход стандартных плодов.

В условиях Крыма (В. М. Ткачев, 1967) очень эффективным оказалось ранневесеннее искореняющее опрыскивание 2%-ным раствором нитрафена. Обработка почвы и деревьев этим препаратом снижает пораженность паршой листьев и плодов в 1,5 — 2 раза.

В настоящее время как в нашей стране (А. Ф. Константинова, 1970; М. И. Дементьева, Д. Г. Стурца, 1970; Д. Г. Стурца, 1971), так и за рубежом (Е. И. Ярославцев, 1971) в качестве искореняющих препаратов применяют мочевины и другие виды удобрений. Не уступают по своей эффективности нитрафену и ДНОК такие удобрения, как растворы аммиачной селитры и сульфата аммония в 10%-ной концентрации, 3 — 10%-ный раствор хлористого калия, 3 — 10%-ный раствор сульфата калия, 5 — 15%-ный калийной селитры, 10 — 15%-ный калийной соли. Эти удобрения при низких концентрациях (0,5 — 3%) могут быть использованы для летних профилактических обработок.

Применение минеральных удобрений в качестве средств искореняющего действия для защиты яблони от парши по эффективности почти не уступает ДНОК и нитрафену, к тому же общее состояние растений и урожай бывает выше, а применение минеральных удобрений значительно дешевле, чем обработка ДНОК и нитрафеном. Расчет экономической эффективности показал, что чистый доход с 1 га (по сорту Антоновка) от применения мочевины превышал чистый доход от применения ДНОК на 1224 р. 81 к. Окупаемость же затрат от применения мочевины почти в 20 раз выше, чем от применения ДНОК (М. И. Дементьева, В. Д. Свиридов, 1974).

Профилактические опрыскивания. В литературе существуют разноречивые данные о сроках опрыскиваний, их количестве и применении «голубого опрыскивания» (опрыскивание 3%-ной бордоской жидкостью). Это зависит от климатических зон страны и биологических особенностей возбудителя в данных зонах.

Некоторые исследователи (Ю. М. Стоволосов, 1971; В. М. Ткачев, 1967) рекомендуют «голубое опрыскивание» в фазу зеленого конуса, другие (М. И. Дементьева, Т. И. Утюгова, М. Б. Мазанов, 1966; А. Г. Варыпаева, А. В. Рошин, 1971) выступают против него.

Для того чтобы правильно выбрать сроки и количество опрыскиваний против парши, необходимо составить прогноз развития болезни в течение вегетационного сезона. Краткосрочный прогноз развития парши яблони складывается из прогноза сроков лёта аскоспор гриба как источника первичной инфекции и прогноза времени появления конидиальных стадий гриба.

Для краткосрочного прогноза первичных заражений яблони аскоспорами возбудителя парши следует с ранней весны до набухания почек проводить микроскопические исследования перезимовавших листьев с перитециями гриба, а также параллельно вести наблюдение за фенологией яблони. При обнаружении зрелых аскоспор в перитециях и при наличии к этому времени у яблони восприимчивых к болезни органов (первых листочков или даже при наступлении фенофазы зеленого конуса) и особенно при ожидающемся дожде следует давать первый сигнал для первого защитного опрыскивания яблонь против парши или 3%-ной бордоской жидкостью или ее заменителями по первым листочкам.

Далее, пользуясь предложенной нами шкалой для оценки степени заспоренности поверхности листа аскоспорами в зависимости от продолжительности осадков, где при продолжительности дождя в течение 10 — 60 мин степень заспоренности будет слабая, при 60 — 180 мин — средняя, при 180 — 440 — сильная, при продолжительности дождя более 440 мин — очень сильная (Р. Н. Зленко, 1966), следует проводить профилактические опрыскивания до цветения яблонь и после цветения при наличии лёта аскоспор. При этом следует помнить, что во время первого вылета аскоспор какая-то часть яблонь несмотря на опрыскивания все же получила некоторую, возможно, и незначительную дозу инфекции; следовательно, гриб проник в растение-хозяина и через определенный (инкубационный) период продолжит свое развитие в конидиальной стадии. В конце инкубационного периода и следует провести еще одно опрыскивание.

Длина инкубационного периода зависит от температуры окружающего воздуха. Чем выше температура (до

оптимальной температуры), тем короче инкубационный период и наоборот. По нашим наблюдениям, для прохождения инкубационного периода гриба при заражении аскоспорами требуется накопление определенной суммы эффективных температур, которая в среднем равна 4023,1 градусо-часа, что соответствует 167,6 градусо-дня. Длина инкубационного периода при 8°C равна 20,9 дня, при 24°C — 6,9 дня (Р. Н. Зленко, 1968).

При появлении первых пятен с конидиальным налетом гриба на листьях яблони возникает потенциальная возможность дальнейшего заражения яблонь паршой. Эта возможность осуществляется при обязательном выпадении осадков, ибо конидии *F. dendriticum* распространяются только с каплями дождя. Следовательно, следующая генерация конидиальной стадии гриба опять проявится через определенный инкубационный период. Длина инкубационного периода при заражении конидиями колеблется в зависимости от средних температур от 6,5 дня при 24°C до 19,9 дня при 8°C (Р. Н. Зленко, 1967). В конце инкубационного периода и следует проводить защитные опрыскивания.

Следовательно, рекомендуемые нами меры борьбы с паршой тесно связаны с метеоусловиями местности и строятся на основе длительности и частоты выпадения осадков.

Так как количество генераций конидий за вегетационный сезон бывает обычно большим и в условиях Северо-Запада, например, может образоваться 8—9 генераций конидиальной стадии (Р. Н. Зленко, 1967), то опрыскивания перед каждой генерацией хотя и дадут наилучшие результаты, но для некоторых хозяйств могут оказаться экономически невыгодными. В таком случае следует рационально распределить количество опрыскиваний, учитывая, что наибольшее проявление болезни произойдет после наиболее длительного по времени смачивания заражаемых органов яблони дождем, а такие фунгициды, как цинеб, каптан, дихлон (фигон), хлорокись меди и бордоская жидкость, при отсутствии дождя и рос, по данным Н. А. Шибковой (1965), не теряют своей токсичности в течение 30 дней.

Идеальный прогноз сроков опрыскиваний мог бы быть достигнут при достоверном прогнозе выпадения осадков, и защитные мероприятия в таком случае уместно было бы проводить до выпадения осадков, но при этом сле-

дует учитывать возможность смывания препарата дождем. Желательны поэтому закрепители, способствующие более длительной сохраняемости препаратов на растениях.

Итак, для Северо-Запада мы рекомендуем минимальное число опрыскиваний — четыре: первое — по зеленому конусу, второе — по первым зеленым листочкам, третье — через 2 нед после второго, четвертое — через 10 дней после третьего. В случае совпадения моментов опрыскиваний с ожидающимся дождем желательно проводить опрыскивания перед дождем или тотчас же после него.

Новые химические препараты в борьбе с паршой. Для химической борьбы с болезнями в садах и на виноградниках в течение многих лет использовались бордоская жидкость и сера. До бордоской жидкости еще с 1761 г. было известно о фунгицидности медного купороса против некоторых грибных заболеваний. Употребляемый раствор медного купороса давал, очевидно, ожоги, и чтобы избавиться от них, стали добавлять к раствору известь. Состав этого раствора был известен еще с 1800 г. благодаря работам Пруста (J. G. Horsfall, 1940). Виноградарь Миллярде назвал его в 1882 г. бордоской жидкостью. Свыше 50 лет бордоская жидкость была непревзойденным фунгицидом в борьбе со многими болезнями плодовых, винограда, овощных, декоративных культур. Для борьбы с паршой яблони бордоская жидкость является высокоэффективным фунгицидом, так как обеспечивает длительную защиту растений от заражения благодаря хорошей удерживаемости на растении. Недостатком препарата является появление ожогов на обработанной поверхности, будь то листья или плоды.

Кромежигающего действия, среди недостатков бордоской жидкости А. А. Ячевский (1909) указывает еще на факт накопления меди в почве, что отражается на плодородии.

Итак, главнейшими недостатками бордоской жидкости являются: дефицитность медных соединений; трудности в получении доброкачественной бордоской жидкости, связанные со сложностью протекающих при ее изготовлении реакций; потребность в высококачественной извести, которую нелегко получать в наших условиях. Поэтому как в Советском Союзе, так и за рубе-

жом интенсивно велись исследования по замене бордоской жидкости новыми органическими фунгицидами. Эти исследования дали большие успехи. В 30-х годах было определено фунгицидное действие дитиокарбаматов (W. H. Tisdale, J. Williams, 1934; E. Z. Loewel, 1937; M. C. Goldwothy, E. L. Green, M. A. Smith, 1943), затем фунгицидное действие хинонов и фталимидов. Из группы дитиокарбаматов особенно эффективен цинеб, а из группы фталимидов — каптан и фталан.

Механизм действия новых фунгицидов на грибы полностью еще не выяснен. Фунгицидная активность дитиокарбаматов якобы подавляет активность различных энзимов и коэнзимов (полифенолоксидазы, каталазы и амилазы; R. G. Owens, 1953, 1954).

В группе фталимидов имеется общая для этого класса трихлорметилтиогруппа, которой приписывается их активность. Каптан может подавлять метаболические процессы в клетках грибов путем блокирования жизненно важных метаболических процессов.

В мировом и отечественном ассортименте фунгицидов все более важное место занимают органические препараты, особенно системного действия, или внутренней терапии. Лаборатория токсикологии Прибалтийского филиала ВИЗРа испытала в полевых и производственных опытах 1965 — 1967 гг. препараты карпен (мельпрекс) и поликарбацин и признала их высокоэффективными против парши яблони (табл. 9; В. К. Калныня, 1970).

Исследователи Тбилисского института защиты растений (Н. Н. Чантурия и др., 1969) при производственном

Таблица 9

Экономическая эффективность применения карпена и поликарбацина в борьбе с паршой яблони на сорте Осеннее полосатое

Фунгицид	Концентрация по техническому параграфу, %	Урожай с дерева, кг	Общий урожай, ц с 1 га	Выход товарных плодов, ц с 1 га		Чистый доход, руб.
				I сорт	II сорт	
Карпен	0,15	148,4	230,02	171,47	54,09	3807,75
Поликарбацин	0,4	139,2	215,76	114,63	84,47	3295,69
Хлорокись меди	0,25	116,9	181,19	53,95	102,70	2475,48
Контроль	—	67,7	104,93	24,00	61,18	1160,85

испытании 0,4%-ного раствора поликарбацина получили дополнительный доход с 1 га по сравнению с бордоской жидкостью 2876,3 руб., а по сравнению с контролем — 7562,1 руб., что указывает на высокую рентабельность использования поликарбацина в борьбе с паршой яблони.

Прибалтийская лаборатория токсикологии проводила также изучение экономической эффективности заменителей бордоской жидкости при 2- и 3-кратном опрыскивании яблонь. Лучшим заменителем была 0,5%-ная суспензия каптана (В. К. Калныня, 1971).

Среди других заменителей бордоской жидкости можно указать на эдитон (В. И. Демин, 1971) и мороцид (Д. Г. Гусейнов, 1972), поликарбацин, полимарцин и болгарский ципромат (К. Коцев, Доклад на VIII Международном конгрессе по защите растений, 1975).

Исследованиями зарубежных и отечественных авторов выявлена возможность усиления фунгицидной активности препаратов за счет их комбинированного использования (А. А. Шумакова, Г. Ш. Котикова, 1970; Г. Ш. Котикова, 1969; Н. Nowaska и др., 1973). В условиях северо-западной зоны Советского Союза применение отдельно медных препаратов обесценивается их высокой фитонцидностью. Комбинированное применение карпена с каптаном при преобладании каптана нивелирует это нежелательное явление.

Применение 4-кратной обработки деревьев комбинированными растворами с внекорневыми подкормками увеличивает прибавку урожая в 7 раз и резко стимулирует прирост побегов.

Такая обработка сада не только высокоэффективна, так как снижает в 1,5—2 раза развитие парши, но и экономически выгодна, потому что каждый рубль, вложенный в защиту сада от вредителей и болезней, дает около 9 руб. чистого дохода.

Высокоэффективно применение цинеба совместно с микроэлементами — цинком, бором, медью, молибденом (Г. В. Литвинова, 1970).

С 1973 г. ВИЗРа рекомендует новый эффективный препарат — беномил (Д. М. Кобахидзе, 1973). В настоящее время рекомендованы такие новые препараты, как топсин-М — против парши и мучнистой росы, эупарен — против парши яблони и груши и гнилей плодов во время хранения.

В борьбе с паршой яблони испытываются антибиотики. Во Франции проведены исследования фитоактина и фитострептина для предупреждения и ограничения развития парши плодовых деревьев. Антибиотики могут быть применены различными методами — путем инъекций в штабб дерева и путем опрыскивания растений растворами антибиотиков.

В 1968—1969 гг. в Белоруссии проводились испытания следующих антибиотиков: бластицидина, гризеофульвина, трихотецина методом опрыскивания плодовых деревьев сорта Боровинка и Антоновка.

Бластицидин в 0,01%-ной концентрации значительно сдерживает распространение парши на листьях и плодах при 4-кратной обработке плодовых деревьев, но в год эпифитотии парши четырех обработок яблони недостаточно.

Гризеофульвин в 0,01%-ной концентрации высокотоксичен для возбудителя парши яблони. Развитие парши на листьях, обработанных данным препаратом, снижалось в 5,5 раза, а больных плодов при съеме было меньше на 8,2% против эталона и на 18,2% против контроля. В испытанных концентрациях антибиотики не фитотоксичны для яблони.

Некоторые садоводы-любители применяют раствор марганцовокислого калия в борьбе с паршой (Б. И. Эсипов, 1970). Дозировка препарата 5 г на 10 л воды. Опрыскивание яблони проводилось 3 раза за вегетационный период. Ожогов препарат не дает и прекращает развитие болезни и опадание листьев. Однако на некоторых плодах остаются следы раствора в виде бурых пятен и подтеков, но их можно считать безвредными, так как марганцовка не относится к ядохимикатам. Необходимо еще проверить этот способ и уточнить дозировку марганцовокислого калия.

Коллоидная сера также находит своих сторонников и приверженцев в борьбе с паршой (С. А. Алексеева, 1968; А. Г. Глущенко, 1969), тем более, что она подавляет развитие не только парши, но мучнистой росы и плодовых клещей и одновременно стимулирует течение физиологических процессов у яблони.

Применение серы экономически выгодно. Расходы на 1 га при варианте одно голубое опрыскивание 3%-ной или 4%-ной бордоской жидкостью плюс 3 обработки 1%-ной коллоидной серой составляют 20 р. 4 к.;

в варианте с опрыскиванием бордоской жидкостью плюс 3 обработки карбофосом и эфирсульфонатом — 42 р. 8 к. При использовании коллоидной серы плоды получают товарные, чистые от парши, без сетки.

Для одновременной борьбы с клещами и паршой можно совмещать обработки карбофосом, трихлорметафосом 3, эфирсульфонатом с опрыскиваниями хлорокисью меди. В смеси с бордоской жидкостью используют эфирсульфонат. Чтобы избежать накопление остаточных количеств препаратов в плодах, последний раз применять бордоскую жидкость можно за 15 дней до сбора урожая; карбофос, трихлорметафос 3 и хлорокись меди — за 20 дней; эфирсульфонат — за 45 дней.

Дифференцированный метод борьбы с паршой. Отделом защиты растений Северо-Кавказского зонального садоводства и виноградарства разработан и рекомендован для внедрения в производство дифференцированный метод борьбы с паршой для различных по восприимчивости групп сортов (Е. М. Стороженко, 1967).

Для защиты таких высоковосприимчивых сортов, как Ренет Симиренко, Боровинка, Мекинтош, Суйслепское и др., необходимо ранневесеннее опрыскивание 3%-ной бордоской жидкостью, а при дождливой весне — дополнительное опрыскивание 1%-ной бордоской жидкостью или ее заменителями при разрыхлении соцветий.

После цветения сроки опрыскивания сортов нужно увязывать с погодными условиями и развитием болезней. При сырой погоде опрыскивания 1%-ной бордоской жидкостью или же заменителями нужно проводить часто, раз в 8—10 дней. При наступлении более сухой погоды можно опрыскивать реже, раз в 15—18 дней. В качестве заменителей бордоской жидкости можно применять цинеб (0,4%), хлорокись меди (0,4%), коллоидную серу (1%). Всего проводится 5—6 опрыскиваний в дождливый сезон за весну и лето. В этих же условиях для защиты сортов, поражающихся в меньшей степени (Ренет Писгуда, Ренет шампанский, Пепин лондонский и др.), достаточно 3—4-кратного опрыскивания 1%-ной бордоской жидкостью или ее заменителями. Сорты, практически устойчивые (Джонатан, Кальвиль снежный, Бойкен, Вагнер, Пепинка литовская, Анис кубанский, Пармен зимний золотой и др.), можно опрыскивать 1—2 раза, а при сухой погоде или недос-

татке ядохимикатов их можно не опрыскивать против парши. Такая система позволяет рационально расходовать ядохимикаты.

Опыт, проведенный в 1961 г. в совхозе «Агроном» Краснодарского края, показал, что применение рекомендуемой системы по сорту Ренет Симиренко дало увеличение прибыли по сравнению с контролем в 11,1 раза (чистая прибыль с 1 га 4234,7 руб.), по сорту Пепин лондонский в 4,3 раза (чистая прибыль 1905 руб.), а по более устойчивому сорту Джонатан — в 1,3 раза (2912 руб.). Таким образом, большие затраты на борьбу с паршой по высоковосприимчивым сортам вполне себя оправдывают.

При закладке новых садов рекомендуется в один квартал подбирать сорта, примерно одинаковые по восприимчивости к парше, учитывая сроки созревания и другие признаки.

В ГДР в отдельных хозяйствах для успешной борьбы с паршой проводят многократные обработки фунгицидами — до 16, однако это не всегда оправдано. Усилить эффективность борьбы с паршой можно не увеличивая число обработок. Для этого необходимо сроки опрыскиваний устанавливать на основе условий инфекции и развития патогена. Большинство хозяйств ГДР получает информации о появлении возбудителя по радио, телефону или письменно от службы прогнозов (Г. В. Пыжикова, 1971).

Автором брошюры в 1965—1966 гг. проводились защитные мероприятия против парши яблонь в Ленинградской области путем опрыскивания деревьев фунгицидами — бордоской жидкостью (1%), служившей эталоном, и ее заменителями — каптаном (0,5%), цинебом (0,4%). Все варианты опрыскиваний на самых поражаемых сортах — Боровинке и Антоновке — оказались эффективными по сравнению с контролем. Степень развития болезни снизилась в отдельных случаях до нуля.

Благодаря тому, что меры борьбы с паршой хорошо изучены и широко освещены в литературе, в нашу задачу входило дать обоснование проводимым защитным опрыскиваниям на основании особенностей развития возбудителя парши яблони, которые мы выявили для условий Ленинградской области: особенности лета аскоспор в зависимости от продолжительности осадков, длительность инкубационных периодов при заражении ас-

коспорами и конидиями гриба, наличие местной агрессивной расы гриба, поражающей в сильной степени все стандартные сорта области и выявление единственного очень слабо поражаемого сорта Пепина шафранного даже в условиях отсутствия химической защиты, благодаря чему следует расширять насаждения под этим сортом, что сократит затраты на проведение профилактических мер борьбы.

Техническая эффективность бордоской жидкости при учете степени развития болезни на самом поражаемом сорте Боровинка составляла 99,4%, на сорте Антоновка — 100%; техническая эффективность каптана — соответственно 97,3 и 100%, цинеба — 87,3 и 99,8%.

Таким образом, благодаря применению фунгицидов в обоснованно рекомендуемые сроки удалось сократить количество обработок до трех, четырех и создать надежную защиту яблонь от поражения паршой даже на сильно поражаемых сортах яблони [Р. Н. Зленко, 1967; Р. Н. Федорова (Зленко), 1971].

Ко всему сказанному следует добавить, что токсичность препаратов меняется в зависимости от температуры. Как известно, устойчивость грибов к фунгицидному действию наиболее высокая при оптимальной температуре. Поэтому при оптимальной температуре (20°C), когда конидии прорастают наиболее интенсивно, наблюдается меньшая токсичность фунгицидов; при минимальной (5°C) и максимальной (30°C) температуре, когда прорастание их ослабевает, препараты проявляют более сильное действие (Н. А. Шибкова, 1970).

Отсюда можно предположить, что при организации борьбы с заболеванием, режим температуры является важным фактором, влияющим на эффективность фунгицидов. Это вызывает необходимость в известной мере регулировать концентрации препаратов для опрыскивания согласно агроклиматическим зонам и времени года.

Во всех климатических зонах страны, где возделываются яблони и груши, для химической борьбы с болезнями используются прицепные опрыскиватели ОВС-А и ОВТ-1А, навесной опрыскиватель ОН-400 (ОН-10), навесной опрыскиватель ОН-400-5 для условий горной местности. Эти опрыскиватели могут служить как для обычного так и для малообъемного опрыскивания. Используется АГ-УД-2 — аэрозольный генератор.

Содержание

Введение	3
Симптомы и развитие заболевания, вредоносность и биозология возбудителя	3
Весенние источники инфекции и прогноз первичных заражений	10
Летнее развитие гриба	20
Зимовка гриба и образование сумчатой стадии	24
Морфология, физиология и генетика паразита и его взаимоотношения с растением-хозяином	30
Распространение парши и устойчивость яблони к ней	41
Система мероприятий по борьбе с паршой яблони	52

ИБ № 0426

Раиса Николаевна Федорова
Парша яблони

Л., отделение издательства «Колос», 1977.
64 с. с ил. (Библиотечка по защите растений)

Редактор В. А. Алексеева, Художественный редактор О. П. Андреев.
Технический редактор Л. Б. Резникова, Корректор А. У. Федорова.

Сдано в набор 24/IX 1976 г. Подписано к печати 1/II 1977 г.
Формат 84×108¹/₃₂. Бумага тип. №2. Усл. печ. л. 3,36. Уч.-изд. л. 3,55.
Тираж 50000 экз. Заказ № 2490. Цена 14 коп.

Отделение ордена Трудового Красного Знамени издательства «Колос», 191186,
Ленинград, Д-186, Невский пр., 28.

г. Калинин. Областная типография.

Парша яблони — наиболее вредоносное и распространенное заболевание. Она поражает листья, плоды и иногда побеги. На пораженных частях растений образуются пятна, в результате плоды теряют товарные качества и лежкость при хранении. Гриб поражает культурные сорта и дикие виды яблони. Парша встречается почти по



всюду, где растут яблони, за исключением жарких и очень сухих районов. Развитие энфитотий парши определяют условия погоды: сочетание температуры и влажности. Наиболее благоприятны для гриба затяжная весна с обилием осадков и дождливое лето.

Необходимым условием получения высоких и устойчивых урожаев яблок является использование эффективных и рациональных методов защиты растений, из которых основная роль принадлежит профилактическим мероприятиям, связанным прежде всего с высокой культурой земледелия. Достаточное внимание должно быть уделено и химическому методу, состоящему из профилактических и искореняющих опрыскиваний.

В брошюре детально описываются заболевание и возбудитель, его биологические особенности, развитие и распространение. Рассматривается сортовая устойчивость яблони, излагаются меры борьбы с паршой.

14 коп.