

Фузариоз зерновых культур

СОДЕРЖАНИЕ

ВВЕДЕНИЕ	70(2)
1. ТИПЫ ПРОЯВЛЕНИЯ БОЛЕЗНИ	71(3)
2. ВОЗБУДИТЕЛИ ЗАБОЛЕВАНИЯ	73(5)
Таксономия грибов р. <i>Fusarium</i>	73(5)
Микотоксикологическая характеристика	75(7)
Микogeография видов	77(9)
3. ЭПИДЕМИОЛОГИЯ	80(12)
Жизненные циклы возбудителей	80(12)
Влияние условий среды на развитие болезни	80(12)
Источники инокулюма	83(15)
Пути распространения инфекции	85(17)
4. РАСПРОСТРАНЕННОСТЬ ЗАБОЛЕВАНИЯ В РОССИИ	86(18)
5. ВРЕДНОСНОСТЬ ЗАБОЛЕВАНИЯ	91(23)
Влияние на урожай, качество семян и зерна	91(23)
Основные микотоксины, загрязняющие зерно	92(24)
6. МЕТОДЫ СНИЖЕНИЯ ВРЕДНОСНОСТИ	95(27)
7. ЭКСПЕРТИЗА ЗЕРНА НА ЗАРАЖЕННОСТЬ ГРИБАМИ р. FUSARIUM	102(34)
Приложение 1. ПРАКТИЧЕСКОЕ РУКОВОДСТВО ПО ЭКСПЕРТИЗЕ ЗЕРНА	104(36)
Приложение 2. ФУНГИЦИДЫ ДЛЯ ЗАЩИТЫ ЗЕРНОВЫХ КУЛЬТУР ОТ БОЛЕЗНЕЙ, ВЫЗЫВАЕМЫХ ГРИБАМИ р. FUSARIUM	112(44)

Издание серии «Библиотечка по защите растений»
осуществляется при поддержке Отделения защиты растений РАСХН

*...Если действительно хотят поднять русское земледелие,
еще мало одной науки и техники, еще мало одних жертв государства;
для этого необходимы добрая воля, просвещенный взгляд на дело
и любовь к земле самих землепашцев...*

В.В. ДОКУЧАЕВ

ВВЕДЕНИЕ

Фузариоз зерна — широко распространенное в мире заболевание, повсеместно снижающее урожай и качество сельскохозяйственной продукции. В России первые эпифитотии фузариоза зерновых культур были отмечены на Дальнем Востоке в 1880–1890-х годах (Пальчевский, 1891)*. Использование зараженного зерна в пищу и на корм вызывало отравление, первые симптомы которого напоминали опьянение, по этой причине проблема получила название «пьяный хлеб». В 1930–1950-е годы употребление в пищу некачественного перезимовавшего в поле зерна, пораженного фузариевыми грибами, привело к массовому заболеванию алиментарно-токсической алейкией (АТА) сельского населения в Центральном регионе, на Южном Урале. Эти трагические события, приведшие к гибели тысяч людей и животных, стали для всего мира классическими примерами чрезвычайной опасности заболевания зерновых культур фузариозной этиологии.

В 1980-е годы прогрессирующее нарастание болезни наблюдали в южном и других регионах России, что привело к недобору 20–50 % товарного зерна (Новожилов, Левитин, 1990; Соколов, 1992). Для решения проблемы снижения зараженности зерна и контаминации его микотоксинами (МТ) были привлечены ведущие ученые и специалисты различных областей знаний — микологи, селекционеры, растениеводы, иммунологи, технологи многих научно-исследовательских учреждений России, Украины и Белоруссии. Острота проблемы требовала срочной разработки мероприятий по защите посевов от фузариоза, технологий послеуборочной обработки, хранения и использования пораженного грибами зерна на продовольственные и кормовые цели (Шевелуха и др., 1994). Координированные исследования ученых и практиков оказали существенную помощь сельскохозяйственному производству в решении этой проблемы. Обобщение результатов, полученных разными группами исследователей, позволило разработать и издать рекомендации по защите зерновых культур от фузариоза (1988, 1990, 1991, 1993).

* Список литературы представлен в электронной версии брошюры на сайте www.z-i-k-r.ru

Фузариоз зерна по многим аспектам является уникальным заболеванием растений, чрезвычайно трудным для изучения. Одна из его отличительных особенностей — специфическая этиология — участие в патогенном процессе комплекса разных видов грибов р. *Fusarium*. Поражение ими растений не только снижает урожай, но и значительно ухудшает его качество. Грибы р. *Fusarium* в процессе жизнедеятельности выделяют токсичные вторичные метаболиты — микотоксины (фузариотоксины), в результате чего зерно становится непригодным для использования в пищу и на корм.

Уже около 120 лет в России изучают грибы р. *Fusarium*, вызывающие ухудшение качества зерна. В настоящее время используются более совершенные методы исследований, но многие аспекты биологии грибов, способы уменьшения их вредности, сохранения урожая уже описаны много лет назад выдающимися русскими учеными, которые тщательно и ответственно относились к получению, анализу и публикации научной информации — И.Н. Абрамовым (годы жизни 1884–1953), М.С. Дуниным (1901–1993), К.Е. Мурашкинским (1884–1948), Н.А. Наумовым (1888–1959), Н.А. Пальчевским (1862–1909), С.М. Тупеневичем (1893–1983), А.А. Ячевским (1863–1932) и многими другими.

Еще в 1936 г. С.М. Тупеневич писал в Трудах Воронежской станции защиты растений: «Пораженные колоски обычно содержат зараженное зерно. Однако постоянной связи здесь нет. При различных условиях одному и тому же числу пораженных колосков может отвечать различное число зараженных зерен в колосе».

Однако ученые всего мира сегодня ссылаются на работу Н.W. Schroeder и J.J. Christensen, опубликованную в 1963 г. в журнале *Phytopathology*, в которой отмечены различия в распространении симптомов заболевания на колосе и общем количестве зараженных зерен в нем. Эти авторы считаются основателями теории многокомпонентной устойчивости зерновых к фузариозу.

Проблема фузариоза зерна имеет международное значение. Исключительно широкая распространенность фузариевых грибов, их изменчивость, а также

бесспорные доказательства опасности микотоксинов для здоровья человека и животных заставляют специалистов постоянно обращаться к данной проблеме.

Исследователи всего мира тратят значительные усилия на изучение морфологических особенностей, биологии, биохимии, физиологии, генетики грибов р. *Fusarium*, выявление путей ограничения их численности в агробиоценозах, снижение вредоносности. Значительное внимание проблеме зараженности зерна и контаминации его микотоксинами уделяют такие организации, как ФАО, ВОЗ, Всемирная экологическая организация (ЮНЕП) и многие другие. В мировом научном сообществе выполняются различные национальные и международные исследовательские программы и проекты, направленные на решение проблемы защиты зерновых культур и обеспечение безопасности человека и животных.

В брошюре приведены новейшие сведения о видовом составе возбудителей фузариоза зерновых культур, описаны распространение заболевания на территории РФ, вредоносность и токсигенность грибов,

предложены меры защиты растений, а также представлено специальное руководство по установлению зараженности зерна и идентификации основных патогенов. Она будет полезна не только специалистам в области микологии и фитопатологии, но и практическим работникам сельского хозяйства.

В брошюре приняты следующие сокращения:

3-АсДОН – 3-ацетил дезоксиниваленол;

15-АсДон – 15-ацетил дезоксиниваленол;

АТА – алиментарно-токсическая алейкия;

ВЭЖХ – высокоэффективная жидкостная хроматография;

ДОН – дезоксиниваленол;

ДАС – диацетоксисцирпенол;

ЗЕН – зеараленон;

МАС – моноацетоксисцирпенол;

МОН – монилиформин;

МТ – микотоксин (микотоксины);

НЕО – неосоланин;

НИВ – ниваленон;

ПДК – предельно-допустимая концентрация;

ПЦР – полимеразная цепная реакция;

ТрМТ – трихотеценовые микотоксины;

Т-2 – Т-2 токсин;

ФУМ – фумонизины FV₁ и др.;

ЭНН – энниатины

1. ТИПЫ ПРОЯВЛЕНИЯ БОЛЕЗНИ

Как известно, большинство злаковых растений имеют соцветие колос, однако также встречаются соцветия типа метелка (овес, рис, сорго, просо) и початок (кукуруза). Обычно используемое название заболевания «фузариоз колоса, метелки, початка» отражает, как правило, проявление симптомов, связанных с формированием массового спороношения на поверхности растительной ткани. Но заражение зерна, даже значительное, может сопровождаться полным отсутствием симптомов заболевания или слабым проявлением на колосковых чешуйках/початках. Поскольку критерием заболевания является зараженность зерна грибами р. *Fusarium*, вызывающими значительное снижение урожая и ухудшение качества получаемой продукции, поэтому для обозначения заболевания зерновых культур фузариозной этиологии корректнее использовать название **фузариоз зерна**.

Типичные симптомы заболевания на соцветиях зерновых колосовых культур проявляются в виде обесцвечивания колосковых чешуй, хорошо заметного в начальный период созревания растений на фоне еще зеленой окраски здоровой ткани. При благоприятных для развития заболевания условиях на колосковых чешуйках появляется налет мицелия и спороношения гриба, имеющий, в зависимости от вида возбудителя, розово-оранжевую или красновато-кирпичную окраску (**рис. 1, на цветной вкладке**). Виды фузариевых грибов различаются по активности спороношения, и, в зависимости от патогена, симптомы могут быть или хорошо заметны, или отсутствовать. При благоприятных условиях такие виды, как *F. graminearum*, *F. culmorum*, *F. avenaceum*, *F. hetero-*

sporum, легко формируют окрашенную массу макроконидий как на искусственной питательной среде, так и в естественных условиях на растительной ткани. В районах массового распространения этих видов появляется отчетливо заметное спороношение на колосковых чешуйках в виде окрашенной массы макроконидий. Макроконидии, подсыхая, разносятся ветром, с каплями воды, насекомыми и являются источником инфекции в период вегетации растений. Эта масса легко соскабливается с поверхности колосковой чешуйки или смывается водой, в отличие от встречающегося (особенно часто на колосьях ржи) розового окрашивания не фузариозной природы.

Однако многие виды фузариевых грибов макроконидий не образуют или образуют редко, и вместо хорошо заметного розового налета на колосковых чешуйках развиваются слабозаметные или нетипичные симптомы заболевания – некротическое потемнение колосковых чешуй, штриховатость, глазковая пятнистость (**рис. 2, на цветной вкладке**). Эти симптомы при полевых обследованиях посевов легко спутать с проявлениями других заболеваний, вызываемых грибами рр. *Pyrenophora*, *Cochliobolus*, *Cladosporium*, *Alternaria*. Часто фузариоз протекает без видимых признаков, например при заражении растений грибами видов *F. poae*, *F. sporotrichioides*, *F. tricinatum*, и лишь при микотоксинологическом анализе собранного зерна выявляются высокая зараженность патогенами и присутствие микотоксинов. При позднем развитии фузариоза внешние признаки поражения проявляются еще менее заметно.

Таблица 1

Зараженность зерна пшеницы сорта Ленинградка при искусственной инокуляции грибами р. *Fusarium* (Shipilova, Gagkaeva, 1997)

Вид	Зараженность (%)		
	с видимыми симптомами	без видимых симптомов	общая
<i>F. graminearum</i>	30,5	17,0	47,5
<i>F. culmorum</i>	23,2	54,0	77,2
<i>F. avenaceum</i>	7,1	52,0	59,1
<i>F. sporotrichioides</i>	1,9	30,0	31,9
<i>F. poae</i>	1,2	31,8	33,0

В процессе созревания генеративные органы зерновых злаковых культур в большинстве случаев приобретают светло-соломенный цвет и признаки поражения фузариевыми грибами, даже при наличии спороношения на чешуйках, становятся невыраженными. Поэтому наилучшим периодом выявления больных растений в поле являются 18–24-е сутки после цветения, когда на фоне еще зеленой ткани хорошо заметно спороношение грибов.

Кроме того, на симптоматику влияют вид растения и его устойчивость к заболеванию.

Распространение гриба по колосу пшеницы может происходить по поверхности колосков от одного к другому, и при повышенной влажности мицелий может быть виден на поверхности колоса. С поверхностных чешуй грибок распространяется по тканям генеративных органов, проникает внутрь формирующихся зерновок. Вначале он оккупирует перикарп и алейроновый слой, затем проникает в эндосперм (Шипилова и др., 1998). Гифы гриба распространяются в эндосперме, используя для питания белки и крахмал. В зернах пшеницы, имеющих видимые симптомы заболевания, грибок проникает и в зародыш, а в визуально здоровых зерновках заражение зародыша, как правило, не происходит (Bechtel et al., 1985). У зараженного ячменного зерна под микроскопом выявляется обильное присутствие гриба в цветковой пленке, в эндосперме и зародыше (Schwarz, 2003).

Основной путь распространения гриба по колосу пшеницы – по сосудистой ткани через ось колоска в стержень колоса (Bushell et al., 2003). Внутри стержня грибок развивается в обоих направлениях от инфицированного колоска и может продвинуться под колос в верхнее междоузлие. Грибок значительно изменяет сосудистую ткань, вызывая уплотнение стенок сосудов и их закупорку, приводя к некротизации ткани. Разрушение проводящей ткани стержня колоса часто приводит к преждевременному отмиранию колосков над местом инфицирования пшеницы.

Для пшеницы, ржи, тритикале характерно видимое поражение нескольких рядом расположенных колосков. У ячменя и овса пораженные колоски часто расположены фрагментарно, что предполагает устойчивость этих культур к распространению гриба по генеративному органу (Bushell et al., 2003; Bai, Shaner, 1994).

Есть все основания считать, что для овса и ячменя более характерно многополярное, экзогенное первичное заражение колосков. Кроме того, для этих пленчатых зерновых культур особенно характерно бессимптомное течение инфекционного процесса, что часто создает ложное впечатление об отсутствии фузариозного заболевания (Шипилова, 1994; Parry et al., 1995; Langseth, Elen, 1996).

Как показывает опыт, типичное фузариозное зерно появляется в результате заражения грибами *F. graminearum*, *F. culmorum*, но даже в этом случае в образце зерна всегда присутствуют зерна как с типичными признаками фузариоза зерна, так и несущие внутреннюю инфекцию без видимых симптомов поражения (табл. 1). В случае присутствия других видов фузариевых грибов

количество пораженных зерен может быть весьма значительным при почти полном отсутствии видимых симптомов. Скрытая зараженность зерна фузариозом в нашей стране встречается повсеместно, но доля образцов с наличием фузариозных зерен, уровни инфицированности, видовой состав доминирующих патогенов, а, следовательно, количество и представленность МТ зависят от эколого-географических условий региона.

В научной литературе встречаются различные мнения по поводу связи между видимыми симптомами фузариоза на генеративных органах, зараженностью зерна и наличием микотоксина. Одни исследователи указывают на тесную взаимосвязь между этими показателями, другие – на ее полное отсутствие. Канадские исследователи Дж. Федак и В. Цао (Fedak, Cao, 2000) выявили связь между проявлением фузариоза колоса и образованием ДОН ($r = 0,6$) и количеством зараженных зерен и образованием ДОН ($r = 0,85$). Австрийские и немецкие исследователи обнаружили высокую корреляцию ($r = 0,78–0,81$) между наличием видимых симптомов на колосе и уровнем ДОН (Lemmens et al., 1997; Miedaner et al., 2004). По данным И.Б. Абловой (2008), коэффициент корреляции между степенью поражения колоса и содержанием фузариозных зерен на искусственном инфекционном фоне варьировал по годам от 0,6 до 0,83, между степенью поражения зерна и накоплением ДОН – от 0,81 до 0,83. Таких публикаций достаточно много, однако необходимо учитывать, что подобные результаты получены в условиях искусственной инокуляции растений грибом *F. graminearum*. При анализе полевых образцов связь между видимыми симптомами заболевания и образованием ДОН часто отсутствует (Snijders, Perkowski, 1990; Birzele et al., 2002). Только в районах доминирования агрессивных патогенов *F. graminearum* и *F. culmorum*, вызывающих четкие симптомы на колосе и зерне и способных продуцировать ДОН, проявляется связь между анализируемыми показателями. Если в данной местности основным является другой патоген, например, *F. avenaceum* или *F. poae*, то связь между показателями видимых проявлений заболевания и ДОН искать бесполезно (табл. 2). Знание видового состава патогенного комплекса фузариевых грибов на зерновых в конкретной местности дает основание для целенаправленного поиска микотоксинов в зерне. В поле по внешним симптомам заболевания прогнозировать зара-

Таблица 2

Способность грибов р. *Fusarium* вызывать симптомы фузариоза и продуцировать характерный для вида микотоксин

Вид	Наличие типичных симптомов фузариоза		Основной образуемый микотоксин
	на генеративном органе	на зерне	
<i>F. graminearum</i>	++	++	ДОН
<i>F. culmorum</i>	++	++	ДОН
<i>F. sporotrichioides</i>	+	–	Т-2
<i>F. poae</i>	–	–	НИВ
<i>F. langsethiae</i>	–	–	Т-2
<i>F. avenaceum</i>	++	+	МОН
<i>F. tricinctum</i>	+	–	МОН
<i>F. verticillioides</i> (на кукурузе)	++	+	ФУМ

++ – массовое явление; + – возможное явление; – отсутствие.

женность зерна и количество ДОН можно только в случае массового распространения грибов *F. graminearum* и *F. culmorum*.

Фузариоз початков кукурузы проявляется на поверхности пораженного початка в виде бледно-розового налета, при сильном развитии распространяющегося по всему початку и даже появляющегося на обертках. Пораженные зерновки кукурузы становятся тусклыми, грязно-бурыми, с розовыми пятнами, легко крошачимися. Как это обычно для заболеваний фузариозной этиологии, если в початке кукурузы рядом с очагом фузариозного поражения формируются зерна без признаков заболевания, то они также являются инфицированными (Headrick, Pataky, 1991; Nelson et al., 1992; Bullerman, Tsai, 1994). Суммарное количество пораженных зерен после обмолота початков в 2–3 раза выше, чем при визуальном осмотре (Иващенко и др., 2006).

В регионах распространения грибов *F. graminearum* и *F. verticillioides*, имеющих в жизненном цикле половую стадию, в конце вегетации на заселенной ткани расте-

ний могут формироваться перитеции сине-черного цвета. Они образуются на зрелых соцветиях, соломе, остатках стеблей, где, как правило, еще присутствуют остатки розового налета макроконидий.

Степень инфицированности зерна зависит не только от вида и агрессивности возбудителя, но также и от плотности его популяции, сроков заражения, физиологического состояния растения, условий окружающей среды. Невыраженность симптомов заболевания в поле на растениях и в партии зерна, как уже отмечалось, не является признаком отсутствия фузариоза. В лабораториях, контролирующих качество зерна, для выявления фузариозных зерен используют «Методические указания по учету фузариоза колоса и визуальному определению содержания фузариозных зерен в пшенице и ячмене» (1996 г.), утвержденные Министерством сельского хозяйства и продовольствия Российской Федерации и Госкомсанэпиднадзором России. При использовании зерна в хлебопекарной промышленности и на фуражные цели не допускается содержание фузариозных зерен более 1 %. Фузариозные зерна пшеницы обычно описываются как щуплые, морщинистые с вдавленной глубокой бороздкой и заостренными бочками; поверхность зерна обесцвеченная (белесая), меловидная, без блеска; эндосперм рыхлый, крошачийся; в бороздке и, особенно, в зародышевой части зерна имеется паутинообразный налет мицелия гриба белого или розового цвета и подушечки скопления конидий; зачастую зерна вздуты за счет частичного или полного отслаивания оболочек; низкая стекловидность зерна или полная ее потеря; зародыш зерна нежизнеспособный, на срезе темного цвета.

Типичные вышеприведенные симптомы поражения зерна в естественных условиях являются результатом заражения *F. graminearum* (реже *F. culmorum*). Существующая в нашей стране практика учитывать только видимые проявления фузариоза и рассматривать в качестве единственного возбудителя заболевания *F. graminearum* не отражает реальную ситуацию с фузариозом колоса и не позволяет правильно оценить его вредоносность.

2. ВОЗБУДИТЕЛИ ЗАБОЛЕВАНИЯ

2.1. ТАКСОНОМИЯ ГРИБОВ р. FUSARIUM

В 1809 г. немецким микологом Х. Ф. Линком все грибы, имеющие веретеновидно-серповидную форму конидий, были объединены в род *Fusarium*. С тех пор вот уже 200 лет классификация грибов р. *Fusarium* является объектом интенсивных попыток исследователей оценить существующее разнообразие признаков, выявить реально существующие виды, описать их свойства и систематизировать. За эти годы опубликовано несколько таксономических систем грибов этого рода, в которых число видов значительно варьировало. В одной из первых базовых таксономических систем немецких микологов Г.В. Волленвебера и О.А. Рейнкинга

(Wollenweber, Reinking, 1935) описано 66 видов, в системе американских ученых В.К. Снайдера и Г.Н. Хансена (Snyder, Hansen, 1940) – 9 видов. Английский миколог К. Бус (Booth, 1971) описал 44 вида, американские исследователи П.Е. Нельсон и Т.А. Тауссоун и южноафриканский ученый В.Ф.О. Марасас (Nelson, Toussoun, Marasas, 1983) – 30 видов. Активно используемая в настоящее время таксономическая система немецких микологов В. Герлаха и Х. Ниренберга (Gerlach, Nirenberg, 1982) включает 73 вида. На русском языке опубликованы две таксономические системы: А.И. Райлло (1950) – 55 видов грибов, и В.И. Билай (1955, 1977) – 31 вид. Даже такой краткий обзор показывает сложность систематизации этой разнообразной группы грибов. Она

заключается в том, что все существующие таксономические системы грибов р. *Fusarium* основаны на описании высоко изменчивых морфологических структур (их наличие, строение и способ образования). Однако значительная изменчивость морфологических признаков грибов происходит без четко выраженных границ и установление стандартов видов при визуальном анализе используемых характеристик часто является сложным даже для микологов.

На практике же определение грибов часто проводится специалистами даже без микологического образования, что приводит к публикации неточных и ошибочных данных по видовому составу грибов в данной местности, на определенном круге растений-хозяев. Такая ошибочная информация переносится из одной публикации в другую, ведет к неправомочным суждениям и дезориентации исследователей, значительно усложняет выявление реального видового состава на территории нашей страны и не позволяет интегрировать российские исследования с мировым опытом.

Со времени опубликования последней таксономической системы на русском языке (Билай, 1977) получены новые знания об изменчивости этих грибов, усовершенствованы принципы и методы их изучения. Идентификация грибов с использованием этих определителей сегодня часто не позволяет интерпретировать опубликованную информацию. Не хотелось бы прийти к такому же выводу, который сделали американские ученые о том, что 30–35-летний период использования на территории США таксономической системы В.К. Снайдера и Г.Н. Хансена (Snyder, Hansen, 1940), в которой все разнообразие грибов сведено к 9 видам, не привел к прогрессу в изучении этой опасной группы организмов (Stack, 2003). Действительно, сегодня невозможно, например, использовать результаты исследований, проведенных в те времена с грибом «*Fusarium roseum* Snyder, Hansen». По современным представлениям, этот вид объединяет значительное количество широко распространенных видов грибов, относящихся к секциям *Discolor*, *Gibbosum*, *Roseum*, *Arthrosporiella*: *F. acuminatum*, *F. avenaceum*, *F. culmorum*, *F. equiseti*, *F. graminearum*, *F. semitectum* и др.

Наличие характерных, серповидно-веретеновидных конидий не является основополагающим критерием для отнесения гриба к р. *Fusarium*. Конидии такой формы могут образовывать и некоторые виды родов *Cylindrocarpum*, *Acremonium*, *Gliocladium*, *Microdontium* и др. Гриб *Microdochium nivale*, например, вызывающий снежную плесень зерновых культур, образует серповидные макроконидии, по форме и размерам сходные с *F. culmorum*. Однако в результате анализа комплекса признаков (способность образования конидий, биоэкологические потребности, а также неспособность продуцировать фузариотоксины) этот вид в 1983 г. был удален из р. *Fusarium* и перенесен в другой род – *Microdochium*. В настоящее время не рекомендуется использовать устаревшее название патогена *F. nivale*, и заболевание следует называть не «фузариозная снежная плесень», а просто «снежная плесень».

В то же время не все виды р. *Fusarium* образуют серповидно-веретеновидные макроконидии или формируют их очень редко. Часто культуры *F. solani* имеют только овальные микроконидии, и был период, когда такие изоляты относили к грибам р. *Acremonium*. Судя по всему, широко распространенный на зерновых культурах гриб *F. roae* также редко идентифицируют правильно. Этот вид образует обильный воздушный мицелий и, как правило, только шаровидные микроконидии около 5–10 мкм в диаметре. В составе микобиоты зерна этот вид почти не учитывают несмотря на высокую скорость роста. Еще сложнее обнаружить медленно растущий вид *F. langsethiae*, формирующий слабый, почти невидный бесцветный мицелий, но образующий точно такое же спороношение, как *F. roae* (Гагкаева и др., 2008а). Изоляты двух последних видов являются продуцентами опасных микотоксинов, и учет их присутствия в комплексе патогенов зерна является необходимым.

До недавнего времени грибы р. *Fusarium* относили к классу дейтеромицетов (*Fungi imperfecti* – несовершенные грибы). Этот класс объединял виды грибов, в цикле развития которых была неизвестна стадия полового размножения. Сегодня в отношении большинства представителей несовершенных грибов была выявлена связь между бесполом спороношением и половой стадией, и они были отнесены к классу совершенных грибов. Часто родство геномов определяли только по молекулярно-генетическим признакам, поскольку у многих видов способность к образованию полового спороношения утеряна в процессе эволюции, у других ее трудно обнаружить в природе или получить в лабораторных условиях. В настоящее время, согласно международному Кодексу ботанической номенклатуры, род *Fusarium* относится к классу *Ascomycetes*. Половые (сумчатые) стадии подавляющего большинства видов р. *Fusarium* относятся к р. *Gibberella*, а также к р. *Albonectria* и *Haematonectria*. Большое практическое значение имеют грибы *Gibberella zeae* (сумчатая стадия *F. graminearum*) и *G. moniliformis* (сумчатая стадия *F. verticillioides*). К роду *Albonectria* относится *A. rigidiuscula* (телеоморфа вида *F. decemcellulare*), встречающийся в тропических и субтропических регионах. К роду *Haematonectria* – *H. haematococca* (телеоморфа гриба *F. solani*, одного из наиболее вредных и широко распространенных патогенов).

Образование половой стадии способствует выживанию в неблагоприятных условиях среды, а также лучшей адаптации в изменяющихся условиях. Самые «успешные» патогены, вызывающие фузариозы сельскохозяйственных культур, возделываемых на огромных площадях в мире, образуют половую стадию. К таким патогенам на зерновых культурах относятся *F. graminearum*, на кукурузе – *F. verticillioides* и на сое – *F. solani*.

За последние 20 лет биологическая наука сделала огромный скачок в понимании сущности концепции вида вообще и конкретно – вида грибов р. *Fusarium*. Все труднее на основании суммы характеристик культур грибов на питательной среде и особенностей микроморфологических признаков идентифицировать грибы до вида. Выяснилось, что изоляты, имеющие морфологическое

сходство, могут значительно различаться генетически и обладать разными свойствами. Это привело к появлению в научной литературе новых терминов: виды грибов комплекса *Gibberella fujikuroi*, группы видов *F. graminearum*, а также *F. oxysporum* и *F. solani*. Так, в 1982 г. микологи признали, что под названием *F. moniliforme* существуют несколько морфологически сходных грибов, значительно различающихся по своим свойствам, которые часто обозначают как виды грибов комплекса *Gibberella fujikuroi* (Гагкаева, Левитин, 2005). Идентифицировать эти виды достаточно сложно, но поскольку они продуцируют вторичные метаболиты, среди которых есть как опасные микотоксины, так и активно используемые человеком гиббереллины и вещества для биологической борьбы с вредными организмами, то знать разнообразие этих грибов на территории нашей страны необходимо. Они имеют некоторую приуроченность к питающим растениям (у одного она несколько уже, у других шире), различаются по патогенности и спектру продуцируемых микотоксинов. Из видов этой группы наиболее часто выявляются на зерновых культурах *F. verticillioides*, *F. proliferatum*, *F. subglutinans*.

Тем, кто не занимается изучением внутривидового разнообразия различных признаков грибов, трудно принять такой подход, однако многие микологи, изучающие грибы р. *Fusarium*, сталкиваются с ситуацией, когда морфологически сходные организмы проявляют колоссальные различия в свойствах. Лучше говорить о группе видов, понимая, что такое определение обобщает сумму морфологических признаков, для выявления же конкретных свойств определенного вида внутри этой группы необходимы дополнительные исследования. Это существующий в настоящее время этап развития науки. В будущем применение новых методов исследований неизбежно трансформирует наши знания, устранив возможные заблуждения, выявив объективную действительность. В последние годы постоянно публикуются описания новых видов р. *Fusarium*, и, как правило, для подтверждения их видового статуса и выявления родственных связей с другими, уже известными, видами используются молекулярно-генетические методы и анализ вторичных метаболитов.

Со времени публикации последней, как указывалось, наиболее обстоятельной таксономической системы (Gerlach, Nirenberg, 1982) число видов грибов р. *Fusarium* удвоилось. В том числе, и в России на территории Дальнего Востока и Сибири недавно найдены и описаны два новых для науки вида грибов р. *Fusarium*: *F. ussuriianum*, относящийся к комплексу видов *F. graminearum*, и *F. sibiricum*, морфологически сходный с *F. langsethiae* и *F. poae* (Yli-Mattila et al., 2009, 2011). В целом из зерна выделяют около 30 видов грибов р. *Fusarium*, имеющих различные биоэкологические потребности, степень патогенности и токсинопродуцирующую способность.

Основное внимание в связи с опасностью загрязнения зерна микотоксинами должно уделяться видам: *F. graminearum*, *F. sporotrichioides*, *F. langsethiae*, *F. poae*, *F. avenaceum* и *F. verticillioides*.

2.2. МИКОТОКСИКОЛОГИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА

Микотоксины (от греч. *mykes*, *mukos* – гриб + *toxikon* – яд) – низкомолекулярные вторичные метаболиты, продуцируемые токсигенными микроскопическими грибами. Токсигенность (от греч. *toxikon* – яд + *genes* – порождающий) – это способность организма образовывать вещества, обладающие токсическим действием на другие организмы. В последние годы стало очевидно существование строгой связи между видом гриба и спектром микотоксинов, которые он продуцирует. Выявлены и изучаются гены, ответственные за биосинтез той или иной группы микотоксинов, что позволяет устанавливать генетическую детерминированность этого признака для определенного вида гриба. Исследования токсинопродуцирующей способности видов грибов с использованием изолятов различного происхождения, идентификация которых подтверждена молекулярно-генетическими методами, в настоящее время являются бурно развивающимся разделом микотоксикологической науки. В **таблице 3** приведена сводная информация о способности некоторых видов р. *Fusarium* продуцировать микотоксины, составленная на основании последних публикаций (Кононенко и др., 2004; Bottalico, Perrone, 2002; Moss, Thrane, 2004; Thrane, 2001; Thrane et al., 2004; Leslie, Summerell, 2006; Jestoi et al., 2008; Vogelgsang et al., 2008).

Образуемые фузариевыми грибами микотоксины (ТрМТ, ФУМ, ЗЕН, ЭНН, МОН и др.) различаются по химическому строению и характеризуются различной токсичностью к теплокровным (Marasas et al., 1984; Thrane, 2001; Mirocha et al., 2003).

ТрМТ (трихотеценовые микотоксины) – наиболее широко распространенная и изученная группа метаболитов, продуцируемых грибами. По химическому строению они подразделяются на группу А (включает Т-2 и НТ-2 токсины, диацетоксисцирпенол – ДАС, моноацетоксисцирпенол – МАС, неосоланиол – НЕО) и группу В (ДОН, НИВ и их моноацетат и диацетат производные) (Ueno, 1983; Miller et al., 2001; Mirosha et al., 2003). Считается, что трихотецены группы А в основном более токсичны, чем группы В, а Т-2 токсин – один из наиболее остротоксичных среди фузариотоксинов (Miller et al., 2001).

Основные продуценты ТрМТ группы В – виды *F. graminearum*, *F. culmorum* и *F. cerealis*. Известно, что существуют два хемотипа изолятов грибов *F. graminearum* и *F. culmorum*, способные продуцировать или ДОН, или НИВ. Проведенный анализ изолятов этих видов, происходящих из разных регионов России, показал, что все они относятся к ДОН-хемотипу (Yli-Mattila, Gagkaeva, 2010).

Кроме того, в процессе биосинтеза ДОН изоляты грибов накапливают моноацетатные производные: 3-АсДОН или 15-АсДОН, количественная составляющая которых может быть существенной. Изоляты, образующие ДОН и 3-АсДОН и не образующие (или образующие незначительное количество) 15-АсДОН, характеризуются как 3-АсДОН разновидность. И наоборот, образующие ДОН

Способность грибов р. *Fusarium* к образованию основных микотоксинов

Вид	Трихотеценовые микотоксины				ЗЕН	МОН	ФУМ
	ДОН	НИВ	Т-2	ДАС			
<i>F. graminearum</i>	++	+			++		
<i>F. culmorum</i>	++	+			++		
<i>F. cerealis</i>		++		+	+		
<i>F. sporotrichioides</i>			++	+	+		
<i>F. poae</i>		++	+	++			
<i>F. langsethiae</i>			++	++			
<i>F. avenaceum</i>						++	+?
<i>F. tricinctum</i>						++	+?
<i>F. acuminatum</i>						+	
<i>F. sambucinum s.st.</i>			+	++			
<i>F. equiseti</i>		+?	+?	++	++		+
<i>F. verticillioides</i>							++
<i>F. proliferatum</i>						+	++
<i>F. subglutinans</i>					+	++	
<i>F. semitectum</i>			+?	+?	+	+	
<i>F. oxysporum</i>						++	+
<i>F. redolens</i>							+
<i>F. solani</i>						+	
<i>F. heterosporum</i>					+?		

Обозначения: ДОН – дезоксиниваленол; НИВ – ниваленол; Т-2 – Т-2 токсин, ДАС – диацетоксисцирпенол; ЗЕН – зеараленон; МОН – монилиформин; ФУМ – фумонизины; + – низкая; ++ – высокая; +? – несогласованность информации.

и 15-АсДОН и не образующие (или образующие относительно небольшое количество) 3-АсДОН относятся к 15-АсДОН разновидности гриба (Mirocha et al., 2003; Jennings et al., 2004). В зависимости от изолята и условий его выращивания соотношение количеств образуемых моноацетатов и ДОН варьирует в широких пределах (Леопов et al., 1990; Кононенко и др., 1991). Например, количество 3-АсДОН и 15-АсДОН, продуцируемое изолятами *F. graminearum*, достигало 50 % от образуемого количества ДОН (Mirosha et al., 1989).

В настоящее время хемотипы изолятов грибов достаточно легко выявляются молекулярными методами (Jennings et al., 2004). Установлено, что встречаемость изолятов грибов, образующих 3-АсДОН или 15-АсДОН, связана с их происхождением (Mirocha et al., 2003; Jennings et al., 2004). Показаны различия встречаемости хемотипов на территории России (Гагкаева, Ули-Маттила, 2007; Yli-Mattila et al., 2009). В дальневосточной популяции гриба *F. graminearum* встречаются 3-АсДОН и 15-АсДОН разновидности, в северокавказской – в основном 15-АсДОН, а в северо-западной – 3-АсДОН разновидность гриба. Все анализируемые изоляты *F. culmorum* российского происхождения охарактеризованы как 3-АсДОН разновидность (Yli-Mattila, Gagkaeva, 2010).

Показано, что виды *F. graminearum*, *F. culmorum*, *F. cerealis*, *F. sporotrichioides*, *F. poae* образуют ТрМТ и не способны синтезировать ФУМ и МОН. В то же время виды *F. sporotrichioides* и *F. langsethiae* образуют ТрМТ только группы А, а виды *F. graminearum*, *F. cerealis*,

F. culmorum продуцируют трихотецены группы В. Гриб *F. poae* образует в основном трихотецены группы В (НИВ), но также способен к биосинтезу небольших количеств трихотеценов группы А (Буркин и др., 2008; Thrane et al., 2004; Vogelgsang et al., 2008). Опубликованные ранее данные о способности гриба *F. poae* продуцировать значительные количества Т-2 токсина, по всей видимости связаны с ошибочной идентификацией изолятов. В этом случае ссылаются обычно на исследования А. Иоффе, который анализировал 25 изолятов р. *Fusarium*, выделенных из перезимовавшего зерна, вызывавшего заболевание алиментарно-токсической алейкией в России, и описал их как *F. poae*, продуцирующий высокое количество Т-2 токсина (Joffe, Yagen, 1978; Joffe, 1986). Однако большинство этих изолятов позднее были переидентифицированы как вид *F. sporotrichioides*, который морфологически сходен с *F. poae*, но образует значительные количества Т-2 токсина (Marasas et al., 1984; Liu et al., 1998).

Видоспецифичный характер токсинообразования грибов дает возможность с достаточной степенью вероятности прогнозировать присутствие того или иного микотоксина в растении в зависимости от видового состава патогенов в определенной агроэкологической зоне возделывания зерновых культур. Примером такого подхода служит история выявления в 1999 г. вида *F. langsethiae*. Обнаруженная несогласованность результатов анализа видового состава грибов и микотоксинов в зерне (высокие уровни Т-2 токсина при отсутствии изолятов *F. sporotrichioides*) привела норвежских исследова-

телей (Torp, Langseth, 1999; Torp, Nirenberg, 2004) к поиску продуцентов и описанию нового вида гриба *F. langsethiae*. Вследствие низкой скорости роста, отсутствия воздушного мицелия и пигмента его довольно сложно обнаружить в зерне микологическими методами, но высокий потенциал токсинообразования позволяет рассматривать *F. langsethiae*, как и гриб *F. sporotrichioides*, источником загрязнения зерна Т-2 токсином (Gagkaeva et al., 2006; Gavrilova et al., 2010).

Не способны продуцировать ТрМТ виды *F. solani*, *F. oxysporum*, *F. avenaceum*, *F. tricinctum*, комплекса *G. fujikuroi* (*F. verticillioides*, *F. proliferatum*, *F. subglutinans* и др.). Изоляты грибов *F. graminearum* и *F. culmorum* генетически не имеют возможности образовывать Т-2 токсин, ФУМ или МОН, тогда как изоляты *F. sporotrichioides* никогда не образуют НИВ. Однако и сегодня в научной литературе, а тем более в Интернете, встречается информация о продуцировании определенного микотоксина изолятами гриба, не способного его образовывать.

Показано, что способность продуцировать ДОН связана с агрессивностью патогенов. Полученные мутанты гриба *F. graminearum* с нарушенным синтезом ДОН вызывали незначительное поражение колосковых чешуек по сравнению с диким типом изолятов, способным продуцировать микотоксин (Snijders, Krechting, 1992; Desjardins et al., 1997; Mirocha et al., 1997; Proctor et al., 2002). Изолят с нарушенным синтезом ДОН проникал в растительную ткань, но не мог расти дальше и колонизировать ее. По данным А. Местерхази (Mesterházy et al., 1999; Mesterházy, 2002a), ДОН-продуцирующая способность изолятов *F. graminearum* пропорциональна агрессивности, и коэффициент корреляции между этими показателями, как правило, выше 0,9, то есть ДОН является одним из факторов агрессивности.

ФУМ – фумонизины – представлены большой группой соединений – на сегодняшний день идентифицировано 28 аналогов, из которых наиболее распространены и изучены ФУМ группы В (ФВ₁, ФВ₂, ФВ₃). Показано повышение агрессивности изолятов гриба *F. verticillioides* к кукурузе с увеличением уровня продуцирования ФВ₁ (Desjardins et al., 1995). ФУМ оказывают фитотоксический эффект. Показано, что высокая концентрация фумонизинов в семенах кукурузы может значительно влиять на их прорастание (Doehlert et al., 1994). Длина корешков уменьшалась на 75 % после 48 ч замачивания семян кукурузы в растворе фумонизинов (100 мг/кг).

2.3. МИКОГЕОГРАФИЯ ВИДОВ

Виды грибов р. *Fusarium* различаются по экологическим потребностям, поэтому они распределены по разным природным нишам не случайным образом – условия среды оказывают влияние на видовой состав патогенов. Поскольку большинство видов фузариевых грибов может существовать на широком круге растений, то встречаемость определенного вида, в первую очередь, определяется природно-климатическими особенностями региона, а его распространенность зависит от еже-

годных метеорологических флуктуаций. Часто из одного образца зерна можно выделить 10–15 разных видов грибов р. *Fusarium*, однако в каждой определенной местности характерно доминирование только 1–4 видов (Левитин и др., 1998). Даже из одной зерновки могут выделяться несколько видов грибов.

Обычно фузариоз зерна – заболевание, характерное для зон с теплым и влажным климатом. Именно такие условия благоприятствуют развитию гриба *F. graminearum*, вызывающего наиболее известные эпифитотии этой болезни. Однако многие виды рода *Fusarium* являются экологически пластичными грибами и распространены во всех зерносеющих регионах России, включая и регионы с недостаточным увлажнением в вегетационный период. Заражение зерна фузариевыми грибами выявлено в образцах из Якутии, Архангельской области, Поволжья и других, характеризующихся достаточно жесткими условиями для жизнедеятельности грибов.

К видам, имеющим ограниченное распространение, но в то же время оказывающим значительное влияние на качество получаемого зерна во всем мире, относятся *F. graminearum* и *F. verticillioides*. Широкой экологической пластичностью обладают токсинопродуцирующие грибы *F. avenaceum*, *F. sporotrichioides*, *F. poae*, *F. tricinctum*, которые рассматриваются как относительно слабые патогены, но их ежегодно выделяют из зерна, выращенного в разных областях России.

Проблеме внутривидовой структуры гриба *F. graminearum*, закономерностям его распространения, а также разработке принципов и схем ограничения его численности посвящено огромное количество научных публикаций. Хотя традиционно этот вид рассматривается как патоген зерновых культур в зонах с теплым и влажным климатом, в последние десятилетия его ареал значительно расширился и достиг северных зон возделывания зерновых культур в США, Канаде, Норвегии, Великобритании, Швеции (Nicholson et al., 2003; Waalwijk et al., 2003; Ward et al., 2008). Так, например, с 1939 по 1943 гг. в 529 образцах зерна ячменя, собранных в западной Канаде, не выявлено ни одного изолята *F. graminearum*, в 513 образцах, собранных в восточной Канаде, он выявлен только в 5 % (Gordon, 1952). Однако уже в 1993–1994 гг. все 117 образцов зерна, собранных в центральной части Канады (Abramson et al., 1998), и 79 из 91 образца, собранных в восточной Канаде (Martin et al., 2003), были инфицированы этим грибом.

Распространение *F. graminearum* в начале 2000-х годов в северные районы Европы (Великобритания, Нидерланды, Норвегия, Финляндия, север Германии и Польши), где ранее наиболее вредоносным патогеном зерновых был *F. culmorum*, привело к снижению численности последнего (Obst et al., 2002; Waalwijk et al., 2003; Xu et al., 2005; Stepien et al., 2008). Оба эти вида являются наиболее агрессивными патогенами среди возбудителей фузариоза зерна. Большинство их изолятов продуцируют ДОН и ЗЕН, но, как правило, при заражении *F. culmorum* в зерне накапливается меньше микотоксинов, чем в случае *F. graminearum* (Langseth et al., 1999; Jestoi et al., 2008).

Возможно отмечаемое потепление климата, особенно в зимние месяцы, способствует выживанию *F. graminearum* на новых территориях или же происходит его адаптация к более холодным условиям. Кроме того, на увеличение ареала *F. graminearum* сказались расширение посевов кукурузы в Европе, поскольку известно, что после кукурузы зерновые значительно сильнее поражаются *F. graminearum*, чем после других предшественников (Dill-Macky, Jones, 2000; Cromeu et al., 2002).

До последнего времени считалось, что в России (а ранее в СССР) *F. graminearum* имеет ограниченное распространение и является типичным патогеном зерновых культур на Дальнем Востоке (Пальчевский, 1891; Наумов, 1916; Абрамов, 1938; Егорова, Калантаевская, 2000), Северном Кавказе (Иванченко, 1960а, б; Кириенкова, 1992), в Центрально-Черноземном регионе (Селиванова и др., 1991), Украине (Клечковская, 1999; Крючкова и др., 2001). Однако в настоящее время он появился в комплексе патогенов, вызывающих фузариоз зерновых культур, возделываемых на Северо-Западе РФ (Гагкаева и др., 2009; Гаврилова и др., 2009, 2010). Впервые *F. graminearum* выявлен в Ленинградской области в 2003 г., в Вологодской, Кировской и Новгородской областях – в 2007, в Калининградской и Псковской областях – в 2008 г., а зараженность зерна этим видом достигала 24 % (Ленинградская область, 2005 г.).

F. culmorum в России массово встречался в партиях зерна, выращенных в Центральном, Центрально-Черноземном и Северо-Западном регионах РФ (Семенов и др., 1988; Григорьев и др., 1990, Шпилова, Гагкаева, 1992; Левитин и др., 1994; Кононенко и др., 1999). Однако, на наш взгляд, частота его встречаемости значительно снизилась в последние десятилетия (Гагкаева и др., 2009). Так, в 2007–2009 гг. на Северо-Западе РФ, где этот вид был одним из доминирующих в комплексе патогенов зерна, выявлены лишь его единичные изоляты.

F. cerealis часто и повсеместно выявляют зарубежные исследователи в комплексе возбудителей фузариоза зерновых колосовых культур и кукурузы (Kwaona, Chelkowski, 1988; Sugiura et al., 1993; Adler et al., 1995; Logrieco et al., 2003; Šrobárová et al., 2008). До недавнего времени он не был описан в России. Изоляты *F. cerealis* могут быть ошибочно определены как *F. culmorum* или *F. graminearum*, поскольку их морфологические характеристики имеют значительное сходство. В последние годы *F. cerealis* был выделен из зерна и корней зерновых культур, собранных на территории Дальневосточного, Южного и Центрального регионов (Гагкаева, 2009).

Широкая повсеместная распространенность грибов *F. sporotrichioides* и *F. poae*, способность к продуцированию значительных количеств ТрМТ ставят их в ранг наиболее опасных патогенов зерновых культур. Для *F. sporotrichioides* характерна высокая гетерогенность признаков. Этот вид способен образовывать хламидоспоры, что позволяет ему существовать в различных условиях, на широком круге однодольных и двудольных растений-хозяев. Выявление Т-2 токсина в зерне кукурузы в значительных количествах предполагает активное уча-

стие в патогенном процессе *F. sporotrichioides* (Кононенко, Буркин, 2008; Nicolaisen et al., 2009).

F. poae относительно малотребователен к теплу и влажности (Brennan et al., 2003; Doohan et al., 2003). В отличие от близкородственного вида *F. sporotrichioides* его выявляют в основном на зерновых злаковых культурах, а также на подсолнечнике. Этот вид явно доминирует в комплексе патогенов зерна овса в сравнении с другими культурами (Шпилова, 1994; Clear et al., 1996; Tekauz et al., 2004, 2008; Гаврилова и др., 2009).

Причины столь широкого распространения *F. poae* и его стабильной позиции в микобиоте злаков, отвоеванной у более агрессивных видов, до сих пор не имеют четкого объяснения. Этот вид – слабый патоген, редко образующий макроконидии и распространяющийся микроконидиями, не образующий хламидоспоры, должен бы проигрывать в конкуренции с более агрессивными видами. Действительно, во время колошения-созревания растений в годы с повышенной влажностью и температурой, благоприятствующими более агрессивным видам (*F. graminearum*, *F. culmorum*, *F. avenaceum* и др.), относительная доля этого гриба в комплексе патогенов уменьшается (Henriksen et al., 1999). Однако в более прохладных и сухих условиях он имеет явные преимущества и может быть едва ли не единственным представителем этого рода, развивающимся на зерне. *F. poae* – широко распространенный вид, вместе с грибом *F. avenaceum* доминирует повсеместно, кроме стран южной Европы (Polley et al., 1991; Parry et al., 1995; Botalico, Perrone, 2002; Lukanowski, Sadowski, 2002; Xu et al., 2005), – на зерновых в Японии (Sugiura et al., 1993), на кукурузе в Новой Зеландии (Lauren, Di Minna, 1999) и др. На зерне пшеницы в Кении этот вид встречается чаще, чем даже высокоагрессивный *F. graminearum* (Muthomi, Mutitu, 2003).

F. langsethiae был выявлен в 1999 г. в Норвегии и ареалом его считали север Европы – Норвегию, Великобританию, Финляндию (Torp, Nirenberg, 2004; Wilson et al., 2004; Yli-Mattila et al., 2004). Но в последние годы отмечают опасную тенденцию увеличения его встречаемости на зерновых культурах в более южных странах – в Польше (Lukanowski et al., 2008), Италии (Infantino et al., 2007). В конце 2009 г. появилось первое сообщение об обнаружении *F. langsethiae* в Иране (Kachuei et al., 2009).

В России *F. langsethiae* впервые был выявлен в 2003 г. в зерне ячменя из Ленинградской области (Gagkaeva et al., 2006). В последующие годы он встречался повсеместно на Северо-Западе России и в Кировской области, единичные изоляты гриба обнаружены в Орловской, Тюменской областях и в Краснодарском крае.

F. verticillioides – один из основных патогенов кукурузы, хотя встречается и на рисе, пшенице, сорго, рапсе, банане и других культурах, растущих, как правило, в условиях повышенной влажности. Часто *F. verticillioides* заражает кукурузу вместе с грибом *F. graminearum*, вызывая стеблевые гнили и гнили початков. Распространен повсеместно, где возделывается эта культура, особенно вредоносен при повышенной влажности. В пос-

ледние годы этот гриб, как и продуцируемые им фукозины, был обнаружен на территории Дании и Швеции, где начали возделывать кукурузу (Nicolaisen et al., 2009).

Кроме *F. verticillioides* из комплекса грибов *Gibberella fujikuroi*, в микофлоре зерновых растений встречаются виды *F. subglutinans* и *F. proliferatum*. Гриб *F. fujikuroi*, морфологически сходный с *F. proliferatum*, является патогеном риса (Gerlach, Nirenberg, 1982). Гриб *F. thapsinum*, морфологически сходный с *F. verticillioides*, может поражать стебли и метелки сорго (Silva et al., 2006), этот вид на территории России не отмечен, вероятно, из-за отсутствия подробных исследований микофлоры этого растения.

Еще один вид *F. nygamii* из комплекса грибов *G. fujikuroi* выделен из листьев бодяка с некротической пятнистостью в Ставропольском крае сотрудником ВИЗР А.О. Берестецким (Гагкаева и др., 2008б). Изolat этого гриба также выделен нами из зерна ячменя в Орловской области. На наш взгляд, *F. nygamii* представлен в микофлоре растений в сухих и теплых регионах страны, но, скорее всего, его идентифицируют как *F. oxysporum*.

F. tricinctum распространен повсеместно на зерновых культурах но, как правило, частота встречаемости этого вида низкая. Однако в некоторых образцах зараженность зерна этим видом достигает высоких показателей (28 % инфицированных зерен образца ячменя из Новгородской области в 2008 г.).

F. acuminatum встречается иногда с достаточно высокой частотой в образцах зерна из Сибири, Дальнего Востока, реже – на Европейской части РФ. В 2000 г. описан его морфологический вид-двойник *F. armeniacum* (Burgess, Summerell, 2000). Несмотря на морфологическое сходство, эти виды различаются по спектру образующих микотоксинов (Burgess et al., 1993; Burgess, Summerell, 2000), количеству и размерам хромосом (Nagy, Hornok, 1994).

F. equiseti широко распространен, особенно на Дальнем Востоке, встречается на многих растениях, часто

выделяется из почвы. Обычно его рассматривают как вторичный патоген, поскольку часто выделяют из растений, уже колонизированных другими патогенами.

Также в микофлоре зерна выявлены, но с низкой частотой встречаемости, *F. anguoides*, *F. dimerum*, *F. semitectum*, *F. heterosporum*, *F. oxysporum*, *F. sambucinum*, *F. solani*, *F. merismoides*, *F. torulosum* и другие виды этого рода.

Наблюдается некоторая, не всегда строгая, до сих пор не имеющая точного объяснения приуроченность видов р. *Fusarium* к растениям-хозяевам. Вероятно, существует повышенная аттрактивность химического состава тканей растений для определенного вида гриба, или же происходит совпадение фаз максимальной инфекционной активности патогена и наибольшей восприимчивости растения. Такая связь показана для вида *F. verticillioides* и кукурузы, *F. thapsinum* и сорго, *F. poae* и овса. Как правило, на зерне ржи встречаемость *F. avenaceum* выше, чем других видов фузариевых грибов, *F. equiseti* – чаще выделяется из зерна ячменя, чем других культур.

Сотрудниками ВИЗР и Всероссийского НИИ ветеринарной санитарии, гигиены и экологии (ВНИИВСГЭ) традиционно проводится системный мониторинг видового состава грибов и зараженности зерна в разных регионах России (Левитин и др., 1994, 1998; Шипилова, 1994; Иващенко и др., 1997, 2000, 2004; Кононенко и др., 1999; Пирязева, 2001; Малиновская и др., 2004; Пирязева, Малиновская, 2009; Гагкаева и др., 2009; Гаврилова и др., 2010). Результаты их исследований во многом совпадают и дают сходную картину представленности фузариевых грибов в различных эколого-географических условиях (табл. 4).

Контрастность климатических условий и многообразии растительного мира нашей страны позволяют предполагать значительное разнообразие существующих грибов. Кроме того, увеличение объемов импорта растительной продукции из разных стран, усиление туристических связей представляют реальную угрозу завоза изолятов грибов, нетипичных для нашей территории.

Таблица 4

Доминирующие виды в комплексе грибов р. *Fusarium* на зерновых злаковых культурах в России

Регион	Доминирующий вид
Северо-Западный	<i>F. poae</i> , <i>F. avenaceum</i> , <i>F. sporotrichioides</i> , <i>F. graminearum</i>
Северо-Восточный	<i>F. avenaceum</i> , <i>F. poae</i> , <i>F. culmorum</i>
Центральный	<i>F. avenaceum</i> , <i>F. poae</i> , <i>F. sporotrichioides</i> , <i>F. culmorum</i>
Центрально-Черноземный	<i>F. poae</i> , <i>F. avenaceum</i> , <i>F. graminearum</i> , <i>F. sporotrichioides</i> , <i>F. culmorum</i>
Поволжский	<i>F. poae</i> , <i>F. sporotrichioides</i> , <i>F. equiseti</i>
Южный:	
Краснодарский край	<i>F. graminearum</i> , <i>F. poae</i> , <i>F. sporotrichioides</i> , <i>F. proliferatum</i>
Северная Осетия	<i>F. graminearum</i>
Ростовская обл., Ставропольский край	<i>F. graminearum</i> , <i>F. sporotrichioides</i> , <i>F. poae</i> , <i>F. proliferatum</i>
Уральский	<i>F. poae</i> , <i>F. avenaceum</i>
Западно-Сибирский	<i>F. poae</i> , <i>F. avenaceum</i> , <i>F. sporotrichioides</i> , <i>F. acuminatum</i>
Восточно-Сибирский	<i>F. poae</i> , <i>F. acuminatum</i> , <i>F. sporotrichioides</i> , <i>F. avenaceum</i>
Дальневосточный:	
Приморский край, Еврейская АО	<i>F. graminearum</i> , <i>F. poae</i> , <i>F. avenaceum</i> , <i>F. sporotrichioides</i> , <i>F. acuminatum</i>
Хабаровский край, Амурская область	<i>F. graminearum</i> , <i>F. poae</i> , <i>F. sporotrichioides</i> , <i>F. equiseti</i>

Широкая амплитуда приспособительных реакций, характерная для грибов р. *Fusarium*, делает успешную интродукцию новых видов возможной. С этой точки зрения необходимо также проведение тщательной идентификации и мониторинга видового состава грибов в нашей

стране, что позволит отслеживать происходящие изменения биоразнообразия грибов. При этом надо учитывать высокую вероятность бессимптомного поражения растений, а также сложность идентификации грибов р. *Fusarium*.

3. ЭПИДЕМИОЛОГИЯ

3.1. ЖИЗНЕННЫЕ ЦИКЛЫ ВОЗБУДИТЕЛЕЙ

Грибы р. *Fusarium* существуют в анаморфной (бесполой) стадии развития (рис. 3а на цветной вкладке), у некоторых видов отмечается и телеоморфная (половая или сумчатая) стадия (рис. 3б, в на цветной вкладке). Большая часть жизни грибов проходит в бесполой стадии развития, включающей развитие вегетативного мицелия, конидий и образование хламидоспор (для некоторых видов, способных к этому). Вегетативное спороношение гриба на растительной ткани, заражение новых растений и вновь образуемое спороношение могут быть лимитированы только отсутствием восприимчивого питательного субстрата и наступлением неблагоприятных условий для развития гриба. Относительная простота формирования конидий позволяет грибу за короткий промежуток времени образовывать огромное количество инфекционных структур. При оптимальных условиях уже через несколько суток на колосковых чешуйках образуются многочисленные конидии, которые служат новым источником заражения растений. Период появления видимой массы конидий в поле зависит от времени инокуляции, восприимчивости растений, условий окружающей среды и в среднем составляет 5–10 суток. При благоприятных для гриба *F. graminearum* условиях он способен образовывать 3–4 генерации в период цветения – молочно-восковой спелости зерна.

В форме мицелия гриб сохраняется в семенах, на растительных остатках возделываемых культур и на дикорастущих сорняках (рис. 4 на цветной вкладке). Многие виды способны образовывать из клеток мицелия и конидий толстостенные хламидоспоры – покоящиеся споры с запасом питательных веществ, окруженные многослойной плотной оболочкой. Хламидоспоры служат как для переживания неблагоприятных условий, так и для расселения гриба. Попав вместе с растительной тканью или почвой в подходящую среду, они могут прорасти и формировать вегетативный мицелий.

Весной, с повышением температуры, начинаются рост грибов и образование конидий. Конидии и фрагменты гиф разносятся ветром, каплями воды или насекомыми и прорастают, попадая на поверхность восприимчивых тканей растений.

Патогенные виды р. *Fusarium*, в жизненном цикле которых существует половая стадия, в конце вегетационного периода, а также после уборки формируют плодовые тела гриба (перитеции) на пораженной грибом растительной

ткани. В перитеции формируются сумки, в каждой из которых находится по 8 аскоспор. Для их образования необходимо ультрафиолетовое излучение диапазона менее 390 нм. При благоприятных условиях перитеции могут созревать за 9–10 суток (Sutton, 1982). Нами отмечено массовое образование перитециев *G. zeae* в поле перед уборкой на колосьях и солоmine пшеницы и ячменя в Приморском и Краснодарском краях. В Краснодарском крае инокуляция озимой пшеницы суспензией конидий гриба *F. graminearum* в фазе цветения приводила к образованию перитециев на 25–32 % колосьев в фазе молочной спелости и 72–93 % – в период уборки. Для образования первого видимого конидиального спороношения в тех условиях было достаточно 4 суток, а для образования пока еще незрелых перитециев – минимум 16–18 суток. Часть перитециев формируется к уборке урожая, а массовое образование аскоспор происходит после перезимовки в апреле-июне (Ивашенко, Назаровская, 1990; Павлова и др., 1992). При созревании перитециев происходит разрыв оболочки, и аскоспоры с большой силой выбрасываются в воздух и разносятся ветром. Попав на растение, они прорастают ростковой трубкой и колонизируют растительную ткань. Достаточно нескольких инфекционных структур для начала развития заболевания. Так, при внесении в центральный цветок двух макроконидий гриба *F. graminearum* (Bai, 1995) было инфицировано 20 % колосков, когда вносили 10 макроконидий – 10–54 % (Stack, 1986). По мнению исследователей, пропагулы (инфекционные единицы, способные воспроизвести новый организм) незначительно различаются по инфекционности. Показано, что одинаковые по концентрации суспензии, состоящие из фрагментов гиф (1–2 мм длиной), конидий или аскоспор вызывают сходную интенсивность проявления симптомов заражения колоса (Xu, Fang, 1982).

3.2. ВЛИЯНИЕ УСЛОВИЙ СРЕДЫ НА РАЗВИТИЕ БОЛЕЗНИ

Грибы, как и все остальные организмы, постоянно испытывают влияние факторов окружающей среды. Широкое распространение одних видов грибов и узколокальное – других, регулярные эпифитотии в одних регионах и незначительное развитие заболевания в других, в первую очередь, связаны с условиями среды. К биотическим факторам можно отнести наличие субстрата, на котором могут жить и развиваться грибы. Поскольку большинство грибов р. *Fusarium* являются гембиотрофны-

ми патогенами с широким кругом растений-хозяев (за небольшим исключением), то ареал вида гриба, как правило, не ограничивается ареалами питающих растений. Также к биотическим факторам можно отнести сортовые особенности растения-хозяина, состав микрофлоры и многие другие, изменяющие плотность популяции патогенов и влияющие на интенсивность развития заболевания.

На распространение грибов и вызываемые ими заболевания значительно влияют абиотические (осадки, температура, влажность воздуха, туманы и росы и др.) и технологические (характеристика севооборота, насыщенность севооборота растениями-хозяевами, содержание азота в почве и его соотношение с фосфором, сроки сева, засоренность) факторы (Терехов и др., 2000).

В связи со значительным числом видов фузариевых грибов, способных инфицировать зерно и продуцировать микотоксины в широком диапазоне температур, лимитирующим фактором для развития заболевания является дефицит влажности. Особенно опасно, если период повышенной влажности совпадает с цветением – периодом наибольшей восприимчивости растения к заражению патогеном. При наличии инфекционного начала температура выше 15 °С в период цветения – созревания растений и повышенная (> 71 %) влажность воздуха (осадки, роса, близкое расположение источников воды) благоприятны для развития фузариоза. Выпадение более 10 мм осадков в течение 10 суток в период массового цветения растений приводит к развитию фузариоза, при негативных дополнительных факторах (предшественник, избыток удобрений и пр.) значимость осадков существенно возрастает.

Скорости роста и образования спороншения играют значительную роль в конкуренции за колонизацию субстрата. Оптимальная температура для роста различных видов в лабораторных условиях на питательной среде несколько различается: в среднем изоляты гриба *F. graminearum* лучше растут при 25 °С, *F. culmorum* – 20–25 °С, *F. avenaceum* – 20 °С и *F. verticillioides* – 30 °С. В среднем изоляты *F. culmorum* растут быстрее, чем изоляты других видов в диапазоне температур 10–30 °С (Doohan et al., 2003). Оптимальная температура для роста видов грибов *F. sporotrichioides*, *F. poae*, *F. langsethiae* – 24 °С. По нашим данным, при увеличении температуры среды до 30 °С скорость роста изолятов *F. sporotrichioides* составляет в среднем 86 % от оптимальной, *F. poae* – 55 %, а скорость роста *F. langsethiae* падает значительно и составляет в среднем 28 %.

На колосе пшеницы образование макроконидий *F. graminearum* происходит в течение 5 суток при температуре 20 °С и в течение 3 суток при 25–30 °С. Их образование значительно снижается при температуре ниже 16 °С и выше 36 °С. Инфекционный процесс тормозится при температуре ниже 15 °С и выше 32 °С. Повышенная влажность в результате дождя, тумана, капель росы в течение 36–72 ч способствует интенсивному заражению (Andersen, 1948).

Оптимальная температура образования на растительных остатках перитециев и аскоспор *G. zeae* – 25–29 °С.

Высокая относительная влажность способствует развитию перитециев и мицелия на растительных остатках. Условия среды, способствующие высвобождению аскоспор из перитециев, несколько отличаются от условий, благоприятных для развития заболевания. Аскоспоры появляются в широком диапазоне температуры 10–30 °С, однако их высвобождение снижается (на >80 %) во время дождя и при относительно высокой температуре воздуха (Doohan et al., 2003; Gilbert, Fernando, 2004). Для вылета аскоспор необходимо подсушивание зрелых перитециев (Paulitz, 1996; Markell, Francl, 2003). Это, по всей видимости, способствует разносу аскоспор ветром на дальние расстояния, в отличие от конидий, которые имеют меньший радиус распространения и служат вторичным источником инфекции в период вегетации растений.

Для прорастания аскоспор при температуре 20 °С достаточно относительной влажности выше или равной 53 %, тогда как макроконидии прорастают при влажности выше или равной 80 % (Beyer et al., 2005). Длительность периода повышенной влажности, необходимого для проявления симптомов заболевания зависит от температуры: при 25 °С – 20–48 ч, при 20 °С – 60–70 ч, в то же время при 15 °С видимых симптомов заражения грибом *F. graminearum* не наблюдали. Однако, если осадки обильные, то развитие симптомов, вызванных грибом *F. graminearum*, возможно и при температуре ниже 20 °С (McMullen et al., 1997; Hall, Sutton, 1998). Норвежские и канадские исследователи, выявившие *F. graminearum* в северных, относительно холодных регионах, предполагают, что именно повышенная влажность помогла этому грибу конкурировать с *F. culmorum* (Tekauz et al., 2000; Kosiaka et al., 2004).

Оптимальная температура для развития гриба *F. verticillioides* (30 °С) значительно выше, чем у других распространенных видов, минимальная – 10–14 °С, максимальная – 35–39 °С (Miller, 1994). В зерне кукурузы активный рост этого патогена начинается при влажности более 18–20 % (Munkvold, Desjardins, 1997). Показано, что на кукурузе в более северных и относительно теплых и влажных климатических условиях чаще встречаются *F. graminearum* и *F. subglutinans*, тогда как *F. verticillioides* и *F. proliferatum* – обычные патогены кукурузы в жарком и сухом климате (Sutton, 1982; Vigier et al., 1997). Отмечено, что увеличение встречаемости *F. graminearum* и уменьшение – *F. subglutinans* коррелировали с увеличением осадков (Reid et al., 1999, 2002).

Условия окружающей среды значительно влияют на патогенность грибов и продуцирование ими вторичных метаболитов, и не всегда эти условия совпадают с условиями оптимального роста гриба. Так, оптимальная температура для роста гриба *F. sporotrichioides* колеблется от 22 до 25 °С, а для токсинообразования – от 2 до 10 °С (Билай, 1953). Показано, что оптимальная температура образования ДОН – 28–30 °С, ЗЕН – 20 °С, а НИВ и 3-АсДОН – 20 и 15 °С, соответственно (Llorens et al., 2004).

Интересные данные получены при инокуляции колосьев пшеницы суспензиями макроконидий и аскоспор равной концентрации при температуре 20 °С и разной

влажности воздуха. Так, заражение макроконидиями гриба *F. graminearum* в условиях относительной влажности более 90 % привело к большему накоплению ДОН, чем заражение аскоспорами этого гриба. В то же время при относительной влажности 53 и 80 % значительно больше ДОН в зерне выявлено при заражении аскоспорами (Beyer et al., 2005).

Инокуляция листьев вейника тростниковидного конидиями гриба *F. avenaceum* при 20 °C вызывала значительно большее поражение, чем при 30 °C (Winder, 1999). Установлено, что концентрация фумонизина В₁ положительно связана с влажностью зерна кукурузы и отрицательно – со средней температурой и влажностью воздуха (Orsi et al., 2000).

Влияние на развитие заболевания и продукцию фузариотоксинов оказывают множество факторов: субстрат, его влажность, микрофлора, температура, применение пестицидов, внесение удобрений и другие факторы.

Выявленное американскими учеными Р. Стрэнге и Х. Смитом (Strange, Smith, 1971, 1978) стимулирующее влияние пыльцы на развитие заболевания во многом объясняет высокую восприимчивость растений в фазе цветения. Выяснилось, что пыльца растений содержит холин и бетаин и способствует усилению роста грибов *F. graminearum*, *F. culmorum* и *F. avenaceum*. Добавление пыльцы к суспензии конидий гриба в несколько раз усиливало рост патогена и развитие фузариоза. Показана связь между интенсивностью заболевания и наличием открыто цветущих цветков в колосе. Инокулированные колоски с пыльниками через 48 ч имели симптомы заболевания, в то время как колоски с удаленными пыльниками оставались здоровыми. Как *F. graminearum*, так и *F. culmorum* обильно росли на поверхности пыльцы (Kang, Buchenauer, 2000). На кукурузе пыльца стимулирует рост гриба *F. graminearum* в листовых влагалищах, междоузлиях, нитях на початках (Naik, Busch, 1978). Учитывая массу образуемой пыльцы (метелки кукурузы формируют до 250 кг пыльцы на 1 га), в поле в период цветения растений создаются условия, стимулирующие развитие инфекции. Феномен усиления развития фузариоза на полях, где предшественником была свекла (Гагкаева, 1994), также можно объяснить высоким содержанием бетаина в тканях культуры.

Патоген и растение-хозяин не существуют сами по себе. На развитие заболевания влияют также взаимодействия между представителями микрофлоры, обитающими в биоценозе. Так, фумонизины подавляют развитие конкурентных видов р. *Fusarium* (Keyser et al., 1999), фузариевая кислота имеет ярко выраженный антибактериальный эффект (Vascon et al., 2006), боверицин оказывает действие на комплекс (патогенный или в целом на состав) микрофлоры семян кукурузы, что влияет на взаимодействия этих организмов в растении (Saunders, Kohn, 2008). Известно, что кукуруза, зараженная *F. verticillioides*, меньше поражается другими патогенами (*F. graminearum*, *Aspergillus* spp., *Diplodia maydis*) и меньше накапливает их микотоксины (Martin et al., 2001).

Инокуляция в теплице колосьев озимой пшеницы *Alternaria alternata*, *Botrytis cinerea*, *Cladosporium*

herbarum и последующая инокуляция *F. culmorum* снижали развитие фузариоза на колосковых чешуйках с 19 % до 4, 6 и 5 %, соответственно (Liggitt et al., 1997). Норвежские исследователи показали положительную связь между грибами *F. avenaceum*, *F. tricinctum* и *A. infectoria*, *F. culmorum* и *F. poae*. Негативная корреляция выявлена между *F. graminearum* и другими видами р. *Fusarium*, *F. culmorum* и *A. infectoria*, *F. graminearum* и *A. infectoria* (Kosiaka et al., 2004). Немаловажное значение имеют вторичные метаболиты грибов, антагонистически влияющие на конкурентов. Показано, что продуцирование фумонизина ФВ₁ грибом *F. verticillioides* значительно уменьшалось при 15 °C в присутствии *F. graminearum*, но повышалось при 25 °C (Martín et al., 1998, Velluti et al., 2000). Присутствие *F. verticillioides* не влияло на продуцирование ЗЕН грибом *F. graminearum*, а совместное культивирование изолятов *F. graminearum* и *F. subglutinans* на зерне кукурузы всегда приводило к уменьшению на 13–76 % (в среднем 62 %) образования ДОН (Cooney et al., 2001). Обработка колосьев пшеницы грибом *F. equiseti* значительно уменьшала количество в зерне ДОН (>70 %), что по эффективности было сопоставимо с результатом обработки тебуконазолом (Dawson et al., 2004).

Действие фунгицидов на грибные патогены нужно рассматривать не как простое уменьшение развития заболевания, а как результат влияния всего комплекса микрофлоры и взаимодействия его участников между собой, с растением и окружающей средой (Соколова и др., 2001; Соколова, 2008). Показано, что изоляты даже одного вида гриба могут различным образом реагировать на действие фунгицидов: одни снижают, а другие увеличивают продуцирование микотоксинов. Норвежские исследователи отмечали повышение инфицированности зерна фузариевыми грибами (*F. avenaceum* и *F. tricinctum*) на полях, обработанных против листовых болезней фунгицидами, по сравнению с необработанными (Henriksen, Elen, 2005).

Показано, что гербицид глифосат может усилить заболевание, вызванное грибами *F. graminearum*, *F. culmorum* и *F. avenaceum* (Brown, Sharma, 1984; Levesque et al., 1987; Levesque, Rahe, 1992). В Канаде выявлена положительная корреляция между развитием фузариоза колоса и обработкой полей глифосатом в предшествующие 18 месяцев (Fernandez et al., 2005; Powell, Swanton, 2008). Обработка пырея ползучего глифосатом усилила его поражение *F. culmorum*, что увеличило зараженность выросшего впоследствии на этом поле ячменя (Lynch, Penn, 1980). Есть ряд работ, демонстрирующих увеличение плотности популяции грибов р. *Fusarium* в почве и в ризосфере растений, обработанных глифосатом, по сравнению с необработанными (Sanogo et al., 2000; Kremer et al., 2005). Обусловлено это прямым избирательным влиянием гербицида на грибы и, в целом, на микрофлору почвы, повышением восприимчивости культурных растений или усилением активности грибов на отмирающих после воздействия гербицида сорных растениях предстоит выяснить (Filion et al., 2003; Powell, Swanton, 2008).

3.3. ИСТОЧНИКИ ИНОКУЛЮМА

Количество инокулюма, особенно первичного, играет огромную роль в возникновении заболевания. На плотность инфекционного начала влияют расстояние от источников инокулюма до генеративных органов зерновых и синхронизация массового образования спор патогена с фазой максимальной восприимчивости растения.

Сохранение инфекции в семенах. При уборке идет массовое заsporение зерна – к поверхности зерновки пристают споры и фрагменты гиф грибов. Поверхностное заsporение семян не обязательно приводит к заражению зерновки и в последующем – корней и проростка, так как высока вероятность гибели заразного начала в процессе хранения зерна. Основная опасность в этом случае – вероятная активизация гриба при повышенной влажности в процессе хранения и проникновение его с поверхности в глубинные слои зерновки.

В настоящее время нет доказательств системного распространения грибов *r. Fusarium* по тканям растения от основания до генеративных органов (Наумов, 1916; Тупеневич, 1936; Абрамов, 1938; Гешеле, Иващенко, 1975). Этот вопрос остается открытым и, по всей видимости, зависит от вида патогена, растения и условий их взаимодействия. Не выявлено системное распространение изолятов *F. graminearum* от зараженного семени до зерна нового урожая пшеницы и ячменя – гифы не поднимались выше третьего междоузлия и в основном локализовались в паренхиме соломины (Xi et al., 2008). Не выявлена связь ($r = 0,24$) между инфицированностью высеянных семян и полученного зерна (Birzele et al., 2002).

При заражении почвы *F. graminearum* гриб затем был найден в междоузлиях растения пшеницы (в третьем – до 15–20 %), но колосья были свободны от инфекции так же, как и в контроле (Bennett, 1931, цит. по Bushnell et al., 2003).

Однако недавно было показано системное распространение инфекции от семян кукурузы по тканям ксилемы до вновь образованных початков (Wilke et al., 2007). Инокуляцию семян проводили изолятами гриба *F. verticillioidea*, генетически модифицированными зеленым флуоресцирующим белком (GFP). Но большинство исследователей все же считает, что посев инфицированных патогенами семян не приводит к фузариозу генеративных органов (Gilbert et al., 2003a), или системная инфекция играет незначительную роль в развитии заболевания, по сравнению с воздушной (Munkvold et al., 1997).

Зараженность семян имеет важное значение в переносе инфекции вместе с партиями семян из одного региона в другой. В течение нескольких лет нами проводится анализ зараженности зерна и видового состава патогенов сортов овса и ячменя на госсортоучастках (ГСУ) в Ленинградской области. Начиная с 1937 г., здесь возделываются и оцениваются сорта зерновых культур, семена которых получают из различных селекционных учреждений России. Отмечены не только относительно высокая зараженность зерна на ГСУ, что можно объяснить насыщенностью севооборота зерновыми культурами, но и значительно более широкий видовой состав гри-

бов *r. Fusarium*, по сравнению с существующим в области на рядовых посевах зерновых (Гаврилова и др., 2009).

Сохранение инфекции в почве и на растительных остатках. Изучение поведения в почве грибов показало, что споры грибов *r. Fusarium* сохраняются не в самой почве, а в растительных остатках, находящихся как в почве, так и на ее поверхности. В почвенных образцах значительно дольше сохраняются виды, способные обильно образовывать хламидоспоры, – *F. oxysporum*, *F. solani*, *F. equiseti*. Хламидоспоры сохраняют жизнеспособность до десяти лет и при наступлении благоприятных условий прорастают в новый мицелий. С увеличением глубины отбора образцов почвы количество спор фузариевых грибов снижается, а на глубине 20 см и более они почти не отмечались (Марланд, 1935). Значительно большее их количество было получено из образцов почвы под стерней (1900 спор/г), чем из вспаханной под пар (135 спор/г).

Большинство фузариевых грибов могут существовать как сапротрофы и на живых растениях, и на их растительных остатках. Они играют важную роль в биоценоотическом круговороте, участвуя в процессах деградации целлюлозы, лигнина и других субстратов. Однако растительные остатки всех восприимчивых к фузариевым патогенам культур на поверхности почвы являются одним из основных источников инфекции (Khonga, Sutton, 1988; Stack, 1989; Fernando et al., 1997). Показано, что когда *F. graminearum* перезимовывает на пшеничной соломе, частота выделения из нее гриба в течение зимы снижается с 40 до 24 % (Sutton, 1982). Выживание происходит лучше в тканях, более устойчивых к разложению (междоузлиях). В первую очередь, это заметно по остаткам кукурузы, которые, долго сохраняясь, не один год служат источником заболевания (Sutton, 1982; McMullen et al., 1997).

Грибы *F. graminearum* и *F. verticillioidea* выживают на остатках пшеницы и кукурузы, оставленных на поверхности почвы, в течение 3 лет и более и образуют многочисленные перитеции (Khonga, Sutton, 1988; Francl et al., 1999; Inch, Gilbert, 2003a). При отсутствии вспашки не менее 30–60 % растительных остатков остаются на поверхности почвы, а грибы в жизнеспособном состоянии сохраняются в них несколько лет. Заглубление растительных остатков на 7,5–20 см значительно снижало выживаемость гриба *F. graminearum* (Pereyra et al., 1999). Американские ученые Е. Хонга и Д. Саттон (Khonga, Sutton, 1988) заразили остатки пшеницы и кукурузы грибом *F. graminearum* и поместили их в поле на высоте 10 см над поверхностью почвы, на почве и на глубине 10 см. Перитеции формировались на остатках кукурузы и пшеничных колосьях и зернах, находящихся на почве и над почвой, в течение двух следующих после начала опыта сезонов. В растительных остатках, помещенных в почву, сохранялся мицелий патогена, однако через вегетационный период рост гриба уже не наблюдался.

Изучая грибы *r. Fusarium* на различных субстратах, канадские исследователи выделили 33,3 % изолятов из растительных остатков, 18,6 % из корней и 48,1 % из почвы, при этом на растительных остатках разнообразие

видов было значительно выше, чем в других вариантах (McMullen, Stack, 1983). Во время самой известной эпифитотии 1993 г. в северных штатах США была выявлена сильная связь между отсутствием обработки почвы с оборотом пласта перед посевом зерновых в течение нескольких предшествующих лет и накоплением инокулюма, и как следствие, увеличением распространения фузариоза и потерями урожая (McMullen et al., 1997). Немецкие исследователи показали достоверную корреляцию ($r = 0,74$) между выявлением грибов на растительных остатках в почве и зараженностью зерна (Birzele et al., 2002).

Незерновые сельскохозяйственные растения также могут поражаться грибами р. *Fusarium* (Gilbert et al., 2003b). Так, например, в Бразилии, где сою и пшеницу часто сеют друг за другом, *F. graminearum* изолируют с высокой частотой как из остатков сои (12–65 %), так и из пшеничной соломы (35–85 %) (Fernandez, Fernandes, 1990).

Дикорастущие растения – резерваторы инфекции. Многие виды фузариевых грибов имеют широкий диапазон растений-хозяев, и это приводит к тому, что в природе всегда присутствует инфекционное начало. Показано, что дикорастущие злаковые растения являются источниками и накопителями различных видов р. *Fusarium*, включая *F. graminearum* (Inch, Gilbert, 2003b).

Количество выделений грибов р. *Fusarium* значительно выше из сорняков, растущих на полях после зерновых, чем с полей после картофеля (Fernandez, 1991). В Узбекистане фузариевыми грибами поражено 28–30 % сорных растений, относящихся к 23 видам и 20 семействам. Группу наиболее часто выделяемых видов составили в том числе *F. graminearum*, *F. moniliforme*, *F. sambucinum* (Шералиев, 2001). В Северной Осетии нами выявлены дикорастущие злаки семейства мятликовых, имеющие на колосковых чешуйках типичные симптомы фузариоза, вызванные грибом *F. hetero-*

sporum (рис. 4 на цветной вкладке). Многолетние дикорастущие растения в силу своей распространенности и длительного периода вегетации могут служить мощными резерваторами инфекции в природе. В 2003–2006 гг. мы изучали грибы р. *Fusarium*, вызывающие пятнистости и гнили листьев, стеблей, соцветий и корней бодяка и осота – повсеместно распространенных многолетних сорняков (Гагкаева и др., 2008б). Из различных частей растений, собранных на европейской территории, были выделены изоляты 15 видов этого рода. Наибольшее количество изолятов относилось к *F. avenaceum* (28,9 %), *F. sporotrichioides* (20,2 %) и *F. solani* (13,1 %). Изоляты грибов, выделенные из многолетних сорняков с некротической пятнистостью, собранные на Дальневосточной территории, встречались также в зерне культурных злаковых растений (**табл. 5**). Значительная доля изолятов как на сорняках, так и на зерновых культурах относилась к виду *F. sporotrichioides*. Изоляты *F. graminearum* и *F. poae* с высокой частотой выделялись только на зерновых.

Разные виды сорняков часто не имеют видимых симптомов поражения грибами, однако из внутренних слоев растительной ткани грибы выделяют (Jenkinson, Parry, 1994b). В Ленинградской области из бессимптомных генеративных органов дикорастущих злаковых растений (мятлик, пырей, вейник) выделяли виды *F. avenaceum* и *F. tricinatum*, также с высокой частотой встречающиеся на зерне. Вполне вероятно, что грибы на сорных растениях не являются основным источником заражения зерновых культур, однако сорняки способствуют выживанию патогенов в отсутствие растений-хозяев. Возникновение благоприятных условий для массового размножения грибов приводит к неминуемым эпифитотиям фузариоза культурных растений, возделываемых на значительных площадях и в подавляющем большинстве неустойчивых к инфекции.

Таблица 5

Видовой состав р. *Fusarium* на зерновых культурах и корнеотпрысковых сорных растениях (Хабаровский и Приморский края, 2006 г.)

Вид	Доля вида в комплексе грибов р. <i>Fusarium</i> (%)						
	зерновые культуры				сорные растения		
	овес	пшеница	ячмень	в среднем	бодяк	осот	в среднем
<i>F. graminearum</i>	20,0	17,0	5,3	14,1	0	0	0
<i>F. poae</i>	38,6	8,0	10,5	19,0	0	0	0
<i>F. sporotrichioides</i>	20,0	30,0	36,8	28,9	22,6	5,6	14,1
<i>F. equiseti</i>	5,7	9,0	34,2	16,3	9,7	22,2	16
<i>F. semitectum</i>	0	0	2,6	0,9	12,9	5,6	9,3
<i>F. cerealis</i>	2,8	2,0	0	1,6	9,7	0	4,9
<i>F. acuminatum</i>	2,0	6,0	5,3	4,4	4,8	11,1	8
<i>F. avenaceum</i>	2,8	6,0	2,6	3,8	3,2	11,1	7,2
<i>F. tricinatum</i>	1,0	1,0	0	0,7	1,6	2,8	2,2
<i>F. solani</i>	0	5,0	0	1,7	11,3	2,8	7,0
<i>F. oxysporum</i>	0	2,0	2,6	1,5	4,8	11,1	8,0
<i>F. heterosporum</i>	3,6	8,0	0	3,9	0	0	0
<i>F. proliferatum</i>	3,6	6,2	0	3,3	3,2	0	1,6
<i>Fusarium</i> spp.	0	0	0	0	16,1	27,8	21,5
Число штаммов (шт.)	140	80	38	258	62	36	98

3.4. ПУТИ РАСПРОСТРАНЕНИЯ ИНФЕКЦИИ

Источник первичной инфекции – конидии, фрагменты гиф и, при наличии сумчатого спороношения, аскоспоры грибов.

Сумчатое спороношение образуется при наступлении неблагоприятных условий, в конце созревания, после отмирания растения или после перезимовки. Аскоспоры из перитециев *G. zeae* заражают рядом находящиеся растения или переносятся ветром на значительные расстояния (Gilbert, Fernando, 2004). Используя споровые ловушки, американские исследователи улавливали аскоспоры на высоте до 180 м, в том числе и над озерами и местностями, где отсутствовали сельскохозяйственные угодья (Del Ponte et al., 2002).

В вегетационный период источником вторичной инфекции являются конидии и фрагменты гиф, образующиеся на колосковых чешуях зараженных растений. Ветром конидии могут разноситься на значительные расстояния. Так, жизнеспособные конидии *F. moniliforme* были обнаружены в воздухе за 300–400 км от полей (Ooka, Kommedahl, 1977). Многие патогены зерновых культур образуют значительно больше микроконидий, чем макроконидий (*F. poae*, *F. langsethiae*, *F. sporotrichioides*, *F. tricinctum*, *F. verticillioides*, *F. subglutinans*, *F. proliferatum*). Как правило, быстрообразующиеся 1–2-клеточные микроконидии легко разносятся ветром, каплями воды, насекомыми и являются основным источником инфекции в период вегетации.

Показано, что одиночные макроконидии *F. culmorum* могут рассеиваться с остатков соломы, находящихся на поверхности почвы, на 60 см вертикально и 100 см горизонтально, но в то же время половина конидий не распространяется дальше 12–14 см (Jenkinson, Parry, 1994a). Конидии *F. avenaceum*, чаще встречающиеся в конгломератах из нескольких штук, распространялись не более чем на 90 см в длину и 45 см в высоту, а большинство было обнаружено не далее 17 и 4,5 см, соответственно.

Результаты других опытов показали, что конидии *F. culmorum* и *F. poae* разносятся с поверхности почвы максимально на 60 см в длину и 70 см в высоту (Horberg, 2001). Таким образом, лишь незначительная часть инокулюма с растительных остатков в почве может сразу достигнуть колоса. По всей видимости, листья растений служат тем «мостом», который позволяет грибу пересекать расстояние от почвы до колоса. Изоляция грибов из листьев как с симптомами некротической пятнистости, так и без симптомов предполагает, что грибы выживают в вегетационный сезон на растениях и как патогены, и как сапротрофы (Ali, Francl, 2001; Osborne et al., 2002).

Органотропная специализация отсутствует и, как правило, при благоприятных условиях фузариевые грибы способны поражать любую часть растения. Сотрудниками ВНИИФ в Кировской и Московской областях отмечены пятнистости листьев ржи фузариозной этиологии (Самохина, Коваленко, 2004–2005). По данным амери-

канских исследователей, из 4–52 % листьев пшеницы с симптомами пятнистостей выделялся грибок *F. graminearum* (Ali, Francl, 2001). В период от появления 3 листьев до молочной спелости из листьев пшеницы как с пятнистостями, так и без признаков поражения выделяются виды *F. acuminatum*, *F. avenaceum*, *F. equiseti*, *F. graminearum*, *F. sambucinum*, *F. sporotrichioides* и *F. poae* (Francl et al., 2000). Только на одном листе обнаруживали до 1500 спор грибов р. *Fusarium* (Osborne et al., 2002), что предполагает значительный потенциал инокулюма на листьях растений в поле.

Даже во время эпифитотии фузариоза видно, что, несмотря на повсеместное распространение заболевания, на полях зерновых, посеянных после пшеницы или кукурузы, развитие фузариоза значительно выше, чем после других культур. Таким образом, даже на фоне благоприятных для заболевания погодных условий и повсеместного распространения фузариоза, источник инфекции с растительных остатков играет в развитии заболевания более значительную роль, чем инокулюм, занесенный с отдаленных или даже близлежащих полей.

Распространение патогенов в новые регионы обитания может происходить вместе с семенами. В 1960-е гг. в северных и северо-западных районах СССР были выявлены нетипичные для этой зоны виды грибов *F. moniliforme* и *F. graminearum* в посевах кукурузы, завезенные с семенами этой культуры из районов их обычного распространения (Калашников, 1958; Хохряков, Потатосова, 1958). В России кукурузу выращивают на силос и зеленый корм практически повсеместно, за исключением северных районов, и поэтому вполне вероятно распространение патогенов из южных районов возделывания кукурузы на семена. Расширение их ареалов может быть остановлено только климатическими факторами. Американские ученые также предполагают, что инфицированное зерно, использованное для приготовления корма, завезенного в регионы, где фузариоз зерна не был проблемой, явилось причиной появления там заболевания (McLaren et al., 2003; Gilbert, Fernando, 2004).

Большое значение в распространении и сохранении грибов имеют птицы, насекомые и другие членистоногие. Птицы, например скворцы, расклеывая зерна кукурузы, повреждают початки и разносят инфекцию за пределы поля (Gordon, 1959; Sutton, 1982).

Уменьшение поражения вредителями трансгенных линий кукурузы с Vt геном (перенесен из *Bacillus thuringiensis*), приводит к уменьшению поражения початков фузариевыми грибами и накоплению существенно меньше МТ (Schaafsma et al., 2002).

Хорошо известен факт зависимости развития фузариоза початков от повреждения кукурузным мотыльком и хлопковой совкой (Гешеле, Иващенко, 1973; Munkvold, Desjardins, 1997). *F. graminearum* был выделен из взрослых жуков блестянки четырехточечной (*Glischrochilus quadrisignatus*) и личинок длинноусой блошки (*Diabrotica longicornis*), трипсов, кузнечиков (Gordon, 1959; Sturz, Johnston, 1985; Parry et al., 1995; Kemp et al., 1996; Munkvold, 2003). Особи оранжевого злакового комарика

(*Sitodiplosis mosellana*), предварительно зараженные грибом *F. graminearum*, вызывали фузариоз колоса, потери урожая в этом случае составили 6,3 % (Mongrain et al., 1997). Известно, что *F. roae* находится в симбиотических взаимоотношениях с насекомыми, например с трипсами (*Limothrips*), тлями (*Sitobion*), и клещами (*Siteroptes graminum*, *S. avenae*), которые питаются этим грибом (Кальвиш, 1969; Pettersson, Olvang, 1997). Вероятно, слад-

коватый запах, характерный для многих культур этого гриба, привлекает насекомых и клещей, которые способствуют массовому распространению патогена.

В послеуборочный период в валках, на току и в складах при условиях повышенной влажности (>14 %) происходит заражение здоровых зерен от инфицированных. В этом случае процент поражения зерна за сутки может увеличиться в 1,5–2 раза (Временные рекомендации, 1991).

4. РАСПРОСТРАНЕННОСТЬ ЗАБОЛЕВАНИЯ В РОССИИ

Фузариоз хлебных злаков впервые в России был выявлен на Дальнем Востоке. Первые официальные сведения об этом заболевании в Приморском крае относятся к 1882 г., хотя отравления при употреблении больного зерна на этой территории наблюдали задолго до этого (Наумов, 1916). Потребление фузариозного зерна у людей и животных вызывало рвоту, поражение центральной нервной системы, приводящее к возбуждению и судорогам, расстройствам зрения. Симптомы часто напоминали отравление алкоголем, поэтому в народе такое зерно и вызываемое им заболевание называли «пьяный хлеб». Первым исследователем фузариоза в Приморье был сотник казачьего полубатальона Н.А. Пальчевский (Пальчевский, 1891). За помощью в исследованиях он обратился к профессору в Санкт-Петербурге М.С. Воронину, который, проведя анализ присланного ему растительного материала, предположил, что причиной «пьяного хлеба» является гриб *F. roseum* с сумчатой стадией *G. saubinetii* (современное название *F. graminearum* с сумчатой стадией *G. zaeae*) (Воронин, 1890–1892). Он же предложил меры борьбы с заболеванием: ранний посев, «плодосмен», тщательная очистка зерна и др. В дальнейшем изучение фузариоза хлебных злаков на Дальнем Востоке продолжили А.А. Ячевский (1904), Н.А. Наумов (1916) и И.Н. Абрамов (1938). Только в 1973 г. японскими исследователями Т. Йошизава и Н. Мороока (Т. Yoshizawa и N. Murooka) было выделено и химически идентифицировано само отравляющее вещество, которое было названо vomitоксин (от английского vomiting – рвота) (Mirocha et al., 2003). Это название считается устаревшим, современное название микотоксина – дезоксиниваленол (ДОН).

Другое известное заболевание людей, связанное с фузариевыми грибами – септическая ангина, позже названное алиментарно-токсическая алейкия (АТА), произошло в период с 1932 по 1945 гг. В основном от него пострадало сельское население Алтайского края, Куйбышевской, Чкаловской (ныне Оренбургская), Саратовской, Ульяновской, Тамбовской, Ярославской, Кировской областей, Казахстана, Татарии и Башкирии (Саркисов, 1948). Употребление в пищу плесневелого или перезимовавшего на необработанных полях под снегом зерна приводило к заболеванию, а часто и к летальному исходу. Заболевание сопровождалось головной болью, высокой температурой, ознобом, болями в мышцах и суставах, тошнотой и рвотой, впоследствии на-

чинался геморрагический диатез с образованием кровоточащих некротических язв на слизистых пищеварительного тракта и коже. Такие же симптомы наблюдались у домашних животных, поедавших солому, оставленную под снегом до весны. Особенно много случаев было зарегистрировано в 1941–1944 гг. В докладной записке начальника отдела ЗАГСов на имя заместителя Наркома внутренних дел СССР имеется пояснение, что одной из причин, оказавших влияние на рост смертности населения, являлось массовое заболевание людей весной и летом 1944 г. алиментарно-токсической алейкией с высокой степенью летальных исходов. За 9 месяцев 1944 г. в Башкирии от нее умерло 14351 человек, в Татарии – 6815 и Чкаловской области – 3850 (Зима, 2008). О серьезности ситуации говорит факт организации нескольких совещаний по этой проблеме во время Великой отечественной войны – Технического совета при ГлавВетУпре (октябрь 1942 г.), Комиссии по септической ангине при Ученом медицинском совете (декабрь 1942 г., октябрь 1943 г. и март 1945 г.). Заболевание отмечалось и после войны. Республиканское совещание по вопросам АТА было создано Наркомздравом РСФСР в декабре 1945 г. В справке председателя Совмина РСФСР констатировалось, что в 1945 г. заболело 193 человека, из них умерло 42; в 1946 г. соответственно – 615 и 90; в 1947 г., после неурожайного предыдущего года – 2857 и 2247 (Шалак, 2009).

Усилия многих ученых того времени были направлены на выявление этиологии этого заболевания, предложены различные версии, включая бактериальную, вирусную инфекционную природу заболевания, авитаминоз. Группа ученых различных специальностей (медики, химики, ветеринары, микологи) под руководством А.Х. Саркисова занимались изучением эпидемиологии, этиологии, патогенеза и лечения АТА. И только в 1944 г. удалось установить, что ее причиной является гриб *F. sporotrichioides*, паразитирующий на зерне и способный продуцировать токсичные метаболиты (Саркисов, 1948). Однако охарактеризовать наиболее токсичный компонент, образуемый грибом *F. sporotrichioides*, смогли только в 1968 г. японские исследователи, назвавшие его Т-2 токсин (Ueno, 1983; Miller et al., 2001). Название микотоксина связано с культурой штамма Т-2, выделенного из образца зерна кукурузы, вызывавшего гибель скота, и первоначально ошибочно идентифицированного как *F. tricinatum*. Впоследствии этот токсигенный штамм был переопределен как *F. sporotrichioides*, однако назва-

ние микотоксина оставили прежним как напоминание о сложности идентификации грибов р. *Fusarium*.

Поисками причины, вызывавшей АТА, занимались группы исследователей на протяжении многих лет, и в значительной мере это было связано с тем, что *F. sporotrichioides* не образует отчетливо видимых симптомов поражения колоса и зерна. В случае же заболевания «пьяный хлеб» на Дальнем Востоке, где основным продуцентом микотоксинов был гриб *F. graminearum*, даже крестьяне понимали, что причиной отравления является потребление зерна с полей, где встречалось много розовоокрашенных колосьев.

Исследования, проведенные в период изучения АТА советскими учеными, послужили основой для создания нового научного направления – микотоксикологии (термин, впервые предложенный А.Х. Саркисовым, стал общепринятым в мире), превратившейся сегодня в активно развивающуюся междисциплинарную науку. Заболевание «пьяный хлеб» и АТА, связанные с употреблением фузариозного зерна и приведшие к массовым отравлениям людей и животных, являются всемирно известными «классическими» примерами демонстрации опасности грибов р. *Fusarium* и продуцируемых ими микотоксинов.

Также в XX веке заболевания людей и животных в результате употребления зерновых культур, пораженных фузариевыми грибами, отмечались на территории современных Финляндии, Карелии, Ленинградской и Новгородской областей, в районах северо-восточной и центральной частей России (Дунин, 1926; Тупеневич, 1936).

Первое упоминание о фузариозе зерновых культур на Северном Кавказе было сделано в 1929 г. сотрудником Горской опытной станции (современная территория Северной Осетии) (Чернецкая, 1931). Впервые эпифитотия фузариоза отмечена в 1932–1933 гг. в Азово-Черноморском крае (современная территория Краснодарского и Ставропольского краев и части Ростовской области). Зараженность зерна колебалась от 2 до 50 %, а в отдельных случаях достигала 80 % (Проничева, 1935; Тупеневич, 1936). В эти же годы впервые на европейской территории СССР во многих районах Азово-Черноморского края была выявлена половая стадия гриба – *Gibberella saubinetii* (син. *G. zaeae*, сумчатая стадия гриба *F. graminearum*). До этого времени перитеции гриба отмечались только на Дальнем Востоке. В 1952 г. сотрудниками Института горного и предгорного земледелия в Северной Осетии М.Я. Иванченко было отмечено значительное развитие фузариоза зерновых на полях и описаны половые стадии грибов *G. saubinetii* и *G. fujikuroi* (*F. moniliforme*) (Иванченко, 1960а, б).

Мощное нарастание фузариоза зерновых на Северном Кавказе произошло в 1980-е гг., когда на обширной территории посевов зерновых внедрялись интенсивные технологии, включающие возделывание высокоурожайных сортов при повышенных дозах азотных удобрений и минимальных обработках почвы. Сложившиеся критические погодные условия, способствовавшие развитию фузариевых грибов, привели к их массовому развитию

и эпифитотии фузариоза. Максимальное развитие заболевания отмечалось в 1988–1989 гг., характеризовавшихся необычайно влажными условиями в период созревания зерна. Если в 1986 г. фузариозом колоса было поражено 10,7 % посевов озимой пшеницы, то в 1987 г. – 57,2, а в 1988 г. – 74,9 %. В 1987–1988 гг. в среднем 18 % растений всех сортов озимой пшеницы были поражены. Прямые потери товарного урожая оценивались в 20–50 % и более. Вследствие высокого содержания фузариотоксинов зерно часто было непригодно для использования в пищу и на фураж. Частота обнаружения ДОН в пшенице в Краснодарском крае в 1988–1989 гг. составила 100 % (анализировано 1098 проб), в 1990 г. – 90 % (75 проб), в 1992 г. – 100 % (60 проб). В 1989 г. заболевание встречалось повсеместно в Краснодарском крае, но с меньшей степенью развития – примерно до 20 %. В особенности пострадали посевы в центральной, северо-западной, западной, юго-восточной и предгорной зонах. Максимальное распространение болезни (до 17–31 %, а на отдельных полях – 100 % при 70–80 % поражении колоса) отмечено в Староминском, Тбилиском и Майкопском районах. Зерно озимой пшеницы в 82–100 % случаев было загрязнено ДОН. В Ставропольском крае в 1987–1989 гг. его обнаруживали в 84 % проб (Львова и др., 1993, 1994).

В РСФСР в 1989 г. было собрано 3980 тыс. т пшеницы, в том числе с содержанием фузариевых зерен до 1 % – 3708 тыс. т; от 1 до 3 % – 258 тыс. т и свыше 3 % – 14,8 тыс. т (Львова и др., 1992). В целом в 1989 г. в РСФСР 900 тыс. т пшеницы оказались непригодными для использования на продовольственные цели из-за превышения допустимых уровней ДОН, из них 840 тыс. т были собраны в Краснодарском крае (Кононенко, Буркин, 2002).

В 1990 г. на посевах отмечалось единичное распространение болезни. В 1991 г. ареал заболевания охватывал все зерносеющие районы Краснодарского края и Адыгеи с максимальным распространением болезни 17–31 % (Фиссюра и др., 1992). По данным этих авторов, в 1992 г. на территории Краснодарского края было поражено около 70 % посевов озимой пшеницы, распространенность на отдельных полях достигала 100 % при поражении колоса 70–80 %. В 1992 г. анализ зерна пшеницы из Краснодарского края показал, что ДОН присутствовал в 100 % анализируемых образцов в концентрации 0,15–10,5 мг/кг, 57 % образцов имели превышение ПДК по этому токсину. ЗЕН выявлен в 68 % образцов в концентрации 0,01–1,4 мг/кг (Львова и др., 1997). Значительного развития заболевание зерновых достигло в 1992–1993 гг. (77 % посевных площадей, при распространении фузариоза колоса 6,5–7,1 %) и в 1998 г. (56,9 % посевных площадей и распространение 3 %).

Основным возбудителем заболевания в те годы в Северо-Кавказском регионе являлся *F. graminearum*, его доля в комплексе фузариевых грибов составляла 80–90 %. Изоляты краснодарской популяции гриба отличались высокой агрессивностью и токсинопродуцирующей способностью (Леонов и др., 1990; Гагкаева, 1994).

Таблица 6

Зараженность зерна пшеницы грибами р. *Fusarium* по областям РФ в 2004–2006 гг.

Область (край)	Число анализированных образцов (шт.)	Доля образцов с фузариозной инфекцией (%)	Средняя зараженность (%)	Пределы зараженности (%)
Центральный регион				
Тульская	17	35	2	1–10
Рязанская	17	71	4	1–14
Брянская	15	71	5	1–20
Орловская	37	89	6	1–23
Липецкая	3	33	1	1–2
Тамбовская	6	50	2	1–6
Курская	6	50	2	1–5
Московская	31	84	5	1–25
Центрально-Черноземный регион				
Воронежская	11	91	10	1–28
Белгородская	10	40	1	1–5
Поволжский регион				
Саратовская	19	31	1	1–4
Волгоградская	2	0	0	0
Северо-Западный регион				
Калининградская	17	88	9	1–28
Ленинградская	47	76	13	1–55,7
Псковская	9	89	9	1–27,5
Новгородская	2	100	7	6–7
Северный регион				
Архангельская	6	17	1	1–3
Дальневосточный регион				
Хабаровский	14	100	18	5–38,3
Приморский	18	94	8	1–19
Северо-Кавказский регион				
Северная Осетия	14	100	15	3–41
Краснодарский	18	72	2	1–7
Ростовская	12	42	1	1–2
Ставропольский	5	40	1	1–2

В XXI веке проблема зараженности зерна и загрязнения его микотоксинами остается чрезвычайно важной. Мониторинг зараженности зерна в нашей стране традиционно проводится региональными службами, контролирующими качество семян (ФГУ «Россельхозцентр»), а также учеными, изучающими заболевания растений и связанные с ними проблемы. Обсуждение вопросов, относящихся к заболеваниям зерновых культур фузариозной этиологии, на курсах, школах, семинарах, конференциях показывает, что в настоящее время фузариоз зерна распространен повсеместно и является актуальной проблемой. Специалисты ветеринарной службы также говорят о постоянной проблеме качества кормов, о микотоксикозах животных и птиц, влияющих на показатели здоровья и продуктивности.

Фузариоз зерна и его контаминация микотоксинами – проблема не только Северного Кавказа и Дальнего Востока, как это часто считается. В любом регионе, как только складываются условия повышенной влажности, благоприятствующие развитию грибов, растет зараженность зерна и снижается его качество. Особенно значительные потери происходят, если повышенная влажность в период созревания зерновых наблюдается в течение нескольких сезонов, что приводит к накоплению инфекции в природе.

Сотрудниками ВИЗР и ВНИИФ проведен анализ зараженности зерна пшеницы, выращенного в различных регионах РФ в 2004–2006 гг. (табл. 6). Практически во всех зерносеющих зонах России зерно заражено грибами р. *Fusarium*. Средняя зараженность образцов зерна более 5 % была выявлена на Северо-Западе РФ и Дальнем Востоке, Северном Кавказе (Северная Осетия), в Центральном (Брянская, Орловская области) и в Центрально-Черноземном (Воронежская область) регионах. Повсеместно, кроме Северного региона и Поволжья, встречались образцы зерна с очень высокой (более 20 %) зараженностью.

В Центральном регионе доминирующими видами были *F. poae*, *F. sporotrichioides* и *F. avenaceum*. Однако в образце озимой пшеницы из Брянской области, имеющем высокую зараженность зерна, доля вида *F. graminearum* составила около 60 %. По всей видимости, исходный семенной материал был приобретен в районах массового распространения этого патогена.

В ЦЧР зараженность образцов из Воронежской области была значительно выше, чем из Белгородской. С высокой частотой в Воронежской области встречались *F. sporotrichioides*, *F. poae*, *F. avenaceum*, *F. graminearum*.

В этой зоне, по данным сотрудников ВНИИЗР, фузариоз колоса озимой пшеницы регистрируют с 1987 г., когда было замечено единичное поражение колосов в Курской области (Селиванова и др., 1991, 1992). В этом же году ими было выявлено заболевание и в Белгородской области на 43,3 % обследованных площадей с распространенностью 4,8–5,6 %. Однако в 1932–1934 гг., по данным С.М. Тупеневича (1936), в Курской области, особенно в северо-западной части, пораженность колоса составляла 1–18 %, зараженность зерна – до 10 %. В эти же годы в юго-восточной части ЦЧР (Тамбов, Воронеж,

Каменная Степь) наблюдали слабое поражение колоса фузариозом.

В 2004 г. проанализировано 38 образцов зерна пшеницы из Южного региона РФ. Доля инфицированных образцов составила 73,3 % от анализированных образцов, полученных из западной, северной, центральной и южно-предгорной зон Краснодарского края. Средняя зараженность зерна пшеницы была 2 % (пределы 1–7 %). Относительно более высокая зараженность зерна отмечалась в южно-предгорной зоне Краснодарского края. Низкая зараженность семян выявлена в Ростовской области (1–2 %), где более половины анализированных образцов были свободны от инфекции. В Краснодарском крае и Ростовской области 80 % выделенных изолятов относились к секции *Sporotrichiella*: *F. poae* – 51,2 %, *F. sporotrichioides* – 20,6 % и *F. tricinctum* – 6,8 %. Доля вида *F. graminearum* в зерне урожая 2004 г. составляла толь-

ко 7,1 % при общей низкой зараженности зерна. Эти данные хорошо согласуются с результатами анализа микотоксинов в зерне из Краснодарского и Ставропольского краев и юга Ростовской области, проведенного в 2002–2003 гг. (Кононенко, Буркин, 2004). В 2002 г. Т-2 токсин был выявлен в 42,1 % образцов пшеницы (4–785 мкг/кг) и в 77,6 % ячменя (4–970 мкг/кг). Встречаемость образцов, загрязненных ДОН была низкой (11,2 % образцов). В 2003 г. случаи контаминации образцов зерна этими микотоксинами были редки.

В 2004–2005 гг. анализ зерна пшеницы и ячменя показал значительную зараженность зерна из Северной Осетии – все 14 образцов несли фузариозную инфекцию при средней зараженности зерна 28,7 % (пределы 5–37,5 %). Наибольшую долю в комплексе грибов занимал вид *F. graminearum*, за ним следовали *F. poae* и *F. sporotrichioides*. В последние годы, по нашим наблюдениям, зерно из Северной Осетии ежегодно имеет высокую зараженность грибами и нуждается в тщательном микотоксикологическом контроле.

Анализ 33 образцов зерна озимой пшеницы урожая 2009 г. (17 образцов из Ростовской области, 12 – из Ставропольского края и 4 – из Краснодарского края) показал низкую зараженность (пределы 1–4 %) грибами *F. poae*, *F. sporotrichioides*, *F. proliferatum*.

На Дальнем Востоке, особенно в Приморском крае, климат которого в целом благоприятен для грибов, условия конкретного периода вегетации значительным образом влияют на развитие заболевания. По данным Егоровой и Калантаевской (2000), из трех лет наблюдений в 1996 и 1998 гг. зараженность зерна в среднем составила 25 %, а в 1997 г. максимальная зараженность зерна была всего 1 %. Среди основных патогенов зерна в Приморском крае – *F. graminearum*, *F. poae*, *F. sporotrichioides* и *F. avenaceum* (Егорова, Калантаевская, 2000; Иващенко и др., 2000). Образцы зерна из Хабаровского края урожая 2006 г., вегетационные условия которого способствовали развитию фузариоза, после нескольких лет относительного благополучия характеризовались высокой зараженностью – в среднем 18,3 %. Видовой состав патогенов также был довольно разнообразным, с доминированием видов *F. graminearum*, *F. poae*, *F. sporotrichioides* и *F. equiseti* (табл. 6).

Зараженность образцов пшеницы из Амурской области (1999 г.) составила в среднем 14 % (пределы 5–23 %), ячменя – 9 % (6–11 %). Доля гриба *F. graminearum* составила 37 %, следующим по встречаемости был *F. poae*, затем по уменьшению – *F. avenaceum*, *F. sporotrichioides*, виды комплекса *G. fujikuroi*, *F. equiseti*, *F. semitectum*. По нашим наблюдениям, доля видов *F. oxysporum* и *F. solani* в микофлоре зерна на Дальнем Востоке значительно выше (до 5 %), чем в зерне из европейской части РФ.

По данным сотрудников ВНИИВСГЭ, на территории Уральского региона преобладали виды *F. poae* и *F. avenaceum*, Западно-Сибирского – *F. poae*, *F. avenaceum*, *F. sporotrichioides*, *F. acuminatum*, Восточно-Сибирского – *F. poae*, *F. avenaceum*, *F. acuminatum* (Малиновская и др., 2004). Исследование образцов

зерновых культур из Уральского, Западно-Сибирского, Восточно-Сибирского и Дальневосточного регионов в 1995–2001 гг. показало почти повсеместную встречаемость Т-2 токсина (Кононенко, Буркин, 2002). В Западной Сибири самая высокая загрязненность зерна установлена в Алтайском крае – 86,9 % проб. На Дальнем Востоке загрязненность образцов Т-2 токсином была выше, чем в Восточной Сибири, но уступала таковой на Урале и в Западной Сибири. Все случаи выявления сверхнормативного содержания микотоксинов (от 100 до 625,5 мкг/кг) чаще отмечались на овсе, чем на пшенице и ячмене.

Условия Северо-Запада европейской части РФ способствуют развитию фузариоза, поскольку для этого региона характерна высокая влажность в период цветения и созревания зерновых. Здесь, по данным С.М. Тупеневича (1936), наблюдалось заметное поражение хлебных злаков в 1923 и 1925 гг. (Карелия, Ленинградская область). М.С. Дунин (1926) выявил высокую зараженность зерна в этом регионе: рожь – 15 %, пшеница – 21, ячмень – 19, овес – 14 %. Мониторинг показывает постоянную высокую зараженность зерна на Северо-Западе РФ (Шипилова, Гагкаева, 1992; Левитин и др., 1994, 1998; Иващенко, Шипилова, 2004).

Виды *F. poae*, *F. avenaceum* и *F. sporotrichioides*, как и в прежние годы, отмечают на зерне с высокой частотой. Оценка зараженности возделываемых здесь культур показывает достаточно высокую зараженность зерна. В 2000 г. фузариоз зерна яровой пшеницы в среднем составил 16 % (пределы 2–23 %), ячменя – 22 % (6–24 %). Анализ образцов урожая 2001–2002 гг. выявил зараженность зерна в среднем 5–6 % (1–14,5 %).

Условия 2003 г. были благоприятными для развития грибов и средняя зараженность зерна ячменя составила 16 % (пределы 3–32 %), пшеницы – 12 % (1–20 %). В этом году впервые в Ленинградской области массово был выявлен вид *F. graminearum*, который в дальнейшем стал постоянным компонентом патогенного комплекса фузариевых грибов на зерновых культурах. Особенно высокая встречаемость этого гриба в комплексе патогенов отмечена в урожае зерна 2005 г. – 22–28 %. Также в 2003 г. в Ленинградской области в зерне ярового ячменя и пшеницы впервые обнаружен вид *F. langsethiae* – новый токсинопродуцирующий вид гриба из секции *Sporotrichiella*, в последние годы широко распространившийся в странах Европы (Torp, Langseth, 1999; Yli-Mattila et al., 2004; Wilson et al., 2004).

Сотрудниками ВИЗР и ВНИИВСГЭ проведен мониторинг зараженности и контаминации микотоксинами зерна овса и ячменя на территории Северо-Запада РФ в 2007–2008 гг. (76 и 146 образцов, соответственно). Микологический анализ выявил постоянное присутствие грибов р. *Fusarium* в зерне, доля образцов с фузариозной инфекцией составила 87–93 % (табл. 7). Однако в каждой из этих областей образцы различались по зараженности зерна, часто весьма значительно (Гаврилова, Гагкаева, 2010).

В зерне овса выявлено 11 видов (*F. poae*, *F. sporotrichioides*, *F. avenaceum*, *F. tricinctum*, *F. langsethiae*,

Таблица 7

Зараженность грибами р. *Fusarium* образцов зерна с территории Северо-Запада РФ и Кировской области (2007–2008 гг.)

Область	Доля образцов с фузариозной инфекцией (%)		Средняя зараженность (%)		Пределы зараженности (%)	
	2007 г.	2008 г.	2007 г.	2008 г.	2007 г.	2008 г.
Вологодская	100	89	15	5	3–35	1–16
Калининградская	100	95	23	11	11–46	1–30
Ленинградская	82	78	9	14	2–57	1–69
Новгородская	100	100	12	22	2–33	1–31
Псковская	86	82	12	10	4–43	3–41
Кировская	92	80	12	9	2–37	1–37

F. anguoides, *F. incarnatum*, *F. heterosporum*, *F. graminearum*, *F. equiseti*, *F. dimerum*). Среди изолятов, выделенных с зерна ячменя, идентифицировано 16 видов (*F. poae*, *F. sporotrichioides*, *F. avenaceum*, *F. tricinctum*, *F. anguoides*, *F. incarnatum*, *F. heterosporum*, *F. graminearum*, *F. equiseti*, *F. dimerum*, *F. culmorum*, *F. acuminatum*, *F. oxysporum*, *F. solani*, *F. subglutinans*, *F. torulosum*).

Наиболее часто из зерна выделяли *F. poae*, следующим, с более низкой частотой встречаемости, был *F. sporotrichioides*.

Гриб *F. langsethiae* выявлен повсеместно в зерне на Северо-Западе РФ. Максимальная зараженность зерна (5 %) этим грибом определена в образцах овса сорта Борпус из Вологодской области. При отсутствии в них *F. sporotrichioides* количество Т-2 токсина превышало ПДК (114 мкг/кг). По нашему мнению, в настоящее время *F. langsethiae* является постоянным компонентом микофлоры зерна, выращиваемого на Северо-Западе РФ.

F. graminearum впервые массово обнаружен в образцах зерна, выращенных на территории этого региона. Максимальная зараженность этим патогеном выявлена в образце овса из Новгородской области – 15,7 % зерен.

Обычно широко распространенный на данной территории гриб *F. culmorum* отмечен нами только в Кировской и Калининградской областях (пределы зараженности 1–4 %).

Микотоксикологический анализ в 2007 г. выявил Т-2 токсин в 50 % исследованных образцов. В 9 % образцов из Вологодской, Кировской, Псковской и Калининградской областей его содержание было равно или выше ПДК (табл. 8). В 2008 г. 46 % образцов было контаминировано Т-2 токсином, в 5 % образцов его содержание было выше ПДК.

Микотоксин ДОН в 2007 г. выявили в 66 % образцов зерна и в 2008 г. – в 47 % образцов (табл. 9). Количества ДОН, превышающие ПДК, отмечены в Вологодской,

Таблица 8

Загрязненность Т-2 токсином образцов зерна с территории Северо-Запада РФ и Кировской области (2007–2008 гг.)

Область	Доля образцов, загрязненных Т-2 (%)		Среднее количество Т-2 (мкг/кг)		Пределы содержания Т-2 (мкг/кг)	
	2007 г.	2008 г.	2007 г.	2008 г.	2007 г.	2008 г.
Вологодская	73	67	24	19	5–114	5–114
Калининградская	100	12	73	1	25–158	5–13
Ленинградская	18	15	5	6	4–64	4–72
Новгородская	20	62	3	20	12–19	4–175
Псковская	86	35	6	25	4–141	5–46
Кировская	77	56	22	57	9–228	5–182

Таблица 9

Загрязненность ДОН образцов зерна с территории Северо-Запада РФ и Кировской области (2007–2008 гг.)

Область	Доля образцов, загрязненных ДОН (%)		Среднее количество ДОН (мкг/кг)		Пределы содержания ДОН (мкг/кг)	
	2007 г.	2008 г.	2007 г.	2008 г.	2007 г.	2008 г.
Вологодская	82	20	576	541	38–3155	71–2390
Калининградская	67	41	33	110	32–56	61–731
Ленинградская	14	69	31	141	20–644	36–141
Новгородская	100	47	236	507	31–998	68–2505
Псковская	93	82	85	82	20–397	39–290
Кировская	85	87	212	28	24–1620	50–397

Кировской и Новгородской областях – 5–6 % от всех анализированных образцов.

Несмотря на относительно высокую встречаемость *F. graminearum*, продуцируемый этим грибом токсин ЗЕН отмечается на Северо-Западе только в единичных образцах зерна. В 2007 г. он был обнаружен в количестве 182 мкг/кг в 1 образце зерна овса из Вологодской области, в 2008 г. – в 3 образцах зерна из Новгородской области (40–78 мкг/кг) и в одном – из Вологодской (79 мкг/кг). Эти образцы были также контаминированы ДОН в значительных количествах.

Результаты мониторинга 2007–2008 гг. показывают, что только 10–13 % образцов зерна, выращенного на Северо-Западе РФ, не содержали фузариозную инфекцию. Микотоксины, требующие обязательной токсикологической экспертизы (ДОН, Т-2 токсин и ЗЕН), выявлены в 72–76 % анализированных образцов. Однако говорить о том, что остальные образцы зерна полностью свободны от микотоксинов, продуцируемых грибами р. *Fusarium*, нельзя. Поскольку вид *F. roae*, продуцирующий трихотеценовый микотоксин НИВ, встречается с высокой частотой (максимальная зараженность достигала 51–56 %), то вполне вероятно, что в образцах этот токсин присутствует в значительных количествах.

Анализ трех образцов ячменя урожая 2000 г. из Ленинградской области, проведенный финскими коллегами (EELA, Хельсинки) методом ВЭЖХ, выявил НИВ в количестве 0,2–3,7 мг/кг зерна (Yli-Mattila et al., 2002). Пределы зараженности зерна этих образцов составили 10–22 %. В 6 образцах урожая 2002 г. из Ленинградской области также выявлен НИВ – максимальное значение 0,74 мг/кг в зерне ярового ячменя сорта Криничный. Зараженность зерна этого образца 14,5 %, половина выявленных изолятов идентифицированы как *F. roae*. ДОН был выявлен в образцах 2000 г., но в количестве значительно ниже ПДК (максимально 0,17 мг/кг). Основываясь на повсеместной встречаемости *F. avenaceum* и *F. tricinctum* можно предположить возможную контаминацию образцов зерна микотоксином МОН – основным метаболитом этих грибов.

По данным ФАО, 25 % произведенного в мире урожая зерновых культур ежегодно загрязнено микотоксинами. К сожалению, в целом по России о потерях урожая зерновых от фузариоза информации нет. Учитывая разнообразие экологических условий России, необходимо оценивать риски, существующие на конкретной территории, с четким пониманием, какие патогены и микотоксины представляют опасность и какие меры по улучшению ситуации необходимо предпринять.

5. ВРЕДНОСТЬ ЗАБОЛЕВАНИЯ

Фузариоз зерна ухудшает посевные качества семян, пищевые достоинства зерна и продуктов его переработки и поэтому во всем мире рассматривается как одно из наиболее вредоносных заболеваний сельскохозяйственных культур.

5.1. ВЛИЯНИЕ НА УРОЖАЙ, КАЧЕСТВО СЕМЯН И ЗЕРНА

Зерновые культуры восприимчивы к заражению патогенами с периода цветения и до уборки. Чем раньше произошло заражение, чем агрессивнее патоген и восприимчивее растение, тем большему разрушительному воздействию подвергается зерновка. До цветения генеративные органы растений практически иммунны к заболеванию, а при заражении растений в ранние сроки в колосе образуются деформированные, легковесные зерна, которые обычно удаляются при послеуборочной обработке, что приводит к значительным прямым потерям урожая.

Зараженность зерна играет существенную роль в снижении всхожести и энергии прорастания семян. В зависимости от глубины проникновения мицелия патогена зерно может быть невсхожим или из него развиваются слабые, пораженные корневой и прикорневой гнилью проростки. Показано (Семенов и др., 1988) существование тесной связи между зараженностью семян ржи и всхожестью (корреляция 0,98), а также развитием болезненных проростков (0,92–0,97).

Партии зерна, содержащие более 10 % семян, зараженных фузариевыми грибами, не пригодны для семенных целей. Зерновки, инфицированные в небольшой степени, дают ослабленные растения, которые легко подвергаются атаке другими патогенами в период вегетации. Часто в результате корневой и прикорневой гнилей происходит гибель продуктивных стеблей, растения образуют пустые белые колосья (белоколосость, пустоколосость). В дальнейшем на колосковых чешуях часто появляется розовый налет спороношения грибов р. *Fusarium* и сажистый налет спороношения сапротрофных грибов *Cladosporium herbarum* и видов р. *Alternaria*.

Поскольку высокий процент выполненных, но инфицированных зерен остается после сортировки в партиях зерна, то при наличии токсигенных видов грибов в них происходит накопление микотоксинов. Удаление этой фракции из партии зерна снижает загрязнение урожая микотоксинами. Показано, что удаление мелких зерен (<2,5 мм) из урожая может уменьшить уровень ДОН на 80 %, ЗЕН – на 85 %, ДАС и Т-2 токсина – на 80–81 % (Perkowski et al., 2003).

Заражение колоса суспензией конидий гриба *F. graminearum* в период цветения приводит к массовому заражению зерен в колосе и снижению урожая по сравнению с незараженными колосьями на 60–80 %. Инокуляция колоса через неделю после цветения приводит к снижению площади видимых симптомов заболевания на колосе, урожая на 50–60 %, при высоком общем заражении зерна (90–95 %). При более поздних сроках ино-

Таблица 10

Зависимость проявления заболевания на озимой пшенице сорта Замена от срока инокуляции суспензией конидий гриба *F. graminearum* (10^5 КОЕ/мл) (Краснодарский край, 1988 г.)

Срок инокуляции*	Симптомы на колосе (%)	Вес семян с колоса (%) к контролю)	Зараженность зерна (%)		
			с видимыми симптомами	со скрытыми симптомами	общая
Контроль (вода)	0	100	37,5	0	37,5
1-й	72,0	36,8	28,6	65,6	94,2
2-й	33,5	56,3	36,9	56,3	93,2
3-й	4,4	76,3	38,9	42,0	80,9
4-й	0,8	84,7	37,6	18,0	55,6
5-й	0,4	93,3	36,5	11,9	48,4

* Первую инокуляцию проводили в период массового цветения, каждую последующую – через 7 суток.

куляции площадь видимых симптомов заболевания на колосе и число зараженных зерновок уменьшаются, а вес семян не изменяется (табл. 10).

При использовании зараженного зерна на пищевые цели существенно снижаются качество клейковины и хлебопекарные свойства муки (Соколов и др., 1996; Львова и др., 1998; Dexter et al., 1997). Хлеб из такой муки имеет темноокрашенный мякиш с низкой эластичностью и крупной пористостью.

Свою ценность из-за накопления микотоксинов теряет не только фузариозное зерно, но также солома и солома, которые не должны использоваться на корм скоту, поскольку фузариотоксины накапливаются не только в зерне, но и колосковых чешуях, стержнях колосьев и соломе (Леонов и др., 1989, 1990; Левитин, Гагкаева, 1991; Львова и др., 1997). Установлено, что наибольшее количество ДОН накапливается в стержне колоса (93 мг/кг), затем в цветковой чешуе (50 мг/кг), в зерне (25 мг/кг) и в цветоножке (15 мг/кг) (Sinha, Savard, 1997). Превышение содержания этого токсина в 5–10 раз в колосковых чешуях и стержнях по сравнению с зернами выявлено и другими авторами (Nkongolo et al., 1993). Таким образом, значительное поражение растений фузариозом приводит в целом как к уменьшению собранного урожая, так и к ухудшению его качества.

5.2. ОСНОВНЫЕ МИКОТОКСИНЫ, ЗАГРЯЗНЯЮЩИЕ ЗЕРНО

Опасность фузариотоксинов для здоровья человека и сельскохозяйственных животных признана всем мировым сообществом (Тутельян, Кравченко, 1985; Уено, 1983; Marasas et al., 1984; D'Mello et al., 1999). Известны произошедшие в разных странах случаи массовой острой интоксикации грибными метаболитами людей и животных, приведшие к смертельному исходу. В то же время хроническая интоксикация микотоксинами, нару-

шающая работу внутренних органов, также представляет серьезную опасность. Однако причины тошноты, рвоты, общей слабости, снижения иммунитета, отсутствия аппетита, головной боли и прочих симптомов очень сложно.

Протекающие остро или латентно отравления загрязненным МТ кормом являются постоянной серьезной проблемой в животноводстве и птицеводстве. МТ различаются по степени опасности, зависящей от способа и периода поступления их в организм, от вида животного, возрастных, половых и индивидуальных различий. Многие страны и международные организации пересматривают нормативные документы, устанавливая предельные значения их содержания для обеспечения максимальной безопасности продуктов питания и фуража. Это очень сложный процесс, на который влияют различные факторы, включая политические, экономические, коммерческие интересы каждой страны, а также недостаточная методическая возможность проведения широкомасштабных анализов.

В Российской Федерации согласно стандартам контроля безопасности пищевых и кормовых продуктов регулируют содержание трех фузариотоксинов с ПДК, варьирующими в зависимости от вида и целей зерновой продукции: ДОН – 0,7–1, Т-2 токсин – 0,1, ЗЕН – 0,2–1 мг на 1 кг зернового сырья (СанПиН 2.3.2.1078–01, 2002). В дополнение к этим нормативам регламентирован предельный уровень содержания ФУМ в кукурузной муке – 0,2 мг/кг (СанПиН 2.3.2.2401–08, 2008). В кормах для сельскохозяйственных животных установлен ПДК ФУМ – 5 мг/кг (для птиц и свиней).

В странах ЕС обязателен анализ содержания в зерновых продуктах двух фузариотоксинов – ДОН и ЗЕН (Commission regulation EC, 2005). Максимальный предел их содержания установлен для необработанной кукурузы (соответственно 1,75 и 0,2 мг/кг), минимальный – для зерна, идущего на производство продуктов детского питания (0,2 и 0,02 мг/кг). До настоящего времени страны ЕС не согласовали ПДК содержания Т-2 и НТ-2 токсинов, хотя нормирования этих микотоксинов в зерне, идущем на различные цели, обсуждается уже несколько лет.

В регионах, где население традиционно потребляет большое количество мучных и крупяных продуктов, микотоксины, даже при незначительном содержании в зерне, но при постоянном поступлении в организм, необратимо ухудшают здоровье. Особенно они опасны для детей, в рационе которых зерновые продукты занимают существенную долю. Поэтому более четким критерием опасности считается не содержание микотоксинов в килограмме зерна или продуктов его переработки, а их допустимый уровень суточного потребления в перерасчете на вес тела (PMTDI), оценивающий вредное влияние на организм в зависимости от суммарного количества поглощенного метаболита. Так, для стран ЕС установлены следующие максимально допустимые показатели потребления (мкг/кг веса тела в сутки): ДОН – 1; ЗЕН – 0,2; сумма токсинов Т-2 и

HT-2 – 0,06 (отдельно или совместно); НИБ – 0,7 (Commission regulation EC, 2005).

Однако эти токсины – только часть широкого спектра токсичных метаболитов, продуцируемых грибами р. *Fusarium*. Следовательно, даже если обязательный токсикологический анализ не выявил микотоксины в образце зерна, нельзя быть уверенным в его «чистоте», в том случае, когда микологический анализ показал присутствие фузариевых грибов. Установленные ПДК относятся лишь к отдельному микотоксину, тогда как часто зерно загрязнено различными метаболитами и их комбинация может привести к усилению суммарного токсического действия.

Трихотеценовые микотоксины (ТрМТ) составляют обширную группу структурно близкородственных вторичных метаболитов (более 40) соединений. Эту группу метаболитов образуют многие виды грибов р. *Fusarium*, а также из других систематических групп, например, р. *Trichoderma*, *Trichothecium*, *Myrothecium*, *Stachybotrys*. Первый МТ из этой группы соединений – ДАС был описан в 1961 г. как метаболит, продуцируемый грибом *F. equiseti* (Miller et al., 2003). К наиболее изученным ТрМТ относятся: ДОН (основные продуценты *F. graminearum*, *F. culmorum*), НИБ (*F. poae*, *F. cerealis*), Т-2 и HT-2 токсины (*F. sporotrichioides*, *F. langsethiae*), ДАС (*F. equiseti*, *F. poae*, *F. langsethiae*).

ТрМТ различаются по токсическому воздействию на теплокровные организмы. Так, например, смертность 50 % мышей вызывает потребление корма, содержащего ТрМТ в количестве (мг/кг): НИБ – 4,1; Т-2 токсин – 5,2; HT-2 – 9,2; ДАС – 23; 3-АсДОН – 34–49; 15-АсДОН – 14; ДОН – 70 (Ueno, 1983; Miller et al., 2003). В настоящее время нет доказательств канцерогенных и мутагенных свойств этих метаболитов, а также возможности перехода их в молоко, мясо и яйца (Sobrova et al., 2010). Большинство ТрМТ характеризуются значительной фитотоксичностью.

ДОН – не самый токсичный метаболит среди ТрМТ, но он широко встречается в урожае зерна во всем мире, может накапливаться в высоких концентрациях, его достаточно легко анализировать.

Современные исследования подтвердили, что симптомы отравления, описываемые во времена «пьяного хлеба» на Дальнем Востоке, соответствуют вызываемым ДОН. Также массовые симптомы отравления ДОН наблюдались среди сельского населения Японии в 1950-х годах как результат употребления в пищу плесневелого риса. Заболевание называли «отравление красной плесенью» (Mirocha et al., 2003). В 1928 г. в Европе такие же симптомы отравления были описаны у свиней при употреблении в качестве корма ржи, полученной из США.

Острые отравления ДОН не так опасны, как хронические интоксикации, протекающие при постоянном поступлении низких концентраций микотоксина в организм. Отравление ДОН характеризуется поражением центральной нервной системы, кроветворной и иммунной систем, подавлением синтеза белка. Оно сопровождается

отказом животных и птицы от пищи, потерей веса, приводящих к смерти. Крупный рогатый скот относительно толерантен к токсичному действию ТрМТ из-за способности бактериальной флоры рубца разрушать МТ до нетоксичных соединений.

В большинстве стран максимально разрешенный уровень контаминации ДОН составляет 1 мг/кг для продуктов питания и 2 мг/кг для кормов. Суточное потребление ДОН в разных странах установлено от 1 до 5 мкг/кг веса тела. Наименьшая доза ДОН, вызывающая рвоту у свиней и собак, составляет 0,05–0,1 мг/кг веса тела. Выявлена разная чувствительность животных к ДОН (в порядке уменьшения): свиньи, крысы, собаки, кошки, домашняя птица и жвачные животные (Pestka, Smolinski, 2005).

Т-2 и HT-2 токсины являются одними из наиболее токсичных трихотеценовых метаболитов. По данным Комиссии ЕС (Commission regulation EC, 2007), Т-2 и HT-2 токсины достаточно часто встречаются в зерновых культурах в странах Евросоюза. Показано присутствие Т-2 токсина в 28 % образцов кукурузы, 21 % пшеницы и 21 % овса; HT-2 токсин обнаружен в 41 % образцов овса, 24 % кукурузы и 17 % ржи.

По данным сотрудников ВНИИВСГЭ, в центре европейской части России риск загрязнения зерна кукурузы связан преимущественно с Т-2 токсином (Кононенко, Буркин, 2008). В 13 из 14 образцов зерна кукурузы из Центрального округа (2002–2005 гг.) выявлен Т-2 токсин с содержанием 16–980 мкг/кг (в среднем 163 мкг/кг), в Приволжском (Волгоградская область) – в 9 пробах из 10 с уровнями 25–1900 мкг/кг (в среднем 650 мкг/кг). Также значительная встречаемость Т-2 токсина была выявлена в образцах кукурузы и риса урожая 2002–2005 гг. из Южного региона. По данным лаборатории микотоксикологии Института птицеводства Украины, около 20 % зерна и комбикормов загрязнены Т-2 и HT-2 токсинами (Котик и др., 2006; Труфанов, 2008).

Т-2 и HT-2 токсины имеют сходную токсичность, подавляют синтез РНК и ДНК, вызывают апоптоз (запрограммированная клеточная смерть), влияют на экспрессию генов, демонстрируют иммуноподавляющее действие и повреждают или разрушают клетки *in vivo* и *in vitro*. Потребление цыплятами корма, содержащего Т-2 токсин в концентрации 10 мг/кг, вызывало снижение среднесуточного привеса на 31 %, увеличение относительной массы сердца, поджелудочной железы и почек, уменьшение относительной массы органов кроветворения, а также снижение концентрации общего белка и креатинина в плазме крови. Наличие в корме цыплят HT-2 токсина в концентрации 16 мг/кг снизило среднесуточный привес на 14 %, а также привело к увеличению относительной массы почек, концентрации мочевой кислоты и креатинина в плазме крови (Труфанов, 2008). Малые дозы потребления в течение продолжительного времени могут также значительно ухудшить здоровье.

Токсины обладают выраженным кожным действием – уже через 30 минут контакта образуются нарывы на коже, боль в глазах, нарушение дыхания, слабость, голово-

кружение, потеря координации, диарея. Токсины стабильны к воздействию высоких температур. Для разрушения Т-2 токсина требуется температура не менее 250–300 °С (Trusal, 1985).

НИВ и ДАС – значительно более токсичны, чем ДОН, однако они не относятся к числу регламентированных МТ. Встречаемость этих метаболитов грибов изучена недостаточно (Pettersson, 1991; Sugiura et al., 1993), поскольку отсутствуют доступные методы их анализа. Однако высокая повсеместная встречаемость грибов-продуцентов ДАС и НИВ предполагает присутствие этих МТ в зерне и зернопродуктах.

Фумонизины (ФУМ) впервые идентифицированы в 1988 г. в культуре гриба *F. verticillioides*, изолированного из заплесневелого зерна в Южно-Африканской Республике (Marasas, 2001). В настоящее время описано более десятка различных ФУМ, четыре из которых относятся в группе В (B_1 , B_2 , B_3 , B_4), чаще других встречающихся в зерне и кормах.

В клетках тканей животных ФУМ вызывают нарушение метаболизма жиров, повреждение клеточных стенок и преждевременную их гибель. Острый интерес к изучению этой группы микотоксинов возник после выявления ее связи с заболеваниями у животных: энцефаломалиция – размягчение мозга у лошадей, отек легких у свиней и рак печени у крыс (Marasas, 2001). В 1992 г. выяснено, что FB_1 ответствен за рак пищевода, часто встречающегося у населения Южной Африки, в Китае, Италии и Иране, в тех местах, где отмечено загрязнение им зерна кукурузы. Показано, что FB_1 и FB_2 (наиболее опасные из группы ФУМ) накапливаются в мясе бычков при кормлении их зараженным кормом и попадают в молоко животных (Maragos, Richard, 1994; Smith, Thakur, 1996).

ФУМ часто встречаются в продуктах и кормах на основе кукурузы, реже в сорго, рисе, специях (Thiel et al., 1992; Visconti, Doko, 1994). Они загрязняют кукурузу, как во время вегетации, так и после уборки (Doko et al., 1995). Увеличение концентрации FB_1 происходит по мере созревания початков, достигая максимального уровня в твердых початках. В кажущемся непораженным кормовом зерне кукурузы FB_1 был выявлен в среднем в количествах 1–3 мг/кг. Показано синергетическое токсическое действие при совместном присутствии ТрМТ (ДОН, Т-2 токсин) и FB_1 (D’Mello et al., 1999).

По данным сотрудников НИИ питания (Седова и др., 2004), в зерне кукурузы (172 пробы) из Северо-Кавказского региона урожая 1999–2002 гг. 98 % проб содержали FB_1 в количестве от 0,02 до 17,9 мг/кг (в среднем 2,04 мг/кг), а 60 % проб содержали FB_2 от 0,04 до 8,5 мг/кг (в среднем 0,53 мг/кг). Анализ зерна кукурузы, идущего на пищевые цели, проведенный в этом же институте в 2006 г. (5 проб) и 2007 г. (8 проб), показал высокую частоту загрязнения ФУМ. Так, 61 % исследованных партий кукурузы содержал FB_1 и 31 % – FB_2 , при этом содержание токсинов варьировало от 0,01 до 1,94 мг/кг для FB_1 и от 0,13 до 1,41 для FB_2 (Захарова и др., 2009). По данным сотрудников ВНИИВСГЭ, 89–94 %

из 125 образцов кукурузы урожая 2002–2005 гг., полученных из Северо-Кавказского региона, содержали значительные уровни ФУМ (Кононенко, Буркин, 2002).

В США уровень ФУМ в продуктах питания не должен превышать 4 мг/кг. Объединенная экспертная комиссия по пищевым добавкам (JECFA) установила допустимое суточное потребление (PMTDI) FB_1 , FB_2 и FB_3 , индивидуально или совместно – 2 мкг/кг (WHO, 2002). Из европейских стран ФУМ нормированы только в Швейцарии в продуктах на основе кукурузы – 1 мг/кг (Marasas, 2001). Американская ассоциация ветеринарных диагностических лабораторий установила ПДК ФУМ в кормах на основе кукурузы для лошадей и кроликов – 5 мг/кг, для свиней – 10 мг/кг, для жвачных животных – 60 мг/кг и для птиц – 100 мг/кг (Marasas, 2001).

ФУМ оказывают сильное фитотоксическое действие на различные виды растений (Vesonder et al., 1990; Abbas et al., 1995). Они растворимы в воде и сохраняются долгое время. При температуре 125 °С разрушается только 25–30 % этих токсинов, выше 175 °С – 90 % и более (Bullerman et al., 2002). Показано, что нагревание зерна кукурузы до 190 °С разрушало 60 % ФУМ, а влажной муки кукурузы – 70–80 % (Scott, Lawrence, 1994). Облучение кукурузной муки γ – радиацией 15 кГр приводило к полной микробиологической стерильности зерна, но содержание ФУМ снижалось только на 29 % (Visconti et al., 1996).

Зеараленон (ЗЕН) и около 15 его производных относятся к относительно слаботоксичным МТ – оральная токсичность для крыс LD_{50} составляет более 20000 мг на 1 кг веса тела (Hagler et al., 2003). Их в основном продуцируют грибы *F. graminearum* и *F. culmorum*, поэтому ЗЕН и его производные часто встречаются совместно с ДОН. Эта группа метаболитов характеризуется анаболическим и эстрогенным действием и приводит к нарушениям воспроизводительной функции. Свиньи наиболее чувствительны к ЗЕН, он обуславливает раннее развитие половых признаков и другие эстрогенные эффекты у молодых самок, а также растяжение препуция у хрячков. При хроническом течении микотоксикоз сопровождается нарушением способности к оплодотворению у крупного рогатого скота, у свиней приводит к бесплодию и абортam. В США и Канаде зеараленон, производный метаболит ЗЕН, запатентован как оральная контрацептив и анаболик.

Монилиформин (МОН) образуют различные виды грибов, однако наиболее распространенными продуцентами этого МТ являются *F. avenaceum*, *F. oxysporum*, *F. tricinctum*, *F. subglutinans*. МОН высокотоксичен по отношению к экспериментальным животным (LD_{50} при оральном введении для птиц 5,5 мг/кг и мышей более 20 мг/кг веса тела), вызывает хромосомные изменения, иммуносупрессию, снижает синтез белков, гематологические нарушения (Bryden et al., 2001). Его часто называют кардиотоксином за вызываемые изменения в мышечной ткани сердца и миокардиальную гипертрофию (Engelhardt et al., 1989). Отмечают его значительный фитотоксичный эффект (Abbas et al., 1995). Нагре-

вание до 50 °С в течение 2 ч снижало количество МОН на 15 % в зерне кукурузы и 40 % – пшеницы (Scott, Lawrence, 1987).

Мониторинг этого токсина в нашей стране практически не проводят. В 2000 г. три образца ячменя из Ленинградской области были проанализированы финскими коллегами (EELA, Хельсинки) на присутствие монилиформина, контаминация составила 177–879 мкг/кг зерна (Yli-Mattila et al., не опубликовано). Способность широко распространенных видов грибов продуцировать этот метаболит, предполагает его повсеместную встречаемость.

Пигмент *аурофузарин* – димерный нафтохинон, придающий красную окраску культурам многих видов грибов, в том числе *F. graminearum* и *F. culmorum*, также характеризуется как микотоксин. При скармливании зерна, пораженного грибами, вызывает у кур ухудшение качества яиц – желток приобретает коричневое окрашивание и пятнистость, нередко обнаруживаются мясные и кровяные включения (Dvorska et al., 2001).

Фузариевая кислота, продуцируемая многими видами грибов, в основном известна как фитотоксин, вызывающий увядание растений. Она относительно слабо токсична для теплокровных, но в ее присутствии токсичность ДОН и ФВ₁ возрастает (D’Mello et al., 1999; Bryden et al., 2001).

Энниатины, включая боверицин, – группа различных циклических гексадепептидов, образуемых многими грибами р. *Fusarium*: *F. avenaceum*, *F. equiseti*, *F. langsethiae*, *F. poae*, *F. sambucinum*, *F. sporotrichioides*, *F. torulosum*, *F. tricinctum* и др. (Thrane et al., 2004). Токсичность этих метаболитов изучается, показан дифференцированный эффект на различные типы клеток млекопитающих – предотвращают апоптоз одних типов клеток и индуцируют его у других. Показано, что некоторые метаболиты из группы энниатинов по цитотоксичности сравнимы с дезоксиниваленолом (Ivanova et al., 2006). Эти метаболиты характеризуются значительной фитотоксичностью и антибиотической активностью.

Грибы р. *Fusarium* продуцируют и многие другие токсичные для теплокровных соединения – *фузарохроманон*, *фузарин С*, *вортманнин* и др.

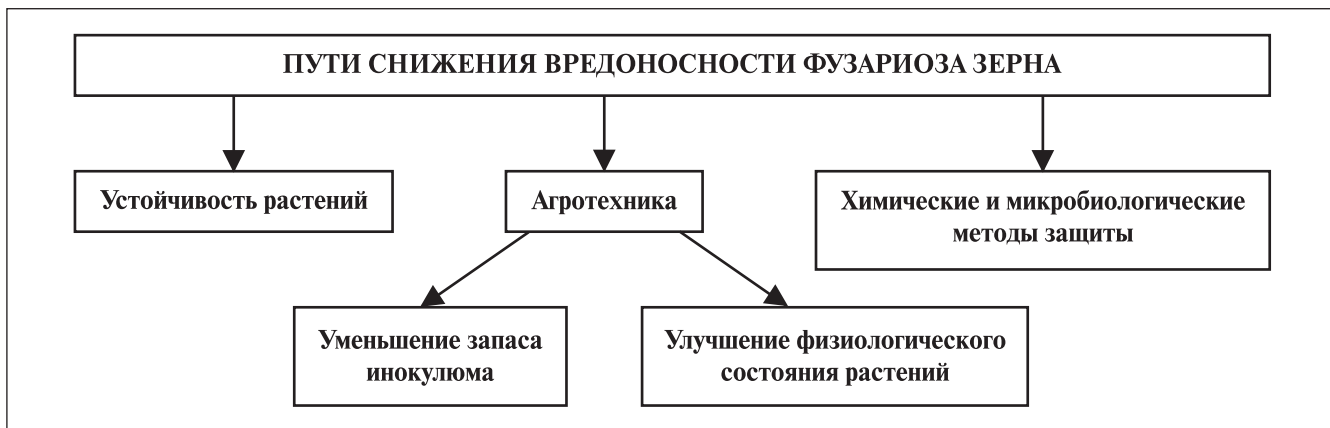
Большинство микотоксинов попадает в организм из пищевых продуктов и кормового сырья. Однако часто идентифицировать их как этиологический фактор возникшего заболевания не удается из-за быстрого превращения МТ в сотни других токсичных соединений, трудно определяемых аналитическими методами.

Известно, что многие виды фузариевых грибов вызывают микозы (повреждения тканей и органов) человека, аллергические реакции (при попадании в дыхательные пути), кожные заболевания. К списку особо опасных в медицинском отношении относятся виды грибов *F. oxysporum*, *F. solani*, *F. verticillioides*, *F. proliferatum*, *F. subglutinans*, *F. equiseti*, *F. chlamydosporum* – грибы, которые являются обычными представителями микофлоры зерна. Иммунная система самостоятельно справляется с большинством условно-патогенных плесневых грибов, с которыми человек сталкивается постоянно. Однако в условиях высокой плотности инфекционного начала в воздухе грибы могут вызывать заболевания, особенно у людей с ослабленным иммунитетом, и могут сами значительно его ослаблять. Высокая концентрация пропагул грибов присутствует в зерновой и мучной пыли в период уборки зерна, при послеуборочной обработке и сушке зерна на токах, при работе элеваторов (Мачихина и др., 2008). Показано присутствие спор различных видов р. *Fusarium* и их микотоксинов в зерновой пыли при сортировке зерна (Eskola et al., 2001; Krysinska-Traczyk et al., 2001). Споры грибов попадают на кожу, при наличии микротравм – в подкожную клетчатку, оседают на слизистых оболочках глаз, а также в верхних дыхательных путях или легких при дыхании. Выявление причин заболевания грибной этиологии – трудно решаемая проблема. Любые болезни, вызванные грибной микофлорой, лечатся достаточно сложно и длительно, поэтому очень важно быть информированным о возможной опасности и соблюдать меры предосторожности.

6. МЕТОДЫ СНИЖЕНИЯ ВРЕДНОСТИ

Для снижения зараженности зерна и загрязнения его микотоксинами необходимо применять систему мероприятий, проводимых как в предпосевной, так и в вегетационный и послеуборочный периоды. Зернопроизводящие регионы страны располагаются в различных эколого-географических зонах, и поэтому сложно предусмотреть единый комплекс мер, снижающих зараженность зерна фузариозом. Вклад технологических и некоторых биотических факторов в развитие фузариоза зерновых культур схематично распределяется следующим образом (по мере убывания их значимости): предшественник, наличие влаги в период колошения-цветения, система обработки почвы, устойчивость сорта, состояние растений,

способ уборки урожая, послеуборочные мероприятия. Основные усилия должны быть направлены на снижение источников инфекции, ограничение или замедление скорости развития заболевания в сложившихся условиях вегетационного периода (**рис. 5**). В одинаковых экологических условиях, но при разном сочетании агроприемов распространение фузариоза на посевах может колебаться от 0,6 до 40 %, то есть за счет оптимизации приемов возделывания культуры можно снизить развитие фузариоза на 80–95 % (Зазимко и др., 1991). Наибольшей эффективности в борьбе с заболеванием можно достичь, применяя комплекс организационных, агротехнических, химических и биологических мер.



5. Способы ограничения численности патогенов в период вегетации

Предпосевная подготовка семян. Фитосанитарное состояние посевов во многом зависит от качества семенного материала (всхожесть, энергия прорастания, наличие примесей, зрелость и зараженность зерна). Необходимо проведение лабораторного анализа (фитоэкспертизы) семян всех посевных партий, одна из целей которого – выявление количественного и качественного состава присутствующих патогенов.

В зависимости от степени инфицирования и вида патогена энергия прорастания и всхожесть семян могут различаться. Всхожесть и энергия прорастания определяют норму высева для данной семенной партии и необходимость дополнительных мероприятий по улучшению семенных качеств. Не следует проводить посев семенами, имеющими низкую массу 1000 семян, с низкими биологическими свойствами (энергия прорастания и всхожесть <80 %). С практической точки зрения фитоэкспертиза семян помогает оценить необходимость протравливания и правильно подобрать протравитель семян, с помощью которого можно уничтожить поверхностную и внутреннюю инфекцию и защитить растение от поражения опасными заболеваниями.

Современный ассортимент протравителей представлен в основном системными фунгицидами, обладающими высокой биологической активностью в отношении не только возбудителей болезней, но и самого растения. Обработка протравителями не защищает колос от инфицирования фузариевыми грибами, но снижает количество инфекционного начала на семенах, защищает проростки и молодые растения от поражения различными патогенами, увеличивает энергию прорастания, что позволяет получить дружные и полноценные всходы – все это в комплексе повышает устойчивость растений к неблагоприятным факторам.

Необходимо удаление из зерновой массы битого, колотого и щуплого зерна, незерновой примеси (семена сорняков, пыль, остатки насекомых), которая является дополнительным источником инфекции и в случае протравливания адсорбирует значительно больше препарата, чем высококачественные семена. Применение про-

травителей целесообразно только в сочетании с надлежащими агротехническими приемами.

Агротехнические мероприятия снижают численность популяции патогена и улучшают общее состояние растений. Агротехнические факторы в порядке убывания вклада в сдерживание развития фузариоза зерновых культур ранжируются следующим образом: предшественник, система обработки почвы, азотное питание, срок сева, норма высева, способ уборки, послеуборочные мероприятия. Ошибки на любом из этих технологических этапов, особенно при повышенной влажности в период формирования зерна, неизбежно приведут к значительному развитию заболевания, интенсивность проявления которого может сдерживать только устойчивость сорта.

По мнению известного венгерского исследователя и селекционера А. Местерхази (Mesterházy, 2003), риски, влияющие на накопление ДОН в зерне, можно оценить следующим образом, если принять за единицу фактор возделывания определенного сорта пшеницы после незерновых предшественников:

- после кукурузы на зерно с поверхностной обработкой почвы = 17,2;
- после кукурузы на зерно при обработке почвы с оборотом пласта = 4–5;
- после кукурузы на силос, при запахивании остатков в почву = 1,5;
- после пшеницы с минимальной обработкой почвы = 4.

В системе севооборота зерновые культуры рекомендуются в первую очередь размещать по черному и занятому пару, гороху, подсолнечнику. Не следует размещать их по зерновым предшественникам, особенно кукурузе на зерно. В случае вынужденного возделывания зерновых по зерновым предшественникам необходимо понимать степень риска получения высоко зараженного зерна, содержащего микотоксины. В этом случае, если прогнозируются условия, благоприятствующие развитию фузариоза, необходимо предусмотреть использование фунгицидов. Возделывая зерновые после поражаемого грибами р. *Fusarium* предшественни-

ка, следует особо пристальное внимание уделять своевременной тщательной очистке полей от растительных остатков, проводить дискование почвы после уборки зерновых культур, уничтожение падалицы. Следует ограничить применение поверхностной обработки почвы, особенно после зернового предшественника. Поверхностные обработки – главный источник накопления инокулюма. Запахивание стерни и растительных остатков ускоряет их разложение и уменьшает плотность популяции патогенов.

Разумное использование удобрений, особенно азотных, повышает выносливость растений, но повышенные дозы азотных удобрений могут увеличить уровень микотоксинов, даже если условия не благоприятствовали развитию фузариевых грибов (Heier et al., 2005). Росту заболевания способствуют загущение посевов и полегание растений.

Организационно-хозяйственные мероприятия. Сорная растительность может являться резерватом фузариозной инфекции, способствовать повышению влажности в посевах и, кроме того, снижать доступность питательных веществ в почве. Уничтожение в посевах сорняков агротехническими приемами или применением гербицидов является важным приемом снижения фузариоза растений.

Есть сведения, что поражение растений мучнистой росой, ржавчиной усиливает восприимчивость к фузариозу, поэтому применение фунгицидов против листовых болезней также может опосредованно влиять на снижение поражения растений фузариозом (Sutton, 1982; Mesterházy, 1983; Mathis et al., 1986).

Известна связь поврежденности кукурузы насекомыми с развитием болезней початков, поэтому все меры, направленные на снижение численности вредителей, приводят к уменьшению заболевания.

Важное место в комплексе мероприятий, направленных на уменьшение зараженности зерна и накопления микотоксинов, отводится правильному выбору тактики уборки урожая, размещению и подработке зерна.

При наличии заболевания в поле для предупреждения дальнейшего поражения колосьев и накопления микотоксинов посевы зерновых убирают в предельно сжатые сроки. При повышенной влажности уборку необходимо проводить прямым комбайнированием, так как в этих условиях колосья на корню просыхают быстрее, чем в валках. Скашивание и укладывание на несколько суток растений в валки способствуют созданию оптимальных условий для развития патогенов, приводят к активизации их развития и продуцирования микотоксинов.

На токах формируют партии зерна с одинаковой степенью поражения фузариозом. При благоприятных для заболевания условиях зерно с полей после неблагоприятных предшественников должно размещаться на токах отдельно, не следует смешивать его с партиями зерна другого качества при последующей подработке, хранении и реализации.

Сразу после уборки зерно сепарируют, удаляя некондиционные зерна, примесь сорняков и фрагменты рас-

тительной ткани. Сырое зерно подвергают немедленной сушке, так как жизнедеятельность грибов останавливается только при 12–14 % влажности зерна.

Уборку кукурузы на зерно начинают при его влажности 30–40 %, на таком зерне активно развиваются грибы. Зараженности зерна значительно увеличивается при его травмировании во время уборки комбайнами и при низкой степени очистки початков от оберток. Многие зависят от быстроты приведения зерна в состояние хранения (сушка початков и зерна кукурузы и последующий обмолот) и условий хранения.

Повреждение зерна при хранении вредителями хлебных запасов (долгоносик, рыжий мукоед, хрущак и клещ) способствует распространению инфекции. Самосогревание зерна приводит к его прорастанию, поражению плесневыми грибами, в результате чего оно становится токсичным и непригодным не только для продовольственных, но и кормовых целей. Накопление фумонизинов при хранении зерна кукурузы в теплом и влажном помещении достигает 18–23 % от исходного значения (Marasas et al., 1996). В процессе хранения изначально недоброкачественного зерна кукурузы, зараженного *F. moniliforme*, контаминация фумонизинами повысилась с 1,02 до 4,52 мг/кг (Седова и др., 2004). Даже при соблюдении условий хранения зерна снижается только его зараженность фузариевыми грибами, но микотоксины способны сохраняться годами. Так, при хранении зерна ячменя при оптимальных условиях в течение 5 лет значительно снизилось количество выделяемых из него грибов р. *Fusarium*, однако не изменилось содержание микотоксинов (Wiewióra, 2009). Показано, что за 9 лет в зерне пшеницы содержание образовавшегося ДОН снижается всего лишь на 27 % (Львова и др., 1994).

В ходе уборки или сразу после нее поля освобождают от растительных остатков. При уборке кукурузы следует проводить низкий (не выше 10 см) срез стеблей. Растительные остатки должны тщательно измельчаться и запахиваться при глубокой зяблевой вспашке. Этот прием ускоряет их минерализацию и снижает количество сохраняемого инокулюма. В 1989 г. распространенность фузариоза колоса на сорте озимой пшеницы Партизанка на поле с поверхностной обработкой почвы составила 48,9 %, а по вспашке с оборотом пласта – 15,6 % (Временные рекомендации, 1991).

Основная обработка почвы заключается в обеспечении глубокого, рыхлого пахотного слоя с хорошими физическими, химическими и биологическими свойствами. Посев в оптимальные для культуры сроки сева, соблюдение норм высева и глубины заделки семян – приемы, способствующие сокращению критического периода прорастания и развития корневой системы, получению более дружных всходов растений, способных противостоять воздействию грибов.

Устойчивость растений к фузариозу. Выращивание устойчивых сортов – наиболее экономичный и экологичный прием уменьшения вредоносности заболевания. Иммуных к фузариозу сортов зерновых культур нет, наблюдаются различия только по степени устойчивости растений

к патогенам (Schroeder, Christensen, 1963; Snijders, 1990). Поскольку устойчивость в значительной мере зависит от условий окружающей среды, то этот признак рассматривается как относительный показатель.

Устойчивость растений зерновых культур к фузариозу колоса является неспецифической. Она варьирует от восприимчивости до высокой устойчивости и обусловлена взаимодействием разных по функциям генов паразита и растения. Существуют несколько типов физиологической устойчивости зерновых к фузариозу, которые не всегда связаны друг с другом: I – устойчивость к проникновению патогена; II – к распространению патогена по колосу; III – устойчивость зерен к заражению патогеном; IV – толерантность; V – способность к аккумуляции и/или деградации микотоксинов (Schroeder, Christensen, 1963; Mesterházy, 2002; Boutigny et al., 2008). Выявленные типы контролируются независимо, поэтому для полной характеристики устойчивости исследуемого генотипа культуры необходимо использование различных параметров.

Несмотря на многокомпонентный характер устойчивости зерновых к фузариозу, высокоустойчивые к заражению колоса растения все-таки содержат меньше зараженных зерен и микотоксинов, чем восприимчивые (Анпилогова и др., 1996; Snijders, Perkowski, 1990; Mesterházy, 1997; Stack et al., 1997; Muthomi et al., 2002). Но устойчивых генотипов в настоящее время не много, а в группе средневосприимчивых и восприимчивых сортов четкой связи между параметрами оценки не выявлено, поэтому прогнозировать уровни накопления микотоксинов в зависимости от видимых симптомов заболевания не всегда возможно. Выявлена способность устойчивых генотипов деградировать ДОН, например, через 6 недель после инокуляции концентрация МТ составила 9,3 мг/кг, а через 9 недель – 2,4 мг/кг (Miller et al., 1985). Польскими исследователями показано, что в результате инокуляции колосьев суспензией конидий *F. graminearum* и *F. culmorum* концентрация ДОН 1 мг/кг зерна восприимчивого сорта Rada была выявлена при 1 % инфицированных колосков, а у относительно устойчивого сорта Parada такой уровень контаминации отмечали при 13,1 % (Arseniuk et al., 1999). Эти же авторы наблюдали относительно низкое накопление микотоксина в зернах ржи, по сравнению с тритикале и, тем более, с пшеницей.

Устойчивость к фузариозу носит не видоспецифический характер (Balkandzhieva, Karadzheva, 1994; Mesterházy, 1997), поэтому устойчивый к определенному виду патогена сорт будет сохранять устойчивость при возделывании в другом регионе, на фоне другого состава патогенного комплекса грибов р. *Fusarium*.

Масштабная селекционная работа по созданию новых устойчивых сортов озимой пшеницы и ячменя к фузариозу зерна ведется во многих странах. В России в Краснодарском НИИСХ имени П.П. Лукьяненко созданы относительно устойчивые к фузариозу зерна сорта озимой пшеницы, накапливающие низкие количества ДОН, – Батько, Даха, Дельта, Дея, Краснодарская 6, Память,

Старшина и др. (Ribalkin et al., 2000; Колесников и др., 2001; Аблова, 2008). Широкое возделывание устойчивых сортов в Северо-Кавказском регионе во многом способствовало снижению вредоносности этого заболевания в последние годы. По данным И.Б. Абловой (2008), инокуляция суспензией спор *F. graminearum* озимой пшеницы устойчивого сорта Дельта и восприимчивого сорта Купава приводит к снижению урожая соответственно на 7,9 и 20,3 %.

Селекцией ржи и яровой пшеницы на устойчивость к фузариозу занимаются в Зональном НИИ сельского хозяйства Северо-Востока (Шешегова, 2005; Шешегова, Харина, 2008), яровой пшеницы и ячменя – в Приморском НИИСХ и Дальневосточном НИИСХ (Клыков и др., 2010). Оценка на искусственном инфекционном фоне показала относительно высокую устойчивость к заражению зерна сортов ячменя Приморский 39, Приморский 44, Приморский 60, Приморский 98, Приморский 89 (Гагкаева, Гаврилова, 2009). Относительно устойчивы на естественном фоне к зараженности зерна и накоплению микотоксинов ячменя Багрец, Велес, Двина, Инари, Калита, Криничный, Ксанаду, Родник Прикамья. В селекцию овса признак устойчивости к фузариозу в настоящее время не учитывается, несмотря на высокую повсеместную зараженность зерна этой культуры. Оценка на естественном и искусственном инфекционном фоне показала, что относительно устойчивы к заражению грибами и накоплению микотоксинов сорта овса Вятский голозерный, Аргамак, Астор, Привет.

Большинство европейских сортов мягкой пшеницы средневосприимчиво, а твердой – высоковосприимчиво к фузариозу зерна (Аблова, Грицай, 2001; Snijders, 1990; Buerstmayr et al., 1996; Mesterházy, 1997). Генотипы растений с закрытым типом цветения более устойчивы к проникновению инфекции, чем открыто цветущие. В целом более устойчивы высокие, безостые, с рыхлым колосом сорта пшеницы (Mesterházy, 2003). Меньше поражаются высокие растения ячменя, с уменьшенным размером боковых чешуек, удерживающих влагу, рыхлым колосом, остистых (в противоположность пшенице). Двурядные ячмени значительно более устойчивы к фузариозу колоса, чем шестирядные (Takeda, Heta, 1989; Chen et al., 1991; Steffenson, 2003). Голозерные формы ячменя и овса более устойчивы к заболеванию, чем пленчатые (Chen et al., 1991; Tekauz et al., 2004; Гагкаева и др., 2009). Среди генотипов ячменя с черным или красным цветом колоса устойчивы к *F. graminearum* были 20 %, с желтым колосом – 5 % (Zhou et al., 1991).

Устойчивость пшеницы к фузариозу относится к полигенному типу с аддитивным эффектом и количественным наследованием в потомстве (Miedaner, 1997; Lemmens et al., 2005; Yang et al., 2005; Buerstmayr et al., 2009). Основные локусы количественного признака (QTL), связанного с устойчивостью, выявлены на 20 из 21 хромосом (кроме 7D) (Buerstmayr et al., 2009). Наиболее востребованный в селекции пшеницы локус *Fhb1* расположен на коротком плече 3В хромосомы, связан с устойчивостью к распространению гриба. На этом же участке хро-

мосомы расположены локусы, ответственные за устойчивость к заражению зерна и накоплению ДОН у наиболее востребованного в селекции на устойчивость к заболеванию сорта пшеницы Sumai 3. Интенсивно проводятся поиски локусов, связанных с различными типами устойчивости пшеницы. Например, показано, что QTL локус на 5В хромосоме связан с восприимчивостью к фузариозу зерна, а локус на 3D хромосоме – с устойчивостью к накоплению ДОН (Malla et al., 2010). Возможность использования молекулярных маркеров позволяет выявлять и клонировать QTL, а также проводить отбор генотипов по маркерам при селекции на устойчивость к фузариозу. Подобных исследований в настоящее время много проводится с пшеницей, значительно меньше с ячменем (Steffenson, 2003) и практически нет по другим зерновым культурам.

В Северо-Кавказском регионе выращивают около 70 % всей возделываемой в России кукурузы на зерно, по региональной сортоиспытательной системе районировано свыше 35 сортов и гибридов. При такой концентрации производства кукурузы складываются благоприятные условия для сохранения и развития фузариозной инфекции. Устойчивость к фузариозу стеблей и початков должна быть обязательной декларируемой характеристикой гибридов кукурузы. Показано, что позднеспелые гибриды, у которых снижение влажности ниже 30 % при созревании зерна происходит медленно, восприимчивы к фузариозу (Manninger, 1979). Больше подвержены заболеванию гибриды и самоопыленные линии с более рыхлой консистенцией зерновок, с недостаточным укрытием обертками верхушки початка (Дудка, Левада, 1991). Предполагают, что растения с тонкой оболочкой зерна, вертикальным расположением початков, плотными обертками початков, снижающими скорость уменьшения влажности зерна, более восприимчивы к заражению грибами (Emerson, Hunter, 1980; Dowd, 1998; Fandohan et al., 2003). Есть информация, что желтые сорта кукурузы накапливают меньше фумонизинов, чем белые (Shephard et al., 1996).

Таким образом, для получения высококачественного зерна, свободного от микотоксинов, необходимо вести селекцию и возделывать сорта зерновых культур, обладающие многокомпонентной устойчивостью к фузариозу в комплексе с высокой адаптивностью к другим биотическим и абиотическим факторам среды.

Химический метод. Фунгицидов, способных эффективно предохранять образующееся зерно от проникновения патогена, немного. Как правило, наибольшая эффективность современных препаратов оценивается не выше 60–70 % снижения видимых симптомов заболевания в поле. Проблема заключается не в эффективности действующего вещества (протравителей, эффективных против семенной инфекции грибов достаточно много), а в сложности защиты генеративных органов и зерновок. Усложняют эффективное применение фунгицидов для защиты зерна постоянное и повсеместное наличие инфекции; растянутый период восприимчивости растений; быстрое проникновение инфекции во внутренние

ткани колоса; сложность покрытия колоса препаратом; небольшой период от обработки до уборки и использования урожая и другие факторы. Кроме того, на эффективность проведения опрыскивания оказывают влияние факторы среды (температура, влажность), устойчивость растения, тип и доза фунгицида, время опрыскивания, чувствительность видов и изолятов патогенов (Magpan et al., 2002, Sip et al., 2010).

Но поскольку устойчивых к фузариозу сортов немного, то применение фунгицидов неизбежно в тех зонах, где складываются благоприятные для заболевания условия и ожидается его эпифитотийное развитие.

Сравнительную эффективность фунгицидов в отношении фузариоза зерновых культур необходимо оценивать по следующим показателям:

- снижение распространения заболевания на колосьях;
- уменьшение инфицированности зерна;
- увеличение урожая;
- снижение уровня микотоксинов в зерне.

При проведении такой оценки также требуется соблюдение достаточно жестких условий: наличие высокого инфекционного фона; четкое выполнение всех методических этапов, касающихся патогенов, растений и пестицидов; корректный анализ и интерпретация результатов. Сложность этой работы объясняет огромное количество разноречивых публикаций – от полного отсутствия влияния на проявление заболевания и количество накапливаемых микотоксинов до значительного снижения симптомов и увеличения содержания микотоксинов. Доступные публикации по эффективности используемых фунгицидов против фузариоза зерновых культур чаще всего не выдерживают критики: оценка велась на низком инфекционном фоне, патогенный комплекс грибов не оценивался вовсе, или приводился мало реальный для места проведения эксперимента перечень патогенов, недостаточное число анализируемых характеристик (чаще всего ограничиваются визуальной оценкой симптомов в поле), отсутствие контрольного контроля.

Если по прогнозу существует опасность значительного развития фузариоза, то необходимо предусмотреть обработку посевов фунгицидами. Особенно этот элемент технологии важен на посевах после кукурузы на зерно и при наличии растительных остатков после возделывания восприимчивых растений в результате поверхностной обработки почвы. При этом необходимо придерживаться трех основных принципов – своевременность применения фунгицидов, экономическая и экологическая его целесообразность.

Наибольший эффект для зерновых достигается при обработках фунгицидами в конце колошения – начале цветения. Оптимальным сроком обработки пшеницы считаются 2–4 дня перед цветением. Для ячменя, который цветет, когда колос еще внутри обертки, лучший период обработки – сразу после его появления. Повышение эффективности фунгицидов возможно путем более качественного покрытия колоса, добавления прилипателей.

Эффективность снижения видимых симптомов фузариоза на колосе после обработки фунгицидами в среднем составляет 30–60 %. Однако отсутствие видимых симптомов на колосе после обработки фунгицидом не гарантирует защиту зерновок от проникновения патогенов. Существует много публикаций демонстрирующих, что фунгициды, уменьшая симптомы заболевания, не влияют, или напротив даже увеличивают накопление микотоксинов. Так, стробилуриновые препараты значительно повышали содержание ДОН в зерне пшеницы (Ellner, Schroer, 2000; Oldenburg et al., 2001; Simpson et al., 2001). Применение фунгицида Matador (смесь тебуконазола и триадименола) на озимой пшенице, инокулированной *F. culmorum*, уменьшило развитие фузариоза колоса, но в 16 раз увеличило концентрацию НИБ (Gareis, Seunowa, 1994). По данным С. Хомдорка с соавторами (Homdork et al., 2000), уровень ЗЕН в зерне повысился с 60 мкг/кг при обработке колосьев тебуконазолом за 3 суток до инокуляции суспензией конидий гриба *F. culmorum*, до 140 мкг/кг при обработке через 5 суток после инокуляции.

По всей видимости, при возникновении неблагоприятных условий существования гриб может усиливать выработку токсичных вторичных метаболитов (Чкаников и др., 1996, 1997). Конечно, не все фунгициды и не всегда увеличивают количество микотоксинов в урожае, но такая вероятность существует. Поэтому фирмы, рекомендуемые фунгициды против фузариоза колоса, обязаны оценивать их действие не только на симптомы заболевания, сохранение урожая, но и на накопление в зерне микотоксинов.

Поскольку в патогенном процессе участвуют несколько видов фузариевых грибов, то чувствительность отдельных видов (а также изолятов внутри вида) может сказываться на эффективности обработки растений (Соколова и др., 2001; D'Mello et al., 2006; loos et al., 2005). Фоликур в лабораторных опытах оказывал большее угнетающее влияние на рост *F. poae*, чем на *F. graminearum*. Показано, что эффективность фунгицидов выше по отношению к виду *F. avenaceum*, чем к *F. culmorum* (Simpson et al., 2001). Норвежские исследователи отметили, что некоторые фунгициды повышают численность *F. tricinctum* на зерне пшеницы (Henriksen, Elen, 2005).

Возможно возникновение резистентности у грибов под воздействием фунгицидов. Так, изоляты *F. graminearum*, *F. culmorum*, *F. avenaceum* и *F. poae* снижали чувствительность к карбендазиму и тебуконазолу (Batesman, 1993; Xu et al., 2007; Becker et al., 2010).

В **Приложении 2** представлены фунгициды, рекомендованные для защиты зерновых культур от фузариозной инфекции.

Нужно подчеркнуть, что в последние годы наметился определенный процесс в расширении спектра препаратов, рекомендуемых для защиты зерновых от фузариоза зерна, и отмечается некоторое повышение эффективности химических обработок. Это связано с появлением в рекомендуемом ассортименте таких двухкомпонентных фунгицидов, как альто супер, амистар экстра, про-

заро, титул дуо, и особенно трехкомпонентных препаратов фалькон и амистар трио. Использование фунгицидов при полном соблюдении рекомендуемых сроков проведения опрыскивания в фазе конец колошения – начало цветения приводит к более высокой биологической эффективности.

Биологические и другие методы. Поиск микроорганизмов для борьбы с фузариозом колоса был начат в Бразилии в 1980 г. Более 300 бактерий и грибов, выделенных из растений пшеницы, были проверены в лабораторных условиях на активность против *F. graminearum* (Luz, 1988). Интерес к применению биопрепаратов против возбудителей фузариоза неизменно растет. Показана эффективность подавления фузариевых грибов штаммами бактерий из родов *Bacillus*, *Kluyvera*, *Lysobacter*, *Paenibacillus*, *Pantoea*, *Pseudomonas*, дрожжей *Cryptococcus*, *Rhodotorula*, *Sporobolomyces*. Существует мнение, что биологические препараты защищают колос пшеницы от фузариоза так же эффективно, как контактные фунгициды, но менее эффективно, чем системные.

Предлагаются два пути использования средств биологической защиты растений от фузариоза. Первый – прямое воздействие биоагентов или их метаболитов на колос незадолго до периода или в период восприимчивой фазы, второй – обработка растительных остатков антагонистами задолго до периода инфицирования растения для подавления численности инфекции. Так, обработка пшеничной соломы в поле суспензией грибов *Trichoderma harzianum* (Fernandez, 1992) и *Microsphearopsis* sp. (Bujold et al., 2001) показала значительное снижение зараженности и образования спороношения грибом *G. zeae*.

Механизмы действия агентов биологического контроля активно изучаются. Важным действием на патогены является влияние антибиотиков. В лабораторных опытах *Paenibacillus macerans*, *Pseudomonas putida*, *Sporobolomyces roseus*, *B. subtilis* способны подавлять рост *F. graminearum* на 95–100 % (Perondi et al., 1996; Stockwell et al., 1997). В поле и теплицах уменьшение заболевания при применении их культуральных фильтратов составило 21–26 % (Luo, Bleakley, 1999; Fernando, 2001). Другой важной составляющей действия микроорганизмов является конкуренция за питательную среду. Перспективные результаты получены рядом авторов, выделивших микроорганизмы из колосьев пшеницы во время цветения и использовавших их для снижения развития *F. graminearum* (Pearce et al., 1976; Strange, Smith, 1978; Fokkema et al., 1979; Schisler et al., 2002; Van Cauwenberge et al., 2009).

Изучают применение микроорганизмов и их метаболитов для повышения иммунитета и снижения вредоносности фузариоза, при этом в клетках растений происходят сложные биологические и физиологические реакции, в результате которых оно приобретает иммунитет и готово противостоять внедрению патогенов (Jochum et al., 2006). Показана способность микроорганизмов подавлять синтез микотоксинов, образуемых грибами, одна-

ко механизм этого явления неясен. Отмечено уменьшение синтеза и накопления ДОН до 23 % в зерне пшеницы при обработке растений в теплице и поле некоторыми видами бактерий (Stockwell et al., 1997, 2000).

Возможна комбинация биопрепаратов с химическими фунгицидами, что повышает их индивидуальную эффективность (Jochum et al., 2006). Показано снижение симптомов заболевания и содержания ДОН до 25 % при совместной обработке колосьев пшеницы препаратом TrigoCor (на основе *B. subtilis*) и фоликуром (Luz et al., 2003).

Положительные результаты против грибов секции *Sporotrichiella* и *F. graminearum* получены при обработке растений пшеницы перед колошением препаратом алирин (Новикова и др., 2003). Метаболитные препараты хризомал, глоберин и G-9 также уменьшали распространенность фузариоза колоса. Перспективным считается использование в качестве агентов биоконтроля спорообразующих бактерий из-за их большей адаптивности и стабильности (Новикова, 2005) и препаратов на основе грибов родов *Trichoderma* и *Trichoderma*. Показана эффективность *Trichoderma viride*, *T. asperellum* и дрожжей *Cryptococcus nodaensis* (Коломбет и др., 2001, 2005). Обработка зараженных растений бактофитом (на основе *Trichoderma viride*) и трихотецином (на основе *Trichotecium roseum*) хорошо снижала накопление ДОН в зерне. Показана возможность уменьшения зараженности зерна во время хранения в результате обработки биопрепаратами на основе бактерий и дрожжей: *Bacillus nigricans*, *Streptomyces griseoviridis*, *B. thuringiensis*, *Hansenula anomala* (Монастырский и др., 2007).

В России разрешены для предпосевной обработки семян зерновых культур препараты на основе бактерий *Bacillus subtilis*, *Pseudomonas aureofaciens*, *P. fluorescens*, для обработки семян и растений пшеницы – вермикулэн (на основе спорово-мицелиальной массы гриба *Penicillium vermiculatum*).

Сегодня ученые все чаще обращаются к изучению механизма самозащиты растений. Одним из направлений является использование эндофитных организмов, грибов и бактерий симбионтов, обитающих внутри растений – в семенах, корнях, стеблях. Грибные эндофиты широко встречаются среди злаковых растений. Показано, что они повышают устойчивость растений к неблагоприятным воздействиям, стрессам и различным болезнетворным микроорганизмам, однако многие из них также продуцируют токсичные для теплокровных организмов вещества (Siegel et al., 1984)

Более перспективно создание биостимуляторов на основе активных штаммов ассоциативных и эндофитных бактерий, которые стимулируют рост и развитие растений и проявляют фунгицидную активность. Бактериальные эндофиты изолированы из риса (Mukhopadhyay et al., 1996) и кукурузы (McInroy, Клоергер, 1995). Штамм *Enterobacter cloacae*, являющийся эндофитом кукурузы, продуцирует антибиотик, подавляющий рост *F.moniliforme* (Hinton, Васон, 1995). В условиях теплицы значительно меньше симптомов фузариоза колоса име-

ли растения пшеницы, семена которой были обработаны *Paenibacillus lentimorbus* (Bleakley et al., 2000). Эффективные против фузариевых грибов эндофитные бактерии могут являться основой для создания биопрепаратов. Разработка экономичного и экологичного приема нанесения биопрепаратов на семена способствовала бы созданию ассоциаций микроорганизмов, способных увеличить всхожесть семян и в течение всего вегетационного периода защищать растение от патогенов.

Уменьшение микотоксинов в сырье. Применение приемов, способствующих некоторому снижению загрязнения зерна микотоксинами, зависит от его целевого назначения. Частичная деконтаминация достигается механическим удалением части спор и мицелия грибов с поверхности зерновки и из оболочки при сепарировании, сухой и мокрой очистке зерна перед использованием в перерабатывающей промышленности. Микотоксины распределены в продуктах переработки зерна неравномерно, что вызвано их локализацией в определенных анатомических частях зерновки. Тортовые помолы снижают концентрацию токсинов за счет выделения и дифференцированного размола внутреннего, наименее загрязненного токсинами частей зерновки. В связи с этим, в отдельных зернопродуктах (например, в отрубях) возможно превышение ПДК даже при содержании микотоксинов в зерне в пределах нормы, тогда как в других наблюдается значительное его снижение (Young et al., 1984; Львова и др., 1998). У пленчатых культур (ячмень, овес) в процессе сепарирования, шелушения и шлифования зерна с отходами удаляется значительное количество токсинов. Загрязненное зерно можно использовать для производства этилового спирта, в некоторых случаях его можно разбавить чистыми кормами (Desjardins et al., 1993).

Разрушение микотоксинов или превращение их в менее опасные соединения с разной степенью эффективности может быть достигнуто воздействием жестких термических и/или химических факторов (длительное кипячение в воде, обработка кислотами, перекисью водорода). Проблемы качества кормов и микотоксикозов являются одними из самых сложных в современном животноводстве и птицеводстве. Сегодня на рынке предлагаются различные добавки-адсорбенты, снижающие вредоносность микотоксинов в кормах и их воздействие на животных.

В качестве добавок-адсорбентов используют природные минеральные и органические вещества: минералы, глины (бентониты), активированный уголь, синтетические полимеры, а также вещества растительного и микробного происхождения. Некоторые добавки уменьшают образование микотоксинов, подавляя рост грибов (аммиак, пропионовая кислота, микробные и ферментные добавки в силос). Однако значительно более целесообразно создать условия, препятствующие заражению зерна грибами в период его выращивания и хранения, чем заниматься ликвидацией последствий их жизнедеятельности.

7. ЭКСПЕРТИЗА ЗЕРНА НА ЗАРАЖЕННОСТЬ ГРИБАМИ р. FUSARIUM

Фитопатологическая экспертиза количественно и качественно характеризует средний образец, отобранный из партии зерна, на наличие примеси, заспоренность (внешняя семенная инфекция) и зараженность (внутренняя семенная инфекция). Кроме того, она позволяет выявлять зараженность зерна и видовой состав патогенов при возделывании культуры на определенной территории. На основании суммарной информации о видах патогенов, культуре и сорте, развитии заболевания, зонально-климатических условиях регионов можно оценить степень опасности и возможные последствия развития фузариоза в них.

Визуальный осмотр среднего образца зерна позволяет оценить содержание примеси в виде рожков спорыньи, травмированного и внешне пораженного зерна. Считается, что при использовании зерна в хлебопекарной промышленности и на фуражные цели не допускается содержание фузариозных зерен более 1 %, однако такой расчет основан на информации, полученной в 1990-е гг. в условиях массового распространения *F. graminearum* на Северном Кавказе. Следует учитывать, что кроме этого патогена, фузариоз зерна вызывают и другие широко распространенные виды р. *Fusarium*, продуцирующие не менее, а даже более токсичные метаболиты. В целом, визуальная оценка количества фузариозных зерен в образце мало информативна. Даже при искусственной инокуляции растений грибами (*F. sporotrichioides*, *F. poae*, *F. proliferatum* и др.) в урожае редко встречаются зерна розовоокрашенные, белесые, щуплые, однако при этом выявляются значительные уровни зараженности и контаминации микотоксинами. Особенно оценка субъективна, когда по внешним признакам определяют фузариоз пленчатых культур – ячменя, овса, риса и др.

Определение заспоренности методом смыва – обязательный анализ семенных партий для выявления головневой инфекции и последующего выбора протравителя. Заспоренность является важным показателем, оказывающим отрицательное воздействие на качество зернового сырья, используемого на кормовые и пищевые цели. Встречающиеся в большом количестве на поверхности зерна условно-патогенные и патогенные грибы, а также возбудители плесневения при хранении изменяют биохимический состав субстрата за счет своей ферментативной активности и, следовательно, его качество. Кроме того, при хранении зерна в условиях повышенной влажности грибы могут с поверхности проникать внутрь зерновок (плесневение семян) и значительно ухудшать качество зерна.

Идентифицировать микроструктуры грибов р. *Fusarium*, *Penicillium*, *Aspergillus* и многих других даже на уровне родов при просмотре под микроскопом капель смыва с поверхности зерна невозможно без выделения в чистую культуру. Этот метод целесообразен для оценки поверхностной заспоренности семян головневыми грибами, но не грибами р. *Fusarium*. Можно выявить присутствие спор грибов родов *Alternaria*, *Bipolaris*, имеющих окрашенные

споры специфичной формы, однако обильность их спороношения и, следовательно, заспоренность зерна зависит от многих неучтенных факторов. Количество колониеобразующих единиц (КОЕ) гриба в смыве с поверхности зерна – информация, не имеющая большой практической значимости. Микро- и макроконидии, хламидоспоры и фрагменты гиф различных видов грибов, присутствующие на поверхности зерна, имеют разную жизнеспособность и патогенность и, следовательно, не могут быть фактором, по которому можно прогнозировать развитие заболевания и его тяжесть. Кроме того, естественная микрофлора почвы и условия прорастания семян играют более значительную роль в развитии болезни, чем заспорение поверхности грибами р. *Fusarium*.

Зараженность – это истинная инфицированность зерна, в том числе условно-патогенными грибами, если были условия, благоприятствующие их проникновению внутрь через плодовую оболочку. Сильно пораженные семена могут полностью терять всхожесть, менее пораженные дают ослабленные проростки с признаками корневой гнили. Для выявления зараженности образца проводят анализ поверхностно стерилизованных зерен, помещенных на питательную агаризованную среду или во влажную камеру (**Приложение 1**).

Для фузариевых грибов, продуцирующих микотоксины, важно установить количественное их присутствие в образце зерна, поскольку это дает возможность судить о наличии микотоксинов.

Важное значение для получения достоверных результатов играет методически правильный отбор среднего образца. Зараженное зерно в хранящейся партии может быть распределено неравномерно, что усложняет отбор представительной пробы для анализа зерна на зараженность и наличие микотоксинов. Некачественный отбор начального представительного образца приводит к ошибке. Хранение образцов до и во время проведения анализов не должно способствовать дальнейшему развитию инфекции. В отличие от оценки (энергии прорастания, всхожести) и токсикологического анализа, микологическую оценку зараженности зерна нужно производить в течение года после уборки, поскольку при более длительном хранении в благоприятных условиях идет микробиологическое оздоровление зерна и снижение частоты выделения патогенных видов грибов.

Процент зараженного зерна – стандартный количественный показатель, используемый для характеристики образца. Однако зерновки пленчатых культур овса и ячменя покрыты цветковыми пленками, которые неплотно прилегают к зерновке и легко заселяются даже слабыми патогенами. По этой причине анализ может показать зараженность образца выше реальной. Более точную характеристику зараженности образца получают при анализе зерна после удаления цветковых пленок и обязательной поверхностной стерилизации. Кроме того, в зависимости от условий (устойчивость сорта, время заражения, условия среды) грибок проникает в ткани зер-

новки на различную глубину. Патоген может быть локализован в плодовой оболочке, в алейроновом слое или полностью заселять эндосперм и зародыш. Процент инфицированных зерен, полученный в результате фитопатологического анализа, не связан с количеством накопленной биомассы гриба в зерновке и, следовательно, не отражает интенсивность протекания инфекционного процесса. Зараженность поверхностно стерилизованных зерновок (в случае пленчатой культуры – без пленки) более 5 % в среднем образце в период не более года после уборки урожая требует обязательного проведения микотоксикологического контроля этого зерна.

Так, иммуноферментный метод (ИФА, ELISE), основанный на выявлении антигенов гриба в зараженной растительной ткани, позволяет количественно оценить наличие определенного патогена. Этот метод рекомендован Международной ассоциацией по контролю за качеством семян ISTA, но не получил большого распространения в отношении грибных патогенов, хотя результаты по выявлению видов грибов (особенно *F. culmorum*) опубликованы. В то же время ИФА микотоксинов, позволяющий одновременно выявить контаминацию значительного количества образцов, сейчас становится все более популярным и широко используется для мониторинга загрязнения различными микотоксинами зерна и продуктов его переработки (Кононенко, Буркин, 2003). К сожалению, пока не разработан метод ИФА для выявления двух фузариотоксинов – НИВ и МОН, мониторинг которых необходимо проводить в связи с широкой распространенностью продуцирующих их грибов.

В последние годы все шире внедряется в практику метод выявления количества ДНК патогена с помощью количественной ПЦР (ПЦР в реальном времени, ПЦР-РВ), позволяющей оценить присутствие патогена или группы сходных патогенов, в том числе и грибов р. *Fusarium*, в образце растительной ткани (Niessen, Vogel, 1998; Edwards et al., 2002; Yli-Mattila et al., 2008; Stakheev et al., 2011). Количество выделенного из образца ДНК гриба

зависит от количества его суммарной биомассы в образце и является наиболее точным показателем зараженности, описывающим интенсивность развития заболевания. К достоинствам этого метода относятся:

чувствительность. В зависимости от вида р. *Fusarium*, культуры и метода выделения ДНК 1–5 % зараженности зерна в образце для выявления патогена достаточно;

видоспецифичность. В последнее время активно ведется создание молекулярных видоспецифичных праймеров для выявления видов грибов. Уже получены праймеры для наиболее опасных патогенов, вызывающих фузариоз зерна, и эта работа продолжается;

группоспецифичность. Общность генов для видов грибов, продуцирующих сходную группу определенных соединений (например, ТрМТ или ФУМ) дает возможность выявлять всю сумму таких видов, присутствующих в образце;

относительная стабильность молекул ДНК. Молекула ДНК обладает повышенной устойчивостью к воздействиям окружающей среды и сохраняется долгие годы, что позволяет выявить патогены в урожае зерна прошлых лет, даже если сами они уже потеряли жизнеспособность.

Сочетание скорости анализа и возможности одновременного тестирования большого количества образцов дают методу ПЦР-РВ неоспоримые преимущества перед другими аналитическими методами. Довольно скоро ПЦР-диагностика найдет широкое применение не только в научно-исследовательской работе, но и в практике сельского хозяйства. Постоянное совершенствование методов ДНК-диагностики позволит в ближайшее время использовать их для оценки зараженности растений и создания ПДК по количеству ДНК токсинопродуцирующих грибов, прогнозирования развития заболевания в поле, оценки эффективности фунгицидов, характеристики устойчивости растений и пр. На сегодняшний день недостатком метода ПЦР-РВ является относительно высокая стоимость оборудования и расходных материалов, а также особые требования к условиям проведения анализов.

* * *

В последние годы во всем мире интерес к проблеме фузариоза зерна и загрязнения продуктов микотоксинами значительно возрос. Произошедшие крупнейшие эпифитотии фузариоза демонстрируют, какой значительный вред здоровью людей и экономике страны могут нанести микроскопические грибы, проводящие в сапротрофной стадии большую часть своей жизни.

Совершенствование диагностических методов в медицине и ветеринарии привело к более точным диагнозам и, как выяснилось, разнообразные заболевания теплокровных вызваны или спровоцированы действиями грибов и их метаболитов.

Учитывая важность проблемы, ее народно-хозяйственное значение и непосредственную связь с безопасностью населения страны необходим ответственный государственный контроль качества выра-

щенного зерна и продуктов его переработки, а также контроль импортируемых продуктов.

Основное внимание в связи с опасностью загрязнения зерна микотоксинами должно уделяться видам: *F. graminearum*, *F. sporotrichioides*, *F. langsethiae*, *F. poae*, *F. avenaceum* и *F. verticillioides*. Основные микотоксины, которые образуют наиболее распространенные виды грибов р. *Fusarium*, – дезоксиниваленол, ниваленол, Т-2 и НТ-2 токсины, монилиформин, фумонизины. Необходимо создать надежную систему мер профилактики микотоксикозов человека и животных. Важно объединить усилия разрозненных групп специалистов, что позволило бы провести более широкие разработки фундаментальных и прикладных проблем фузариоза зерновых культур и организовать систему микотоксикологического мониторинга по всей стране.

ПРАКТИЧЕСКОЕ РУКОВОДСТВО ПО ЭКСПЕРТИЗЕ ЗЕРНА

Фитопатологические методы анализа зараженности зерна

Все приготовления должны быть проведены стерильно, чтобы не допустить контаминирования объекта изучения посторонней микрофлорой, а также загрязнения окружающей среды спорами культуры. Следует помнить, что грибы р. *Fusarium* представляют опасность для человека и при несоблюдении техники безопасности возможно появление аллергических реакций, иммунодепрессии и оппортунистических микозов. Нельзя допускать рассеивания спор в окружающую среду: при манипуляциях с культурами грибов недопустимо держать чашки Петри длительное время открытыми и в это время активно вентилировать воздух. Микробиологические иголки после использования необходимо прокалывать над пламенем горелки, микропрепараты держать в стерилизующем растворе, все материалы, загрязненные грибами, стерилизовать после использования. При работе с культурами видов вместо микробиологических игл удобно использовать деревянные шпажки (зубочистки), которые после использования моют, сушат и вновь автоклавируют в стеклянных баночках соответствующего размера.

Оценка зараженности образца зерна на питательной среде. Из среднего образца берут 100–150 зерен и маркируют. Наша практика показывает, что наиболее удобно использовать пакеты BIOREBA из плотного пластика с серединной вставкой из мелкоячеистой пластиковой сетки размером 10 × 15 см. Прозрачность пластика позволяет контролировать процесс стерилизации. При отсутствии таких пакетов объекты анализа заворачивают, например, в марлевые мешочки или помещают в пластиковые коробочки с мелкими отверстиями, позволяющими свободно циркулировать жидкостям, но удерживающими анализируемый материал.

Для удаления поверхностной заспоренности проводят тщательную стерилизацию поверхности зерна. Зерна тщательно промывают проточной водопроводной водой, вначале с добавлением любого моющего средства (ПАВ), а затем без него. Это позволяет смыть кусочки почвы и других примесей. Вся стерилизуемая поверхность ткани должна быть смочена водой, поэтому необходимо проконтролировать отсутствие на ней пузырьков воздуха. Только после этого зерно подвергают поверхностной стерилизации.

В качестве стерилизующих агентов используют 70 % этиловый спирт – 2–3 мин; 0,1 % нитрат серебра – 1 мин; 5 % гипохлорит натрия (NaOCl) – 5 мин (можно использовать 5 % отбеливающие средства «АСЕ», «Белизна») или 0,5 % марганцевокислый калий

(KMnO₄) – 3–5 минут. При соблюдении указанных условий эффективность стерилизующих растворов одинакова.

После стерилизации зерна тщательно промывают стерильной водой, несколько раз повторяя процедуру.

В боксе зерна берут стерильным пинцетом, просушивают стерильной фильтровальной бумагой, быстро проносят их над пламенем и раскладывают на поверхность агаризованной питательной среды, разлитой в чашки Петри. Для получения достоверных результатов чрезвычайно важно брать зерна из образца без отбора по внешним признакам.

В зависимости от размера в одну чашку Петри с питательной средой помещают для анализа 5–10 зерен на одинаковом расстоянии друг от друга. Поскольку многие грибы активно растут и образуют обильный воздушный мицелий, то в питательную среду добавляют вещества, ограничивающие скорость линейного роста и при этом не влияющие на структуру исследуемых объектов. К таким веществам относится детергент тритон (Triton X-100), добавляемый в виде стерильного раствора перед разливом среды в чашки или в колбу со средой перед автоклавированием (рабочая концентрация 2×10^{-4}). При использовании тритона колонии гриба в чашке Петри не сливаются в течение нескольких недель, что важно для изучения микофлоры зерна (**рис. 6**).

Чашки Петри с анализируемыми образцами, как правило, держат в термостате при температуре 23–25 °С. Через 7 суток их просматривают и отмечают маркером колонии грибов, выросших вокруг зерновок. Интересующие культуры грибов отсевают в пробирки с «косяком» питательной агаризованной среды или в новые чашки Петри. Корректная видовая идентифи-



6. Выявление зараженности зерна на питательной агаризованной среде (КСА с добавлением Тритона X-100, 14 суток)

кация грибов р. *Fusarium* не может быть проведена без выделения их в чистую культуру. Стерильной иглой производят пересев фрагмента воздушной гифы гриба, однако при этом не гарантируется однородность получаемой чистой культуры гриба.

Количество выделенных изолятов не всегда меньше или равно зараженности образца, поскольку иногда из одной зерновки можно выделить несколько разных видов грибов.

Для обобщения полученной информации о зараженности зерна и встречаемости определенных видов грибов используют следующие определения.

Зараженность среднего образца зерна грибами р. *Fusarium* – фузариоз зерна (ФЗ, %) – отношение числа зерен, зараженных грибами, к общему числу анализируемых зерен.

Выборку образцов (основанную на происхождении, культуре, сортовой принадлежности и пр.) характеризуют долей образцов с фузариозной инфекцией и показателями зараженности зерна в выборке: средняя, медиана и пределы.

Доля (встречаемость) образцов с фузариозной инфекцией (%) – отношение числа образцов в выборке, имеющих зерна, зараженные грибами р. *Fusarium*, к общему числу анализируемых образцов.

Среднюю и медиану зараженности (%) рассчитывают на основе зараженности зерна (ФЗ) всех образцов выборки.

Пределы зараженности (%) показывают минимальное и максимальное значения ФЗ в выборке образцов.

Зараженность зерна определенным видом р. *Fusarium* (%) – отношение числа зерен, зараженных данным видом, к общему числу анализируемых зерен в образце.

Встречаемость определенного вида р. *Fusarium* (%) – количество образцов в выборке, имеющих зерна, зараженные данным видом гриба, к общему числу анализируемых образцов.

Доля конкретного вида в комплексе грибов р. *Fusarium* (%) – отношение числа зерен, зараженных определенным видом р. *Fusarium* к числу зерен, зараженных грибами р. *Fusarium*. Сумма долей всех видов комплекса всегда составляет 100 %.

Для первичного выделения грибов рекомендуется использовать две основных питательных агаризованных среды:

Чапека (ЧА), состав среды (в г): глюкоза – 15, NaNO_3 – 2, KH_2PO_4 – 1, MgSO_4 – 0,5, KCl – 0,5, агар – 15 и 1 л воды;

картофельно-декстрозный агар (КДА) – очищенный и нарезанный кубиками картофель с белой окраской клубней (200 г), заливают одним литром холодной воды и варят 30 минут после закипания. Отвар фильтруют и доводят водой до 1 л, добавляют в него 15 г агар-агара и 15 г декстрозы и автоклавируют. Варианты: карто-

фельно-сахарозный агар (КСА), если в качестве источника углевода используется сахароза, и картофельно-глюкозный агар (КГА), если используется глюкоза.

Автоклавирование – важный этап подготовки питательных сред и сопутствующих микробиологической работе материалов. Значения рН среды должно быть в пределах 6,0–7,5. В случае, если рН среды ниже 5, то агаризованная среда может оставаться жидкой, а не плотной. Повторный разогрев агаризованной среды также ухудшает желеобразующие свойства агара. Плохое качество воды и агар-агара может вызывать появление осадка в среде. Среда, содержащая глюкозу, при перегреве часто темнеет. Автоклавируют питательные среды 20–30 мин при 0,5–1 атм., воду, бумагу, стеклянную посуду, металлические предметы – 60 мин при 2 атм.

Перед посевом питательный агар охлаждают до 55 °С и для подавления сопутствующей бактериальной флоры добавляют антибиотики (табл. 11).

Оценка зараженности образца зерна на фильтровальной бумаге. Анализ зерна можно проводить и на фильтровальной бумаге, но показатель зараженности будет более низкий, а видовой состав микофлоры более бедным, чем фактические значения, поскольку будут учтены только грибы, обладающие высокой скоростью роста, обильным воздушным мицелием и/или образующие пигмент. В каждом образце анализируют 100 зерен. Все манипуляции с семенами проводятся в стандартных, по возможности в стерильных, условиях. Используемые сосуды, пинцеты, фильтровальную бумагу стерилизуют, как минимум, кипятком. Проращивание проводят в термостате в темноте при температуре 20–23 °С.

Метод «влажной камеры». На дно чашек Петри кладут два слоя фильтровальной бумаги и стерилизуют. Одинаковый объем стерильной воды (можно использовать свежeproкипяченную и остуженную) добавляют в чашки до полного увлажнения фильтровальной бумаги. Стерильные зерна раскладывают на фильтровальную бумагу на одинаковом расстоянии друг от

Таблица 11
Антибиотики для подавления бактериального роста при выращивании грибов на питательных средах

Антибиотик	Базовый раствор (г)	Рабочая концентрация (мл/л среды)	Эффективен против бактерий
Сульфат стрептомицина	5/100 мл H_2O	20	G-
Неомицин	1/100 мл H_2O	12	G+
Тетрациклина гидрохлорид	1/100 мл H_2O	5	G- и G+
Хлорфеникол	0,5/10 мл этанола (96 %)	1	G- и G+

друга, и закрытые чашки Петри инкубируют в течение 7 суток. Воздушный мицелий, образующийся на зерновках, отсеивают для идентификации.

Метод «бумажных рулонов». На месте фильтровальной бумаги размером 20 × 50 см проводят карандашом линию на расстоянии 3–4 см от верхнего края. На смоченную водой до полного увлажнения бумагу по линии раскладывают зерна (25 шт.) зародышем вниз через равные промежутки (1,5 см), накрывают таким же листом бумаги, поверх которого в зоне расположения семян накладывают ленту плотного полиэтилена (пергамент) шириной 5 см. Все полосы вместе сматывают в нетугие рулоны, помещают в емкости с водой, доходящей до 1/3 высоты рулона, а емкости — в термостат. Для оценки энергии прорастания на 5-е сутки рулон аккуратно разворачивают и подсчитывают процент зерен, давших росток. Затем рулоны возвращают в термостат, и на 10-е сутки анализируют всхожесть, заселенность семян грибными патогенами и их вредоносность по степени поражения проростков. Поражение проростков грибами оценивают по 5-балльной шкале: 0 — здоровые, без налета грибов; 1 — здоровые, присутствует налет грибицы на семенах; 2 — потемнение ткани проростков в виде слабых штрихов и мелких пятен; 3 — проросток слабый, некроз ткани обширный; 4 — в момент прорастания семена погибают и загнивают.

Микологическая идентификация грибов р. *Fusarium*

Если анализ видового состава грибов проводится на первичном уровне и не предполагает последующего изучения свойств и признаков выделенных культур грибов, то разнообразие состава микромицетов оценивают на уровне рода. Этого достаточно для прогнозирования развития заболеваний и разработки мер по ограничению их численности. Если из образца выделен один или несколько сходных изолятов грибов этого рода, их обозначают *Fusarium sp.* (*Fusarium species*), если речь идет о различающихся изолятах рода, то указывают *Fusarium spp.* (*Fusarium species plural*). Детальное микроскопирование в таком случае не требуется. В случае конкретной необходимости установления видового разнообразия патогенов его должен проводить специалист с соответствующим образованием, так как границы морфологических признаков видов в существующих определителях часто размыты и это приводит к ошибкам идентификации, основанным на субъективных оценках определяющего.

Для видовой идентификации культуры гриба необходимо оценить совокупность макроморфологических (культуральных) и микроморфологических признаков. Наличие, строение и обильность микроструктур грибов анализируют с использованием светового фазово-контрастного микроскопа.

Микроскопирование культуры in situ. Строение конидиеносцев и способ формообразования конидий можно оценить под микроскопом с увеличением 100–200×. Лучше всего использовать культуры на бедных питательных средах. Чашки Петри, предварительно подняв окуляр, помещают на столик микроскопа и рассматривают культуру. Такой способ часто необходим для идентификации группы грибов *Gibberella fujikuroi*, когда важно оценить формирование микроконидий в головках или различной длины цепочках.

Микроскопирование культуры в капле воды. Применяют метод «раздавленной капли». На хорошо вымытое и высушенное предметное стекло микробиологической иглой в каплю жидкости помещают грибную культуру, стараясь взять фрагмент, содержащий разные микроструктуры. Препарат накрывают покровным стеклом, по возможности избегая появления воздушных пузырей, и рассматривают сначала при малом увеличении (150–200×), а потом при большом (400–600×). Если с первого взгляда видно, что присутствует только воздушный мицелий, то лучше не тратить время на просмотр этого препарата, а визуально просмотреть культуру гриба и приготовить новый из участка, где предполагается наличие таксономически важных структур. Просмотр макроконидий из спородохий и пионнот играет важную роль, поскольку они имеют типичные для вида форму и размеры. Но часто одной этой информации недостаточно для идентификации и необходимо просмотреть мицелиальные препараты для установления типа конидиеносцев, способа образования конидий и хламидоспор.

Строение микроструктур оценивают методом «агарового блока». Из культуры гриба стерильным скальпелем вырезают кусочек агарового блока (5–10 × 5–10 мм) с культурой гриба и помещают на предметное стекло. Затем аккуратно добавляют каплю жидкости и накрывают покровным стеклом. Этот метод дает возможность просмотра морфологических структур в исходном, не разрушенном состоянии.

Для улучшения видимости контуров конидий и перегородок в них на предметное стекло помещают каплю красителя. Можно использовать, например, метиленовый синий. К 100 мл воды добавляют 0,5–1 мл 0,01 % водного или спиртового раствора метиленового синего. Срок хранения базового раствора метиленового синего в защищенном от света месте не ограничен.

Метод разведения спор. Поскольку фузариевые грибы, как правило, быстро растут и имеют обильный воздушный мицелий, а кроме того, нередко случаи выделения нескольких видов грибов из одной зерновки, то для корректной идентификации вида необходимо использовать изоляты, полученные из одной споры. Изучение различных свойств видов грибов

проводят только на моноспоровых изолятах. Суспензию конидий или аскоспор готовят в стерильной воде, подсчитывают концентрацию спор под микроскопом при малом увеличении (100–150×) и доводят до концентрации 10–30 спор в капле. На поверхность агаризованной среды с ограничителем роста (2×10^{-4} Triton X-100) наносят каплю суспензии так, чтобы в чашку внести 10–20 спор. Стеклянным шпателем распределяют суспензию по поверхности агаризованной среды. Через 3–5 суток отбирают отдельно растущую колонию гриба. Для получения моноспоровых изолятов лучше всего приготовить чашки Петри за 1–3 суток до использования, чтобы поверхность агаровой среды слегка подсохла, и распределение капли суспензии было более равномерным.

Если спородохии и пионноты отсутствуют, готовят суспензию из смеси гиф и конидий, профильтровывают ее через мелкоячеистый фильтр. Контролируют концентрацию конидий под микроскопом и шпателем распределяют каплю фильтрата по поверхности агара. В этом случае лучше использовать 2 % водный агар, разлитый в чашки Петри тонким слоем. На следующие сутки под микроскопом (10×) в проходящем свете просматривают чашки с нижней стороны и отмечают маркером проросшие, отдельно расположенные конидии гриба. Затем стерильной иглой отбирают кусочек агара с конидией гриба и переносят на богатую питательную среду.

Питательные среды для выделения и идентификации грибов р. Fusarium. Макроморфологические и микроморфологические признаки в значительной степени зависят от питательной среды и условий культивирования культур грибов. Поэтому оценивать признаки грибов нужно при выращивании на той среде и придерживаясь тех условий, которые описаны в используемом определителе.

Как правило, для описания культуральных (макроморфологических) характеристик гриба – обильность и цвет воздушного мицелия, наличие пигмента – используют среды на основе картофельного отвара (см. выше). Для оценки микроморфологических признаков используют агаризованные среды с низким содержанием углеводов, на которых гриб образует стелющийся по поверхности, слабо развитый, паутинистый, бесцветный мицелий, морфологические особенности которого (размеры, форма конидиеносцев, микро- и макроконидий, хламидоспоры, а также способы их формирования) легко учитываются *in situ*.

Синтетическая среда Ниренберг (Synthetic Nutrient Agar, SNA). Состав среды в граммах на 1 л дистиллированной воды: KNO_3 – 1, KH_2PO_4 – 1, $\text{MgSO}_4 \cdot 7\text{H}_2\text{O}$ – 0,5, KCl – 0,5, глюкоза – 0,2, сахароза – 0,2, агар-агар – 15. Кусочки стерильной фильтровальной бумаги (1–2 см) раскладывают на поверхности авто-

клавированной и разлитой по чашкам Петри питательной среды для стимуляции спороношения. Также можно вырезать кусочек агара с культурой гриба, поместить на предметное стекло с каплей воды и, накрыв покровным стеклом, анализировать микроструктуры под большим увеличением (до 100×).

Гвоздично-листовый агар (ГЛА или carnation–leaf agar, CLA). Готовят голодный водный агар (1000 мл дистиллированной воды и 15–20 г агар-агара). Свежие листья гвоздики режут на отрезки 5–10 мл длиной, стерилизуют в 70 % спирте, просушивают стерильной фильтровальной бумагой. Несколько отрезков листьев помещают на поверхность разлитой в чашки Петри и остывшей среды. Можно заранее простерилизовать большое количество отрезков листьев, высушить их и хранить в стерильных условиях. Также можно хранить подсушенные замороженные отрезки листьев в закрытых стерильных пакетиках из алюминиевой фольги при минус 20 °С. Подготовленные таким образом листочки можно использовать в течение нескольких месяцев. На ГЛА происходит быстрое (7–14 суток) формирование типичного обильного спороношения. Образующиеся на листьях гвоздики конидии характеризуются стандартными размерами, варибельность их значительно ниже, чем на богатых питательных средах. Кроме того, на водном агаре можно просмотреть *in situ* способы формирования спороношения, наличие хламидоспор. На ГЛА изоляты грибов довольно быстро образуют половое спороношение. Лучший результат получается при использовании более старых листьев гвоздики, чем молодых.

Условия культивирования. Чашки Петри с культурой гриба инкубируют в течение 7–14 суток с 12-часовым циклом освещения (день–ночь) при 23–25 °С. Для освещения используют люминесцентные лампы (40 W) дневного света или эритемные лампы с длиной волны 310–320 нм.

Хранение живых культур гриба – это важная составляющая научных исследований, позволяющая сохранить в коллекции уникальное биоразнообразие грибов, сделать их доступными для будущих исследователей. При этом необходимо обеспечить жизнеспособность и генетическую стабильность культур в процессе хранения.

В период исследований культуры гриба обычно хранят на «косяках» агаровой питательной среды в стеклянных пробирках или в полипропиленовых микропробирках объемом 1,5–2 мл (600–700 мкл среды) при температуре +4 °С. Рекомендуется использование сред с низким содержанием питательных веществ, поскольку на средах, богатых углеводами и азотом, часто возникают изменения морфологии культур. Наш опыт показывает значительные преимущества хранения коллекции в «рабочем состоянии» в полипропилено-

вых пробирках. Такая коллекция занимает небольшой объем холодильника, удобна в использовании и при транспортировке, культуры не высыхают длительное время. Обязательное условие сохранения гриба в таком состоянии – дать возможность культуре вырасти при аэробных условиях (с приоткрытой крышкой пробирки в условиях стерильности) и только после этого плотно закрыть пробирку.

При подготовке к длительному хранению грибов лучше использовать культуры с обильным спороношением, поскольку споры сохраняют жизнеспособность более длительный период времени, чем мицелиальная масса. Наиболее известные методы долгосрочного хранения – лиофилизация, криоконсервация в глицерине, сохранение в стерильной почве.

Описание основных видов грибов р. *Fusarium*, встречающихся на зерне

Публикации неточного видового состава грибов, использование таксономической системы В.И. Билай (1955, 1977), в которой стандарты видов и их описания часто отличаются от принятых в настоящее время, значительно усложняют обобщение результатов мониторинга видового состава в регионах и не позволяет интегрировать полученные результаты в мировой опыт изучения этой группы грибов.

В настоящее время широко используемыми в мире определителями грибов р. *Fusarium* являются опубликованная в 1982 г. книга немецких исследователей W. Gerlach и H.I. Nirenberg «The Genus *Fusarium* – a Pictorial Atlas», иллюстрации микроструктур грибов из которой можно найти в Интернете (http://www.keytonature.eu/wiki/The_Genus_Fusarium_a_Pictorial_Atlas_%28JK1%29), и определитель английского исследователя С. Booth (1971), где подробно даны методы работы с грибами р. *Fusarium*. Описания основных видов рода в них совпадают. В 2006 г. вышла книга американского и австралийского исследователей, в которой дано обобщение знаний, существующих по этой группе грибов, и приводится описание 70 видов р. *Fusarium* (Leslie, Summerell, 2006).

Ниже приведено краткое описание некоторых видов грибов, встречающихся на зерновых культурах (рис. 7).

F. avenaceum (Fr.) Sacc. (1886). Колонии средне-растущие. Воздушный мицелий хорошо развит, бархатистый, плотный, часто неровный, хлопьевидный, белый, розово-белый, беловато-охряный. Пигмент темно-розовый, карминово-красный, в центре, как правило, более темный.

Конидиеносцы разветвленные, густо ветвящиеся. Конидиогенные клетки – монофиалиды. Спородохии и пионноты ярко-оранжевые, с возрастом темнеющие, часто с гиалиновым экссудатом. Типичные макро-

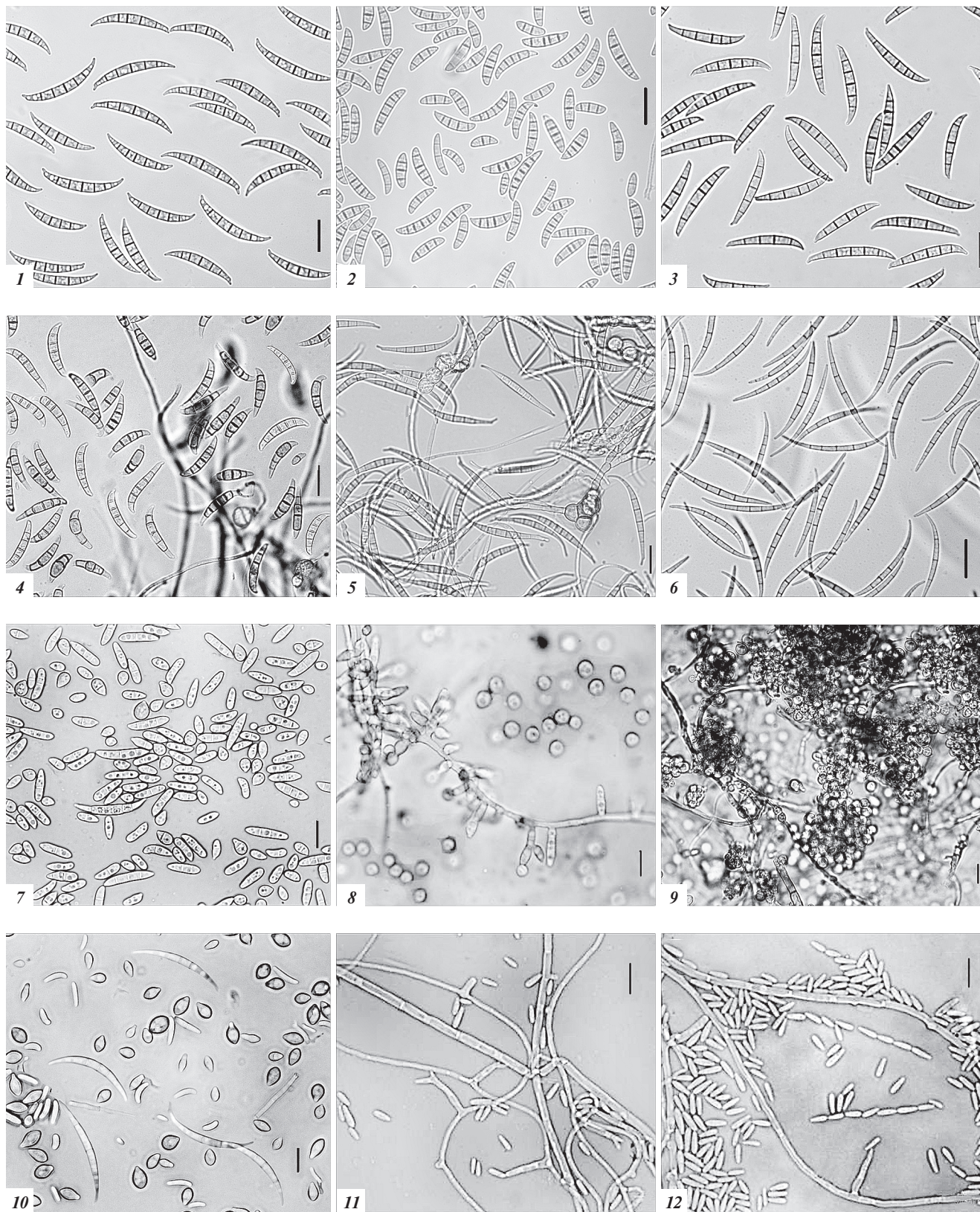
конидии имеют 5 перегородок (реже 3–7), серповидные, эллиптически изогнутые, с одинаковым диаметром на большей части длины. Размеры макроконидий с 5 перегородками 3–4 × 40–75 мкм. Апикальная клетка (12–20 мкм) удлинённая, постепенно сужается. Базальная клетка часто имеет ножку, обычно с 5 перегородками. Микроконидий не образует. Иногда в воздушном мицелии присутствует некоторое количество веретеновидных, веретеновидно-ланцетовидных бластических с 0–3 перегородками мезоконидий. Хламидоспоры отсутствуют. Телеоморфа описана R.J. Cook в 1967 г. как *Gibberella avenacea*, но это единственное описание половой стадии гриба.

F. culmorum (W. G. Smith) Sacc. (1895). Колонии быстрорастущие. Воздушный мицелий хлопьевидный, рыхло- или плотнопушистый, бархатистый, интенсивной темно-красной, красно-бурой окраски, с желтовато-охряным оттенком. Реверс интенсивно окрашен – красно-коричневый, красно-бурый, с возрастом появляются охряные оттенки.

Конидиеносцы образуются на гифах воздушного мицелия, в дальнейшем обильно ветвятся. Конидиогенные клетки – монофиалиды. Спородохии образуются быстро, на всей поверхности или в центре культуры, кирпично-красные или красно-коричневые. Макроконидии веретеновидно-серповидные, толстостенные, с более изогнутой внешней, чем внутренней стороной, с наибольшим диаметром посередине, в основном с 3–5 перегородками. Апикальная клетка резко суживающаяся, короткая, не заостренная. Базальная клетка имеет ножку или сосочек. Размеры макроконидий с 5 перегородками 5–8 × 30–45 мкм. Микроконидии отсутствуют. Хламидоспоры формируются быстро в гифах, макроконидиях, бывают одиночные, в цепочках или кластерах, окрашенные. Телеоморфа неизвестна.

F. cerealis Burgess, Nelson, Toussoun (1982). Колонии быстрорастущие. Воздушный мицелий хлопьевидный, рыхло- или плотно пушистый, бархатистый, интенсивной темно-красной, красно-бурой, желтовато-охряной окраски. Реверс интенсивно окрашен, красно-коричневый, красно-бурый, с возрастом появляются охряные оттенки.

Конидиеносцы образуются на гифах воздушного мицелия, в дальнейшем обильно ветвятся. Конидиогенные клетки – монофиалиды. Спородохии образуются быстро, формируя в центре культуры кирпично-красную или красно-коричневую массу конидий. Макроконидии веретеновидно-серповидные, эллиптически изогнутые, толстостенные, с более изогнутой внешней, чем внутренней стороной, с наибольшим диаметром посередине, большей частью с 5 перегородками (иногда с 3–6 перегородками). Апикальная клетка постепенно сужающаяся, конусообразная, слегка



7. Конидиальное спороношение грибов рода *Fusarium* (микроскоп AxioVision, Carl Zeiss): 1 – *Fusarium cerealis*, 2 – *F. culmorum*, 3 – *F. graminearum*, 4 – *F. sambucinum*, 5 – *F. equiseti*, 6 – *F. avenaceum*, 7 – *F. sporotrichioides*, 8 – *F. poae*, 9 – *F. langsethiae*, 10 – *F. tricinctum*, 11 – *F. proliferatum*, 12 – *F. verticillioides* (для 1–5 шкала – 20 мкм, для 6–12 – 10 мкм)

искривленная. Базальная клетка с отчетливо выраженной ножкой. Размеры макроконидий с 5 перегородками 5–7 × 30–60 мкм. Микроконидии отсутствуют. Хламидоспоры формируются довольно быстро обычно в гифах или макроконидиях, в цепочках или кластерах, окрашенные. Телеморфа неизвестна.

F. equiseti (Corda) Sacc. (1886). Колонии быстро- и среднерастущие. Воздушный мицелий обильный, плотно-пушистый, иногда бархатистый, вначале белый, с возрастом приобретающий желтые, охряные, коричневые оттенки. Пигмент реверса желто-охряный, янтарный, часто появляются коричневые пятна. Культуры этого вида никогда не продуцируют красный пигмент.

Конидиеносцы короткие, сильно ветвящиеся. Конидиогенные клетки – монофиалиды. Спородохии оранжевые, формируются в воздушном мицелии, часто скрываясь под ним, у свежих изолятов более обильные. Макроконидии толстостенные, с отчетливой изогнутостью в верхней части, имеют 5–7 перегородок, размером 3–6 × 20–80 мкм. Апикальная клетка отчетливо изогнутая, вытянутая, постепенно и равномерно суженная. Базальная клетка имеет четко выраженную ножку. Микроконидии не образуются, но в воздушном мицелии иногда присутствуют неразвитые конидии с 0–1 перегородками. Хламидоспоры образуются быстро, обильные, часто в цепочках и кластерах, с грубой оболочкой, окрашенные.

Телеоморфу *G. intricans* Wollenw. (1930) в природе обнаруживают достаточно редко (Booth, 1971).

F. graminearum Schwabe (1839). Колонии быстрорастущие. Воздушный мицелий хорошо развит, пушистый, хлопьевидный, бело-розовый, розовый, с возрастом в центре появляются желтые оттенки. Реверс розовый, малиново-красный, винно-красный, в центре более темный, часто с радиальными лучами.

Конидиеносцы образуются на гифах воздушного мицелия, в дальнейшем обильно ветвятся. Конидиогенные клетки – монофиалиды. Спородохии с возрастом кирпично-красные, темно-оранжевые. Макроконидии веретеновидно-серповидные, эллиптически изогнутые, большей частью с одинаковым диаметром на протяжении всей длины, в основном с 5 перегородками (иногда с 3–6). Апикальная клетка постепенно сужающаяся, конусообразная, слегка искривленная. Базальная клетка с отчетливо выраженной ножкой. Размеры макроконидий с 5 перегородками 4–7 × 40–60 мкм. Микроконидии отсутствуют. Хламидоспоры формируются в гифах, макроконидиях, бывают одиночные, в цепочках или кластерах, окрашенные, часто отсутствуют. Телеоморфа – *G. zeae* (Schwein.) Petch (1936). Перитеции округлые, около 150–300 мкм в диаметре, с грубой оболочкой. Сумки в перитециях содержат по 8 аскоспор с 3 перегородками (3–6 × 15–30 мкм).

F. langsethiae Torp and Nirenberg (2004). Колонии медленнорастущие. Воздушный мицелий слабо развит, серовато-белого, бледно-розового, кремового цвета. Пигментация реверса бледно-кремовая, с бледно-желтым, персиковым или лиловым оттенками.

Конидиеносцы вначале неразветвленные, позже ветвятся, расположены на гифах субстратного и воздушного мицелия. Монофиалидные конидиогенные клетки имеют ампуловидную форму 4–6 × 4–15 мкм. Также образуются конидиогенные клетки цилиндрической формы, часто изогнутые, иногда с двумя локусами. Спороношение начинается сразу, как только появляется видимый рост культуры гриба на среде, что придает колонии порошистый вид. Многочисленные микроконидии, собранные в относительно устойчивые ложные головки, шаровидные, часто с остроконечием, в основном одноклеточные, бесцветные. Размеры одноклеточных микроконидий 4–8 × 4–9 мкм. Макроконидии не образуются. Хламидоспоры отсутствуют. Телеоморфа неизвестна.

F. roae (Peck.) Wollenw. (1913). Колонии быстрорастущие. Воздушный мицелий обильный, пушистый, в старых культурах бархатистый. Окраска белая, беловато-розовая. Пигментация реверса бледно-кремовая, телесно-персиковая или с карминово-красными оттенками.

Конидиеносцы неразветвленные и разветвленные, расположенные на гифах субстратного и воздушного мицелия, с монофиалидными конидиогенными клетками, часто ампуловидной формы 4–6 × 5–15 мкм. Спороношение начинается быстро, многочисленные микроконидии образуются в ложных головках. Микроконидии шаровидные, шаровидные с остроконечием, в основном одноклеточные, бесцветные. Размеры одноклеточных микроконидий 5–8 × 6–10 мкм. Макроконидии веретеновидно-серповидные, с 2–3 перегородками образуются редко в воздушном мицелии. Хламидоспоры, как правило, не образуются. Для большинства культур этого вида характерен сладкий, фруктовый запах. Телеоморфа неизвестна.

F. proliferatum (Matsush.) Nirenberg (1976). Колонии быстро- и среднерастущие. Воздушный мицелий хлопьевидный, белый, бледно-розовый, с возрастом – серо-фиолетовый. Реверс окрашен от светлого до различной интенсивности темно-фиолетового, иногда до почти черного. Культуры этого вида никогда не продуцируют красный пигмент.

Конидиеносцы вначале неразветвленные, позже ветвятся с образованием разветвленных полифиалид, реже монофиалид. Спородохии желто-оранжевого цвета, чаще в свежих культурах. Микроконидии в большинстве одноклеточные, обильно образуются в воздушном мицелии в коротких цепочках и реже, в фальшивых головках, булавовидные с усеченным ос-

нованием, в основном размером 2–3 × 7–9 мкм, могут встречаться грушевидные микроконидии с размерами 5–8 × 7–11 мкм. Макроконидии слегка серповидные, обычно имеют 3–5 перегородок, 3–4 × 45–60 мкм. Хламидоспоры отсутствуют. Телеоморфа — *G. intermedia* (Kuhlmann) Samuels, Nirenberg, Seifert (1982).

F. sambucinum Fuckel (1870). Описано три морфологически сходных вида — *F. sambucinum sensu stricto*, *F. torulosum* и *F. venenatum*, характеризующиеся различными свойствами (Nirenberg, 1995; Altomare et al., 1995). Поэтому, в случае морфологической идентификации предпочтительнее использовать название вида в широком понимании — *F. sambucinum sensu lato*. Колонии средне- и медленнорастущие, часто с отчетливыми концентрическими кругами, у свежих изолятов с лопастным краем. Воздушный мицелий плотный, бархатистый, может быть обильный, хлопьевидный, бело-розовый, с желтыми и коричневатыми оттенками. Реверс светлоокрашенный, иногда желтоватый, бурый или розово-красный с коричневыми точками.

Конидиеносцы сначала образуются на гифах воздушного мицелия, в дальнейшем обильно ветвятся. Конидиогенные клетки — монофиалиды, цилиндрические, с воротничком. Спородохии оранжевые, лососевые, часто в центре культуры. Макроконидии веретеновидно-серповидные, с изогнутой внешней стороной, с наибольшим диаметром в верхней части, большей частью с 3–5 перегородками. Клетки в центральной части макроконидий типично квадратные. Размеры макроконидий с 5 перегородками 4–6 × 30–45 мкм. Апикальная клетка короткая, клиновидная, иногда с сосочком. Базальная клетка имеет ножку. У некоторых изолятов наблюдаются овальные, имеющие 0–1 перегородки микроконидии. Хламидоспоры образуются. Телеоморфа — *G. pulicaris* (Fr.) Sacc. (1877).

F. sporotrichioides Sherb. (1915). Колонии быстрорастущие. Воздушный мицелий обычно обильный, пушистый, иногда порошистый, белый, бело-розовый, розоватый, желтовато-красноватый. Реверс колонии вначале бледно-розовый, затем карминовый, винно-красный, иногда охряно-коричневых оттенков.

Конидиеносцы неразветвленные и разветвленные, несущие монофиалидные, полифиалидные и полибластические конидиогенные клетки. Спородохии формируются редко, с возрастом культуры. Спороншение начинается быстро с образованием многочисленных микроконидий, собранных в ложные головки. Микроконидии шаровидные, шаровидные с острокопечием, яйцевидные, грушевидные, веретеновидные, большей частью одноклеточные, реже с 1–3 перегородками. Размеры одноклеточных микроконидий 5–10 × 4–9 мкм. Макроконидии образуются в воздушном мицелии, веретеновидно-серповидные, обычно с 3 перегородками (реже с 5–7 перегородками). Апи-

кальная клетка постепенно суживающаяся. Базальная клетка более или менее выражена, с ножкой. Размеры макроконидий с тремя перегородками 26–40 × 3–5 мкм. Хламидоспоры обильные, часто формируются в гифах, обычно собраны в цепочки, окрашены. Телеоморфа неизвестна.

F. tricinctum Corda Sacc. (1886). Колонии среднерастущие. Воздушный мицелий обильный, плотно бархатистый, карминовый, реже бело-красный, иногда охряных оттенков. Реверс имеет пигмент от интенсивно карминового до винно-красного, с возрастом может быть окрашен в коричнево-красный или охряно-коричневый.

Конидиеносцы с вытянутыми клетками, вначале неразветвленные, позже ветвящиеся, несущие монофиалидные конидиогенные клетки. Спородохии формируются через несколько недель роста. Образование микроконидий начинается с возрастом. Микроконидии лимоновидной, грушевидной и (в меньшем количестве) продолговато-изогнутой формы, одноклеточные или с 1 перегородкой, собраны в ложные головки, 4–8 × 8–11 мкм. Макроконидии 3–4 × 25–45 мкм, обычно формируются в спородохиях, редко в воздушном мицелии, тонкие, серповидные, с 3–5 перегородками. Апикальная и базальные клетки равномерно суженные, удлинённые. Хламидоспоры образуются редко, в основном в гифах мицелия, в цепочках или кластерах. Телеоморфа — *G. tricincta* El-Gholl, McRitchie, Schoult, Ridings (1978).

F. verticillioides (Sacc.) Nirenberg. (1976). Колонии быстрорастущие. Воздушный мицелий плотный, нежно-хлопьевидный, войлочный, кремового, бледно-телесного цвета, позднее приобретающий фиолетово-сиреневые оттенки. Реверс темно-фиолетовый, лиловый, кремовых оттенков. Культуры этого вида никогда не продуцируют красный пигмент.

Конидиеносцы образуются как боковые ответвления на гифе и несут 2–3 монофиалиды. Розово-коричневые спородохии формируются редко. Микроконидии одноклеточные, в длинных цепочках, булавовидные с усеченным основанием, 2–5 × 4–20 мкм. Из-за наличия большого количества микроконидий в цепочках колония гриба имеет припорошенный вид. Макроконидии в основном с 3 или 5 перегородками, прямые или немного изогнутые, веретенообразные, тонкостенные, 3–4 × 30–60 мкм. Апикальная клетка удлиненная, часто искривленная. Базальная клетка имеет выраженную ножку. Хламидоспоры отсутствуют. Телеоморфу *G. moniliformis* Wineland. (1924) в природе обнаруживают достаточно редко и, как правило, на кукурузе (Иванченко, 1960б; Desjardins, 2003). Перитеции округлые, 150–300 мкм в диаметре, с грубой оболочкой. Сумки в перитециях содержат по 8 аскоспор 4–5 × 15–20 мкм, с 1 перегородкой.

ФУНГИЦИДЫ ДЛЯ ЗАЩИТЫ ЗЕРНОВЫХ КУЛЬТУР ОТ БОЛЕЗНЕЙ, ВЫЗЫВАЕМЫХ ГРИБАМИ р. FUSARIUM

(весь перечень зарегистрированных на зерновых культурах в России фунгицидов и регламенты их применения
содержатся в Государственном каталоге пестицидов и агрохимикатов и дополнениях к нему)

Название, препаративная форма, содержание д.в., классы опасности, ограничения	Норма расхода препарата (л/т, кг/т, л/га, кг/га)	Культура, обрабатываемый объект	Вредный объект	Способ, время обработки, особенности применения	Срок ожидания (дни) (кратность обработок)	Сроки выхода для ручных (механизированных) работ (дни)
1	2	3	4	5	6	7
Препараты для обработки семян						
Bacillus subtilis, штамм 26 Д						
Фитоспорин-М, Ж (титр не менее 1 млрд живых клеток и спор/мл) 4/3	1	Пшеница яровая	Фузариозная корневая гниль	Предпосевная обработка семян. Расход рабочей жидкости – 10 л/т	-(1)	-(-)
Фитоспорин-М, П (титр не менее 2 млрд живых клеток и спор/г) 4/4	0,4–0,5	Пшеница яровая, озимая	Фузариозная корневая гниль	Предпосевная или заблаговременная обработка семян. Расход рабочей жидкости – 10 л/т	-(1)	-(-)
Алирин-Б, СП (титр не менее 10 ¹¹ КОЕ/г) 4/3	4–5 г/т	Пшеница яровая и озимая	Фузариозная корневая гниль	Предпосевная обработка семян суспензией препарата. Расход рабочей жидкости – 10 л/т семян	-(1)	-(-)
Bacillus subtilis, штамм ИПМ 215						
Бактофит, СК (БА-10000 ЕА/мл, титр не менее 2 млрд спор/мл) 4/3	3	Пшеница озимая и яровая	Фузариозная корневая гниль	Протравливание семян перед посевом за 1–5 суток. Расход рабочей жидкости – 10 л/т	-(1)	-(-)
		Ячмень яровой				
Bacillus subtilis, штамм М-22 ВИЗР						
Гамаир, СП (титр не менее 10 ¹¹ КОЕ/г) 3А/3	4–5 г/т	Пшеница яровая и озимая	Фузариозная корневая гниль	Предпосевная обработка семян. Расход рабочей жидкости – 10 л/т семян	-(1)	-(-)
		Ячмень яровой	Корневые гнили			
Penicillium vermiculatum (спорово-мицелиальная масса)						
(Р) Вермикулен, ПС (титр не менее 5 млрд спор/г) 4/4	0,2	Пшеница яровая и озимая	Фузариозная корневая гниль, фузариоз колоса	Предпосевная обработка семян. Расход рабочей жидкости – 10 л/т семян	-(1)	-(-)
Pseudomonas aureofaciens, штамм BS 1393						
(Р) Псевдобактерин-2, Ж (титр 2–3×10 ^{9–10}) 4/4	1	Зерновые культуры	Фузариозная корневая гниль	Протравливание семян за 1–2 суток до посева. Обработанные семена хранят не более 4 суток. Расход рабочей жидкости – 10 л/т	-(1)	-(-)
(Р) Псевдобактерин-2, ПС (титр 5×10 ¹¹) 4/4	0,004	Зерновые культуры	Фузариозная корневая гниль	Протравливание семян за 1–2 суток до посева. Обработанные семена хранят не более 4 суток. Расход рабочей жидкости – 10 л/т	-(1)	-(-)
Pseudomonas aureofaciens, штамм ИБ51						
(Р) Елена, Ж (титр 2–3×10 ⁹ КОЕ/мл) 3В/-	1	Пшеница озимая и яровая	Фузариозная корневая гниль	Протравливание семян перед посевом за 1–2 суток. Расход рабочей жидкости – 10 л/т	-(1)	-(-)

Продолжение приложения 2

1	2	3	4	5	6	7
Pseudomonas fluorescens, штамм AP-33						
Планриз, Ж (титр не менее 2×10 ⁹) 4/4	0,5	Зерновые культуры	Корневые гнили	Протравливание семян в день посева или за 1–2 дня до посева	-(1)	-(-)
Беномил						
(Р) Фундазол, СП (500 г/кг) 2/4	2–3	Пшеница яровая и озимая	Фузариозная корневая гниль	Протравливание семян. Расход рабочей жидкости – 10 л/т	-(1)	-(-)
		Ячмень яровой и озимый				
		Овес				
		Рожь озимая				
(Р) Бенорад, СП (500 г/кг) 2/3	2–3	Пшеница яровая	Фузариозная корневая гниль	Предпосевное протравливание семян. Расход рабочей жидкости – 10 л/т	-(1)	-(-)
		Пшеница озимая				
		Ячмень яровой				
		Рожь озимая				
Диниконазол-М						
(Р) Суми-8, ФЛО (20 г/л) 2/-	1,5–2	Пшеница яровая	Фузариозная корневая гниль	Протравливание семян. Расход рабочей жидкости – 10 л/т	-(1)	-(-)
		Пшеница озимая				
		Ячмень яровой и озимый				
Дифеноконазол + мефеноксам						
(Р) Дивиденд Экстрим, КС (92 + 23 г/л) 3/-	0,6–0,8	Пшеница яровая	Фузариозная корневая гниль	Протравливание семян непосредственно перед посевом или за месяц до посева. Расход рабочей жидкости – 10 л/т	-(1)	-(-)
	0,5–0,75	Пшеница озимая				
Дифеноконазол + ципроконазол						
(Р) Дивиденд стар, КС (30 + 6,3 г/л) 3/-	0,75	Пшеница яровая	Фузариозная корневая гниль	Протравливание семян перед посевом или заблаговременно (до одного года). Расход рабочей жидкости – 10 л/т	-(1)	-(-)
	1	Пшеница озимая				
	0,75–1	Ячмень яровой				
	1–1,5	Ячмень озимый				
	1	Рожь озимая	Фузариозная корневая гниль, фузариозная снежная плесень (в районах слабого и умеренного развития болезни)			
Имазалил + тебуконазол						
Скарлет, МЭ (100 + 60 г/л) 2/-	0,3–0,4	Пшеница озимая	Фузариозная корневая гниль	Протравливание семян заблаговременно или непосредственно перед посевом. Расход рабочей жидкости – 10 л/т	60(1)	-(-)
	0,4		Фузариозная снежная плесень (в районах умеренно-депрессивного развития болезни)			
	0,3–0,4	Пшеница яровая	Фузариозная корневая гниль			
			Ячмень яровой, озимый			
	0,4	Рожь озимая	Фузариозная корневая гниль			
			Кукуруза (на зерно)			
Ипконазол						
(Р) Ранкона, МЭ (15 г/л) 3/-	1–1,3	Пшеница яровая и озимая	Фузариозная корневая гниль	Протравливание семян заблаговременно или перед посевом. Расход рабочей жидкости – 10 л/т	-(1)	-(-)
		Ячмень яровой и озимый				

Продолжение приложения 2

1	2	3	4	5	6	7
Ипконазол						
(Р) Ранкона, МЭ (15 г/л) 3/-	1–1,3	Пшеница яровая и озимая Ячмень яровой и озимый	Фузариозная корневая гниль	Протравливание семян заблаговременно или перед посевом. Расход рабочей жидкости – 10 л/т	-(1)	-(-)
Карбендазим						
(Р) Колфуго Супер, КС (200 г/л) 2/4	1,5–2	Пшеница яровая и озимая Ячмень яровой, озимый Рожь озимая	Корневые и прикорневые гнили Фузариозная корневая гниль	Протравливание семян. Расход рабочей жидкости – 10 л/т	-(1)	-(-)
(Р) Колфуго Супер Колор, КС (200 г/л) 2/-	1,5–2	Пшеница яровая и озимая Ячмень яровой, озимый Рожь озимая	Корневые и прикорневые гнили Фузариозная корневая гниль	Протравливание семян. Расход рабочей жидкости – 10 л/т	-(1)	-(-)
(Р) Феразим, КС (500 г/л) 2/3	1–1,5	Рожь озимая Пшеница, ячмень яровые и озимые	Фузариозная корневая гниль	Протравливание семян. Расход рабочей жидкости – 10 л/т	60(1)	-(3)
Карбендазим + карбоксин						
(Р) Колфуго Дуплет, КС (200 + 170 г/л) 2/-	2–2,5	Пшеница яровая и озимая Ячмень яровой и озимый Рожь озимая Овес	Фузариозная корневая гниль	Протравливание семян непосредственно перед посевом или заблаговременно (до 1 го- да). Расход рабочей жидкости – 10 л/т	-(1)	-(-)
Карбоксин + тирам						
(Р) Витарос, ВСК (198 + 198 г/л) 3/-	2,5–3	Пшеница яровая и озимая Ячмень яровой, озимый	Фузариозная корневая гниль	Протравливание семян заблаго- временно или непосредственно перед посевом. Свежеубранные семена озимых культур протравливают перед посевом, но не позднее чем за 2–5 дней до посева. Расход рабочей жидкости – 8–10 л/т	-(1)	-(-)
Витавакс 200, СП (375 + 375 г/кг) 3/-	3	Пшеница яровая и озимая Ячмень яровой и озимый	Фузариозная корневая гниль	Протравливание семян. Расход рабочей жидкости – 10 л/т	-(1)	-(-)
	2	Кукуруза	Корневые гнили	Протравливание семян. Расход рабочей жидкости – 5 л/т		
Витавакс 200 ФФ, ВСК (200 + 200 г/л) 3/-	2–3	Хлебные злаки	Корневые гнили	Протравливание семян с увлажнением перед посевом или заблаговременно. Расход рабочей жидкости – 10 л/т	-(1)	-(-)
Поли-бета-гидроксимасляная кислота + магний сернокислый + калий фосфорнокислый двухзамещенный + калий азотнокислый + карбамид						
Альбит, ТПС (6,2 + 29,8 + 91,1 + 91,2 + 181,5 г/кг) 4/3	0,04	Пшеница озимая и яровая Ячмень яровой	Корневые гнили	Предпосевная обработка семян. Расход рабочей жидкости – 10 л/т	-(1)	-(-)
Протиокназол + тебуконазол						
Ламадор, КС (250 + 150 г/л) 2/-	0,15–0,2	Пшеница яровая, озимая Ячмень яровой, озимый	Фузариозная корневая гниль	Протравливание семян перед посевом. Расход рабочей жидкости – 10 л/т	-(1)	-(-)

Продолжение приложения 2

1	2	3	4	5	6	7
Тебуконазол						
Раксил, КС (60 г/л) 2/-	0,4–0,5	Пшеница яровая	Фузариозная корневая гниль	Протравливание семян. Расход рабочей жидкости – 10 л/т	-(1)	-(-)
	0,4	Пшеница озимая	Фузариозная снежная плесень, прикорневые гнили			
	0,5					
	0,4–0,5	Ячмень яровой и озимый	Фузариозная корневая гниль			
	0,4	Рожь озимая				
	0,5		Фузариозная снежная плесень			
Тебу 60, МЭ (60 г/л) 2/-	0,4–0,5	Пшеница яровая и озимая	Фузариозная корневая гниль	Протравливание семян до посева. Расход рабочей жидкости – 10 л/т	-(1)	-(-)
	0,5		Фузариозная снежная плесень			
	0,4–0,5	Ячмень яровой и озимый	Фузариозная корневая гниль			
	0,4	Рожь озимая				
	0,5		Фузариозная снежная плесень			
(Р) Бункер, ВСК (60 г/л) 2/-	0,4–0,5	Пшеница яровая	Фузариозная корневая гниль	Протравливание семян за 7–14 дней до посева. Расход рабочей жидкости – 10 л/т	-(1)	-(-)
	0,4	Пшеница озимая	Фузариозная снежная плесень			
	0,5					
	0,4–0,5	Ячмень яровой и озимый	Фузариозная корневая гниль			
	0,4	Рожь озимая				
0,5		Фузариозная снежная плесень				
(Р) Раксил Ультра, КС (120 г/л) 2/-	0,2–0,25	Пшеница яровая, озимая	Фузариозная корневая гниль, фузариозная снежная плесень	Протравливание семян перед посевом. Расход рабочей жидкости – 10 л/т	-(1)	-(-)
		Ячмень яровой, озимый	Фузариозная корневая гниль			
		Рожь озимая				
(Р) Агросил, КС (60 г/л) 2/-	0,4–0,5	Пшеница яровая	Фузариозная корневая гниль	Протравливание семян за 7–14 дней до посева. Расход рабочей жидкости – 10 л/т	-(1)	-(-)
		Пшеница озимая	Фузариозная корневая гниль, фузариозная снежная плесень			
		Ячмень яровой	Фузариозная корневая гниль			
		Овес Рожь озимая				
Раксон, КС (60 г/л) 2/-	0,4–0,5	Пшеница яровая и озимая	Фузариозная корневая гниль	Протравливание семян за 7–14 суток до посева. Расход рабочей жидкости – 10 л/т	60(1)	-(-)
		Ячмень яровой и озимый				
Тебуконазол + тиабендазол + имазалил						
(Р) Клад, КС (60 + 80 + 60 г/л) 2/-	0,4	Пшеница яровая	Фузариозная корневая гниль	Протравливание семян с увлажнением перед посевом или заблаговременно. Расход рабочей жидкости – 10 л/т	-(1)	-(3)
		Пшеница озимая	Фузариозная снежная плесень			
		Ячмень яровой	Фузариозная корневая гниль			
	0,3–0,4	Ячмень озимый				
	0,4	Рожь озимая	Фузариозная корневая гниль, фузариозная снежная плесень			

Продолжение приложения 2

1	2	3	4	5	6	7
Тиабендазол + тебуконазол						
Виал ТТ, ВСК (80 + 60 г/л) 2/-	0,3–0,4	Пшеница яровая, озимая	Фузариозная корневая гниль	Протравливание семян с увлажнением перед посевом или заблаговременно. Расход рабочей жидкости – 10 л/т	-(1)	-(-)
	0,4–0,5	Ячмень яровой				
Тиабендазол + флутриафол						
(Р) Винцит, СК (25 + 25 г/л) 3/-	1,5	Пшеница яровая (товарные посевы)	Фузариозная корневая гниль	Протравливание семян с увлажнением перед посевом или заблаговременно. Расход рабочей жидкости – 10 л/т	-(1)	-(-)
		Пшеница озимая				
	1,5–2	Ячмень яровой, озимый Рожь озимая				
	2	Кукуруза	Фузариозная корневая гниль, фузариоз	Протравливание семян с увлажнением перед посевом или заблаговременно. Расход рабочей жидкости – 5–10 л/т		
Виннер, КС (25 + 25 г/л) 3/-	1,5	Пшеница яровая и озимая	Фузариозная корневая гниль	Протравливание семян с увлажнением перед посевом или заблаговременно. Расход рабочей жидкости – 10 л/т	60(1)	-(-)
	1,5–2	Ячмень яровой и озимый				
Тирам						
(Р) ТМТД, ВСК (400 г/л) 3/-	3–4	Пшеница яровая и озимая	Фузариозная корневая гниль	Протравливание семян за 2–15 дней до посева или заблаговременно. Расход рабочей жидкости – 8–10 л/т	-(1)	-(-)
	4	Кукуруза	Фузариоз			
ТМТД, ТПС (400 г/л) 3/-	2,5–3	Пшеница яровая, озимая	Фузариозная корневая гниль	Протравливание семян заблаговременно (2–7 месяцев) или перед посевом (7–14 дней). Расход рабочей жидкости – 10 л/т	-(1)	-(-)
Тирам + тебуконазол						
Тир, ТПС (400 + 25 г/л) 2/-	1–1,2	Пшеница яровая и озимая	Фузариозная корневая гниль	Протравливание семян за 7–14 дней до посева. Расход рабочей жидкости – 10 л/т	-(1)	-(-)
		Ячмень яровой и озимый				
	1,2	Рожь озимая				
Триконазол						
Премис Двести, КС (200 г/л) 3/- Корриолис, КС (200 г/л) 3/3	0,15–0,2	Пшеница яровая	Фузариозная корневая гниль	Протравливание семян с увлаж- нением непосредственно перед посевом или заблаговременно (до 1 года). Расход рабочей жидкости – 2–8 л воды/т семян	-(1)	-(-)
	0,19–0,25	Ячмень яровой и озимый				
		Рожь озимая Овес				
0,25	Кукуруза	Корневые (в т.ч. фузариозные) гнили				
Премис, КС (25 г/л) 3/3	1,2–1,6	Пшеница яровая	Фузариозная корневая гниль	Протравливание семян с увлаж- нением непосредственно перед посевом или заблаговременно (до 1 года). На каждый литр препарата добавлять 3–4 л воды	-(1)	-(-)
	1,5–2	Ячмень яровой и озимый				
		2				
Триконазол + прохлораз						
(Р) Кинто Дуо, КС (20 + 60 г/л) 3/-	2–2,5	Пшеница озимая	Фузариозная корневая гниль	Протравливание семян перед посевом. Расход рабочей жидкости – 10 л/т	-(1)	-(3)

Продолжение приложения 2

1	2	3	4	5	6	7
	2,5	Пшеница озимая	Фузариозная снежная плесень	Протравливание семян перед посевом. Расход рабочей жидкости – 10 л/т	-(1)	-(3)
	2–2,5	Пшеница яровая	Фузариозная корневая гниль			
		Ячмень озимый				
		Ячмень яровой				
	2,5	Ячмень озимый, яровой (пивоваренный)				
	2–2,5	Рожь озимая				
	2,5		Фузариозная снежная плесень			
Фитобактериомицин – комплекс стрептомициновых антибиотиков						
(Р) Фитолавин-300, СХП (300000 ЕА/г) 3/3	2	Пшеница озимая, ячмень озимый	Фузариозная снежная плесень, фузариозная корневая гниль	Протравливание семян перед посевом. Расход рабочей жидкости – 10 л/т	-(1)	1(1)
Флудиоксонил						
Максим, КС (25 г/л) 3/-	1,5–2	Пшеница яровая и озимая	Фузариозная корневая гниль	Предпосевная обработка семян непосредственно перед посевом или заблаговременно (до 1 года). Расход рабочей жидкости – 2–8 л/т	-(1)	-(-)
	2	Рожь озимая				
Флудиоксонил + мефеноксам						
(Р) Максим XL, КС (25 + 10 г/л) 3/-	1	Кукуруза (на зерно)	Корневые гнили	Предпосевная обработка семян непосредственно перед посевом или заблаговременно (до 1 года). Расход рабочей жидкости – 10–12 л/т	-(1)	-(1)
Флудиоксонил + ципроконазол						
(Р) Максим Экстрим, КС (18,7 + 6,25 г/л) 3/-	1,5–1,75	Пшеница озимая	Фузариозная корневая гниль	Протравливание семян перед посевом. Расход рабочей жидкости – 10 л/т	-(1)	-(-)
		Пшеница яровая				
	1,75	Ячмень яровой и озимый				
	1,75–2	Рожь озимая				
Флутриафол						
Винцит Экстра, КС (50 г/л) 3/-	0,7–0,8	Пшеница яровая и озимая	Фузариозная корневая гниль	Обработка семян заблаговременно или перед посевом. Расход рабочей жидкости – 10 л/т	-(1)	-(1)
Флутриафол + тебуконазол + имазалил						
(Р) Грандсил Ультра, КС (75 + 45 + 20 г/л) 2/-	0,4–0,5	Пшеница яровая и озимая	Фузариозная корневая гниль	Протравливание семян перед посевом или заблаговременно. Расход рабочей жидкости – 10 л/т	-(1)	-(-)
	0,5	Ячмень яровой				
	0,4–0,5	Овес				
Флутриафол + тиабендазол						
(Р) Винцит, КС (25 + 25 г/л) 3/-	1,5	Пшеница яровая и озимая	Фузариозная корневая гниль	Протравливание семян перед посевом или заблаговременно. Расход рабочей жидкости – 10 л/т	-(1)	-(-)
		Ячмень яровой и озимый				
Флутриафол + тиабендазол + имазалил						
Винцит Форте, КС (37,5 + 25 + 15 г/л) 3/-	1–1,2	Пшеница яровая	Фузариозная корневая гниль	Протравливание семян с увлажнением перед посевом или заблаговременно. Расход рабочей жидкости – 10 л/т	-(1)	-(-)
		Пшеница озимая				
	1,1–1,25	Ячмень яровой и озимый				
	0,9–1,1	Рожь озимая				
	0,8–1	Овес				

1	2	3	4	5	6	7
Препараты для обработки посевов						
Bacillus subtilis, штамм 26 Д						
Алирин-Б, СП (титр не менее 10 ¹¹ КОЕ/г) 4/3	5–10 г/га	Пшеница яровая и озимая	Фузариозная корневая гниль	Опрыскивание в фазе кущения, последующее – через 15 дней. Расход рабочей жидкости – 300 л/га	-(1–2)	1(-)
Bacillus subtilis, штамм ИПМ 215						
Бактофит, СК (БА-10000 ЕА/мл, титр не менее 2 млрд спор/мл) 4/3	2	Пшеница озимая и яровая Ячмень яровой	Фузариозная корневая гниль	Опрыскивание в период вегетации. Расход рабочей жидкости – 300 л/га	1(1–2)	-(-)
Bacillus subtilis, штамм М-22 ВИЗР						
Гамаир, СП (титр не менее 10 ¹¹ КОЕ/г) 3А/3	4–5 г/г	Пшеница яровая и озимая	Фузариозная корневая гниль	Опрыскивание в период вегетации. Расход рабочей жидкости – 300 л/га	-(1–2)	-(-)
	5–10 г/га	Ячмень яровой	Корневые гнили	Опрыскивание в фазе кущения, последующее – через 15 дней. Расход рабочей жидкости – 300 л/га	-(1–2)	-(-)
Penicillium vermicularum (спорово-мицелиальная масса)						
(Р) Вермикулэн, ПС (титр не менее 5 млрд спор/г) 4/4	0,2	Пшеница яровая и озимая	Фузариозная корневая гниль, фузариоз колоса	Опрыскивание в период вегетации в фазы: колошение – выход в трубку, начало колошения – цветение. Расход рабочей жидкости – 300 л/га	10(2)	1(1)
Азоксистробин + ципроконазол						
(Р) Амистар Экстра, СК (200 + 80 г/л) 2/3	0,75–1	Пшеница яровая и озимая	Фузариоз колоса	Опрыскивание в период вегетации: конец колошения – начало цветения. Расход рабочей жидкости – 300 л/га	48(2)	-(3)
	0,5–1	Ячмень озимый	Фузариозная пятнистость листьев	Опрыскивание в период вегета- ции: первое – при появлении первых признаков заболевания, второе – при необходимости с интервалом 21 день. Расход рабочей жидкости – 300 л/га		
Беномил						
Беназол, СП (500 г/кг) 2/3	0,3–0,6	Пшеница и рожь озимые	Фузариозная корневая гниль	Опрыскивание в период вегетации. Расход рабочей жидкости – 200–300 л/га	50(1)	-(4)
(Р) Фундазол, СП (500 г/кг) 2/4	0,3–0,6	Пшеница яровая и озимая Рожь озимая	Фузариозная корневая гниль	Опрыскивание в период вегетации	50 (1–2)	-(4)
(Р) Бенорад, СП (500 кг/г) 2/3	0,3–0,6	Пшеница озимая	Фузариозная корневая гниль	Опрыскивание период вегетации. Расход рабочей жидкости – 300 л/га	60 (1–2)	-(4)
		Рожь озимая			60(1)	
Карбендазим						
(Р) Колфуго Супер, КС (200 г/л) 2/4	1,5–2	Пшеница яровая и озимая	Корневые гнили, фузариоз колоса	Опрыскивание в период вегетации	20 (1–2)	-(7)
		Ячмень яровой и озимый	Корневые и прикорневые гнили			
		Рожь озимая	Фузариоз колоса			
(Р) Феразим, КС (500 г/л) 2/3	0,3–0,6	Пшеница, ячмень, рожь	Корневые гнили	Опрыскивание период вегетации. Расход рабочей жидкости – 300 л/га	35(1)	-(3)

Продолжение приложения 2

1	2	3	4	5	6	7
Пропроназол						
Титул 390, ВР (390 г/л) 3/3	0,26	Пшеница яровая и озимая	Фузариоз колоса	Опрыскивание в фазе конец колошения – начало цветения. Расход рабочей жидкости при наземном опрыскивании – 200–400 л/га, при авиацион- ном – 50 л/га	30 (1–2)	-(3)
	0,26(A)					
Пропроназол + азоксистробин + ципроконазол						
(Р) Амистар Трио, КЭ (125 + 100 + 30 г/л) 2/3	1	Пшеница яровая и озимая	Фузариоз колоса	Опрыскивание в фазе конец колошения – начало цветения. Расход рабочей жидкости – 300 л/га	40 (1–2)	-(3)
Пропроназол + тебуконазол						
Титул Дуо, ККР (200 + 200 г/л) 2/3	0,32	Пшеница яровая и озимая	Фузариоз колоса	Опрыскивание в фазе конец колошения – начало цветения. Расход рабочей жидкости – 200–400 л/га	40(1)	-(3)
Пропроназол + ципроконазол						
(Р) Альто супер, КЭ (250 + 80 г/л) 3/3	0,4–0,5	Пшеница яровая и озимая	Фузариоз (частичное действие)	Опрыскивание в период вегетации. Расход рабочей жидкости – 300 л/га	40 (1–2)	-(-)
	0,4–0,5(A)			Опрыскивание в период вегетации. Расход рабочей жидкости – 50 л/га		
		Ячмень яровой и озимый		Опрыскивание в период вегетации. Расход рабочей жидкости – 300 л/га		
		Рожь озимая				
Протионазол + тебуконазол						
(Р) Прозаро, КЭ (125 + 125 г/л) 2/3	0,8–1	Пшеница озимая и яровая	Фузариоз колоса	Опрыскивание в период конец колошения – начало цветения. Расход рабочей жидкости – 200–300 л/га	30 (1–2)	-(3)
Спироксамин + тебуконазол + триадименол						
(Р) Фалькон, КЭ (250 + 167 + 43 г/л) 2/3	0,6	Пшеница яровая и озимая	Фузариоз колоса	Опрыскивание в период вегета- ции: конец колошения – нача- ло цветения. Расход рабочей жидкости – 200–300 л/га	40 (1–2)	10(4)
		Ячмень яровой и озимый				
		Рожь озимая				
Тебуконазол						
Фоликур, КЭ (250 г/л) 2/4	1	Пшеница яровая и озимая	Фузариоз колоса	Опрыскивание в период конец колошения – начало цветения. Расход рабочей жидкости – 300 л/га	40 (1–2)	-(3)
		Рожь				
Колосаль, КЭ (250 г/л) 2/3	1	Рожь озимая	Фузариоз колоса	Опрыскивание в фазе конец колошения – начало цветения. Расход рабочей жидкости – 300 л/га	30(1)	6(3)
Триадимефон						
Байлетон, СП (250 г/кг) 3/3	0,5	Кукуруза (семенные посевы)	Фузариоз	Опрыскивание в период вегетации. Расход рабочей жидкости – 300–400 л/га	-(1)	7(3)
Фитобактериомицин – комплекс стрептотрициновых антибиотиков						
(Р) Фитолавин-300, СХП (300000 ЕА/г) 3/3	2	Пшеница озимая, ячмень озимый	Фузариозная снежная плесень, фузариозная корневая гниль	Опрыскивание в фазе кущения. Расход рабочей жидкости – 300 л/га	7(1)	1(1)
Флутриафол						
(Р) Импакт, СК (125 г/л) 3/3	1	Пшеница яровая и озимая	Фузариоз колоса	Опрыскивание в период вегетации	30(2)	-(3)

Продолжение приложения 2

1	2	3	4	5	6	7
(Р) Импакт, СК (250 г/л) 3/3	0,5	Пшеница яровая и озимая	Фузариоз колоса	Опрыскивание в период вегетации	40 (1-2)	-(3)
Страйк, КС (250 г/л) 3/3	0,5	Пшеница яровая и озимая	Фузариоз колоса	Опрыскивание посевов в пери- од вегетации в фазе флаговый лист – колошение. Расход рабочей жидкости – 300 л/га	50(1)	7(3)
Эпоксиконазол						
Рекс С, КС (125 г/л) 3/4	0,6–0,8	Пшеница озимая и яровая Ячмень яровой	Фузариоз колоса	Опрыскивание в период вегетации в зависимости от времени появления новых признаков одного из заболева- ний или заблаговременно (профилактическое опрыс- кивание). Расход рабочей жидкости – 300 л/га	40 (1-2)	-(3)

Таблица составлена на основе Государственного каталога пестицидов и агрохимикатов, разрешенных к применению на территории Российской Федерации. 2010 г. Сведения об изменениях, вносимых в Каталог, и о регистрации новых препаратов публикуются в журнале «Защита и карантин растений», а также на сайте Минсельхоза России (www.mcx.ru).

Сокращения и условные обозначения: вск – водно-суспензионный концентрат; ж – жидкость; ккр – концентрат коллоидного раствора; кс – концентрат суспензии; кэ – концентрат эмульсии; мэ – микроэмульсия; п – порошок; пс – паста; ск – суспензионный концентрат; сп – смачивающийся порошок; сxp – сухой порошок; тпс – текучая паста; фло – суспензионный концентрат.

(Р) в первой колонке – запрещение использования фунгицида в санитарной зоне вокруг рыбохозяйственных водоемов на расстоянии 500 м от границ затопления при максимальном стоянии паводковых вод, но не ближе 2 км от существующих берегов. Для фунгицидов, предназначенных для предпосевной обработки семян, запрещается проводить протравливание в указанной зоне, высев обработанных семян разрешен.

(А) во второй колонке – разрешение авиационных обработок в данных нормах применения на данной культуре.

Цифровые обозначения от (1) до (4) означают классы опасности препаратов: в числителе – класс опасности для человека, в знаменателе – для пчел в полевых условиях.

... ()
... ó , 2008,
49 .

...
./ :: . ó ,
2001, . 3376351.

...
. ó , 1938, 292 .
... ..

Fusarium graminearum Schwabe

3.
...
// , 1996, 10, . 1006104.
... . ó : - , 1955, 320 .
... . ó : , 1977, 444 .
...
Sporotrichiella Fusarium. ó , 1953, . 94.
... ..

Fusarium poae

-
// . , 2008, . 42, 4, . 3546358.
... " " - //
... - ,
189061892, 3, . 13621.

. ó .: , 1991, 14 .

 200762008 //
 , 2010, 2, . 23625.

 Fusarium
 //
 , 2009, 6, . 89693.
 *Fusarium cerealis*
 // , 2009, . 43, 4,
 . 3316342.
 -
Fusarium graminearum Schwabe
 ó , 1994, 22 .

 Fusarium (*Cirsium* spp.). / 2-
 . ó .: ,
 2008 , . 2, . 1726173.

 // . , 2009,
 165, . 39644.

 Fusarium Sporotrichiella //
 , 2008 , . 42, 3, . 2016213.

Gibberella fujikuroi //
 , 2005, . 39, 6, . 1614.

Fusarium

200462006 // I, 2009, 466, 466.

Fusarium graminearum.

. ó : , 2007, 60667.

Fusarium // .- . , c , 1975,

25, 56659.

// .

, 1973, 10, 2116

225.

// , 1990, .

132, 35644.

ó , 1991, 82686.

. ó , 1926, 42 .

ó

. ó , 2000, 2246

229.

... ..
./ .
. ó , 1991,
. 60664.

... ..
: 200662008 // , 2009, . 78,
6, . 26630.

... .. / :
, , . ó , 2008, 13, . 1376151.
... ..
//
, 1960 , 12, . 26628.

... ..
- // :-
. - . , 1960 , 21, . 83694.

... ..
// . , 1990, 2, . 11614.

... ..
// , 2006, 1,
. 16620.

... .. Fusarium
(, ,), 2004, 20 .

... ..
Fusarium // .
, 2000, . 34, 4, . 54668.

. . .
 . ó .: , 2004, . 164.
 . . .
 .
 // . , 1997, . 31, 2, . 58663.
 . .
 . ó
 .: , 1958, . 1196124.
 . .
 // . , 1969, . 3,
 5, . 4036409.
 . .
 . /
 : . ó
 : , 1992, . 27628.
 . . -
Fusarium spp.
 // . , 1999, . 33, 4, . 2806289.

 . ,
 // ,
 2010, 1. [http:// www. vestnik.dalgau.ru/ images/ gurnal/vipusk_2010/nomer_1/klikov.pdf](http://www.vestnik.dalgau.ru/images/gurnal/vipusk_2010/nomer_1/klikov.pdf)

 . . /
 .: . ó , 2001, . 3186329.

 . ó *Trichoderma viride*

//

, 2001, . 37, 1, . 1106114.

.

Trichoderma asperellum GJS 03-35

Cryptococcus nodaensis OH 182.9

//, 2005, . 39, 5, . 80688.

.

//

, 2003, 115, . 1576172.

.

//

., 2008, 5,

. 88691.

.

//

, 2004, . 3, 7, . 2636266.

.

//, 2002, 2, . 1286132.

.

II

. //, 2004, . 3, 7, .

2666269.

.

.

//

1999, . 33, 2, . 1186123.

.

X 7-

Fusarium

graminearum Schwab // , 1991, 2, .
34639.

. , . , .
-2 , -2 , ,
//

: , 2006, 58, .5566

562.

. , . , .
// , 2001, 36, .12613.

. , . .

Fusarium graminearum Schwabe,

// . ., 1991, 1, .73679.

. , . , . , .

Fusarium

/ . .

" , "

ó , 1998, .64666.

. , . , . , .

1994, .28, 3, .58664.

. , . , . , .
- // . ,
, // . ,

1989, .23, 2, .1476151.

. , . , . , .

Fusarium graminearum Shhw.

//

, 1990, 11, .40645.

... ,
/ :
, , , 1992, . 476

48.

... ..
.
, // .
, 1997, . 31, 6, . 52658.

... ..
.
, //
, 1998, . 34, 4, . 4446449.

... ..
.
/ .
. ó : , 1992,

44 .

... ..
.
// . . ,
1994, . 30, 465, . 6866693.

... ..
Fusarium
// .
, 2004, 3, .

2786280.

... ..
// , 1935, 6, . 996106.
... ..

// , 2008, 12, .
37640.

, 1996.
· ” · ” · ”
· ·

// XXI, 2007,
10612, . 10612.

· ·
Fusarium /
· , 1916, 216 .
· ·
// , 2005,
2, . 22624.

· ” · ” · ·
-
// . , 2003, . 1, 37, . 92698.
· ” · ·

// .
.- . , 1990, 10, . 64667.
· ” · ” · ” · ·

Gibberella
zeae (Schwein.) :
· , 1992, . 18619.
· · -
· ó , 1891, 40 .

. . . -

 ó ., 2001. 18 .

 Fusarium Link,
 // ,
 , 2009, 2, . 14619.
 . . . -
 1934 . // , 1935,
 9, . 1296137.
 . . Fusarium. ó ., 1950, 416 .
 ,
 . ó .:
 , 1988, 53 .
 1990 . ó , 1990, 12
 .
 . ó , 1993, 15 .

 ,
 // XXI, 200462005, 166, . 768.
 2.3.2.1078601
 , 2002.
 2.3.2.2401608 10
 -
 2.3.2.1078601, 2008.

 . ó .: - . .- . , 1948, 108 .

· · · · ·

II

.// , 2004, . 3, 7, .

2936295.

· · · · ·

- .
. ó , 1991, . 64667.

· · · · ·

/ :

. ó , 1992, . 15616.

· · · · ·

// , 1988, 70, . 84687.

· ·

/ :

. ó , ,

1992, . 467.

· · · · ·

// . , 1996, 3, . 37639.

· · -

Fusarium graminearum *F. culmorum*

./ : 50

„

, 2008, . 4156429.

· · · · ·

Fusarium graminearum

// .
 ., 2001, . 35, 2, . 53657.
 . , . , . . .
 - :
 // , 2000, 1, . 53665.
 . . -2 //
 , 2008, 8, . 32635.
 . .
 // , 1936, . 1, 12, .
 130.
 . , . . (.
). ó .: , 1985, . 320.
 . , . , .
 . .
 / :
 . ó , ,
 1992, . 33634.
 . , . .
 / .:
 . ó , , 1958, . 1036110.
 . .
 // .
 - - , ,
 1931, 2, 22 .
 . , . , . . .
 . .
Fusarium graminearum Schwabe // . 1996, 12, .
 68673.
 . , . , . , . .
 . .

49650. // . 1997, 4, .

194661947 .//

- , 2009, . 10, 2, . 1006108.

.. „ .. „ .. „

..

// , 1994, 4, . 41643.

. Fusarium Lk. et Fr.

(, ,). ó , 2001, 51 .

..

-

. - . ó , 2005.

.. „ ..

// , 2008,

2, . 29630.

..

. ó , 1994, 20 .

.. „ ..

- // , 1992, 11, .

768.

.. „ .. „

-

// . . . , 1998, . 2086220.

.. „ // ,

1904, 11, . 89692.

Abbas H.K., Boyette C.D., Hoagland R.E. Phytotoxicity of
 Fusarium, other fungal isolates, and of the phytotoxins fumonisin, fusaric
 acid, and moniliformin to jimsonweed // *Phytoprotection*, 1995, v. 76,
 1, p. 17625.

Abramson D., Clear R.M., Usleber E., Gessler R. et al. Fusarium species and 8-keto-trichothecene mycotoxins in Manitoba barley // Cereal Chem., 1998, 75, p. 1376141.

Adler H. Lew, W. Brodacz W. Edinger, Oberforster M. Occurrence of moniliformin, deoxynivalenol, and zearalenone in durum wheat (Triticum durum, Desf.) // Mycotoxin Res., 1995, 11, p. 9615.

Ali S., Francl L. Progression of Fusarium species on wheat leaves from seedling to adult stages in North Dakota / In 2001 National Fusarium Head Blight Forum Proceedings, USA, 2001, . 99.

Andersen A.L. The development of Gibberella zeae head blight of wheat // Phytopath., 1948, 38, p. 5956611.

Arseniuk E., Foremska E., Góral T., Chętkowski J. Fusarium head blight reactions and accumulation of deoxynivalenol (DON) and some of its derivatives in kernels of wheat, triticale and rye // J. of Phytopath., 1999, v. 147, 10, p. 5776590.

Bacon C.W., Hinton D.M., Hinton A. Growth-inhibiting effects of concentrations of fusaric acid on the growth of Bacillus mojavensis and other biocontrol Bacillus species // J. Appl. Microbiol., 2006, 100, p. 1856194.

Bai G. Scab of wheat: epidemiology, inheritance of resistance and molecular markers linked to cultivar resistance. Ph.D. thesis. ó Purdue University, W. Lafayette, IN, USA, 1995.

Bai G.-H., Shaner G. Scab of wheat: Prospect for control // Plant Disease, 1994, 78, p. 7606766.

Balkandzhieva Yu., Karadzova Y. Genetic sources of resistance to Fusarium on the ear // Plant sci., Sofia, 1994, v. 31, 7610, p. 79682.

Bateman G.L. Development of disease symptoms and fungal pathogens on shoot bases in continuous winter wheat, and effect of fungicides // Plant Pathol., 1993, 42, p. 5956608.

Bechtel D.B., Kalieikau L.A., Gaines R.L., Sietz L.M. The effect of *Fusarium graminearum* infection on wheat kernels // *Cer. Chem.*, 1985, 62, p. 1916197.

Becker R., Hettwer U., Karlovsky P., Deising H.B. et al. Adaptation of *Fusarium graminearum* to tebuconazole yielded descendants diverging for levels of fitness, fungicide resistance, virulence, and mycotoxin production // *Phytopath.*, 2010, 100, p. 4446453.

Beyer M., Verreet J.A., Ragab W.S. Effect of relative humidity on germination of ascospores and macroconidia of *Gibberella zea* and deoxynivalenol production // *Inter. J. Food Microbiol.*, 2005, v. 98, 3, p. 2336240.

Birzele B., Meier A., Hindorf H., Kramer J. et al. Epidemiology of *Fusarium* infection and deoxynivalenol content in winter wheat in the Rhineland, Germany // *Eur. J. Plant Pathol.*, 2002, v. 108, p. 6676673.

Bleakley B.H., Draper M.A., Ruden K.R. Control of *Fusarium* Head Blight with Biological Antagonists / In Proceedings of National *Fusarium* Head Blight Forum, USA, 2000, p. 75676.

Booth C. The genus *Fusarium*. ó England: Common. Mycol. Inst., 1971, 237 p.

Bottalico A., Perrone G. Toxigenic *Fusarium* species and mycotoxins associated with head blight in small-grain cereals in Europe // *Eur. J. of Plant Pathol.*, 2002, v. 108, p. 6116624.

Boutigny A.-L., Richard-Forget F., Barreau C. Natural mechanisms for cereal resistance to the accumulation of *Fusarium* trichothecenes // *Eur. J. of Plant Pathol.*, 2008, v. 121, p. 4116423.

Brennan J.M., Fagan B., Van Maanen A. Studies on in vitro growth and pathogenicity of European *Fusarium* fungi // *Eur. J. of Plant Pathol.*, 2003, v. 109, p. 5776587.

Brown A.E., Sharma H.S.S. Production of polysaccharide-degrading enzymes by saprophytic fungi from glyphosate-treated flax and their involvement in retting // *Ann. Appl. Biol.*, 1984, v. 105, p. 65674.

Bryden W.L., Logrieco A., Abbas H., Porter J.K. et al. Other significant *Fusarium* mycotoxins / In book: *Fusarium*. ó APS PRESS, 2001, p. 3606392.

Buerstmayr H., Ban T., Anderson J.A. QTL mapping and marker-assisted selection for *Fusarium* head blight resistance in wheat: a review // *Plant Breed.*, 2009, v. 128, p. 1626.

Buerstmayr H., Lemmens M., Grausgruber H., Ruckenbauer P. Scab resistance of international wheat germplasm // *Cereal Res. Commun.*, 1996, v. 24, p. 1956202.

Bujold I., Paulitz T.C., Carisse O. Effect of *Microsphaeropsis* sp. on the production of perithecia and ascospores of *Gibberella zeae* // *Plant Dis.*, 2001, v. 85, p. 9776984.

Bullerman L.B., Ryu D., Jackson L.S. Stability of fumonisins in food processing // *Adv. Exp. Med. Biol.*, 2002, v. 504, p. 1956204.

Bullerman L.B., Tsai W.-Y.J. Incidence and levels of *Fusarium moniliforme*, *Fusarium proliferatum* and fumonisins in corn and corn-based foods and feeds // *J. of Food Protection*, 1994, v. 57, p. 5416546.

Burgess L.W., Forbes G.A., Windels C., Nelson P.E. et al. Characterization and distribution of *Fusarium acuminatum* subsp. *armeniicum*, subsp. nov. // *Mycologia*, 1993, v. 85, p. 1196124.

Burgess L.W., Summerell B.A. Taxonomy of *Fusarium*: *Fusarium acuminatum* stat. and comb. nov. // *Mycotaxon*, 2000, 75, p. 3476348.

Bushell W.M.R., Hazen B.E., Pritsch C. Histology and physiology of *Fusarium* head blight / In book: *Fusarium* head blight of wheat and barley. ó APS PRESS, 2003, p. 44683.

Chen X.M., Yang Y.-H., Gao D.-S. Primary identification of resistance to scab of Chinese barley germplasm sources (English summary) // *Zhejiang Agric. Sci.*, 1991, v. 2, p. 91697.

Clear R.M., Patrick S.K., Platford R.G., Desjardins M. Occurrence and distribution of *Fusarium* species in barley and oat seed from Manitoba in 1993 and 1994 // *Can. J. Plant Pathol*, 1996, v. 18, p. 4096-414.

Commission regulation (EC) No 1126/2007 of 28 September 2007 // *Official J. of the European Union*, 2007.

Commission regulation (EC) No 856/2005 of 6 June 2005 // *Official J. of the European Union*, 2005.

Cooney J.M., Lauren D.R., di Menna M.E. Impact of competitive fungi on trichothecene production by *Fusarium graminearum* // *J. Agric. Food Chem*, 2001, v. 49, 1, p. 5226526.

Cromey M.G., Shorter S.C., Lauren D.R., Sinclair K.I. Cultivar and crop management influences on *Fusarium* head blight and mycotoxins in spring wheat in New Zealand // *New Zealand J. of Crop and Horticultural Sci.*, 2002, v. 30, p. 2356247.

da Luz W.C., Stockwell C.A., Bergstrom C.A. Biological control of *Fusarium graminearum* / In book: *Fusarium head blight of wheat and barley*. © APS PRESS, 2003, p. 3816394.

da Silva V.N., Fernandes F.M., Cortez A., Ribeiro D.H. et al. Characterization and genetic variability of *Fusarium verticillioides* strains isolated from corn and sorghum in Brazil based on fumonisins production, microsatellites, mating type locus, and mating crosses // *Can. J. Microbiol.*, 2006, v. 52, 8, p. 7986804.

Dawson W.A.J.M., Jestoi M., Rizzo A., Nicholson P. et al. Field evaluation of fungal competitors of *Fusarium culmorum* and *F. graminearum*, causal agents of ear blight of winter wheat, for control of

mycotoxin production in grain // *Biocontrol Sci. Technol.*, 2004, 14, p. 7836799.

Del Ponte E.M., Shah D.A., Bergstrom G.C. Spatial patterns of Fusarium head blight in New York wheat fields suggest role of airborne inoculum / In Proceedings of National Fusarium Head Blight Forum, USA, 2002, p. 136.

Desjardins A.E. Gibberella from A (venaceae) to Z (eae) // *Annu. Rev. Phytopath.*, 2003, v. 1, 41, p. 1776198.

Desjardins A.E., Hohn T.M., McCormick S.P. Trichothecene biosynthesis in Fusarium species: chemistry, genetics, and significance // *Microbiol. Rev.*, 1993, v. 57, p. 5956604.

Desjardins A.E., Plattner R.D., Nelsen T.C., Leslie J.F. Genetic analysis of fumonisin production and virulence of *Gibberella fujikuroi* mating population A (*Fusarium moniliforme*) on maize (*Zea mays*) seedlings // *Appl. Environ. Microbiol.*, 1995, v. 61, p. 79686.

Desjardins A.E., Proctor R.H., McCormick S.P., Hohn T.M. Reduced virulence of trichothecene antibiotics-nonproducing mutants of *Gibberella zeae* in wheat field tests / Fusarium Head Scab: Global Status and Future prospects, CIMMYT, Mexico, 1997, p. 29634.

Dexter J.E., Marchylo B.A., Clear R.M., Clarke J.M. Effect of Fusarium head blight on semolina milling and pasta-making quality of durum wheat // *Cereal Chem.*, 1997, v. 74, 5, p. 5196525.

Dill-Macky R., Jones R.K. The effect of previous crop residues and tillage on Fusarium head blight of wheat // *Plant Dis.*, 2000, v. 84, p. 71676.

D'Mello J.P.F., Macdonald A.M.C., Postel D., Dijksma W.T.P. et al. Pesticide use and mycotoxin production in Fusarium and Aspergillus phytopathogens // *Eur. J. of Plant Pathol.*, 1998, v. 104, p. 7416751.

D'Mello J.P.F., Placinta C.M., Macdonald A.M.C. Fusarium mycotoxins: a review of global implications for animal health, welfare

and productivity // *Animal Feed Sci. and Technol.*, 1999, v. 80, p. 183ó205.

Doehlert D.C., Knutson C.A., Vesonder R.E. Phytotoxic effects of fumonisin B₁ on maize seedling growth // *Mycopathol.*, 1994, v. 12, p. 117ó121.

Doko M.B., Rapior S., Visconti A., Schjath J.E. Incidence and levels of fumonisin contamination in maize genotypes grown in Europe and Africa // *J. Agric. Food. Chem.*, 1995, v. 43, p. 429ó434.

Doohan F.M., Brennan J., Cooke B.M. Influence of climatic factors on *Fusarium* species pathogenic to cereals: a review // *Eur. J. of Plant Pathol.*, 2003, v. 109, p. 755ó768.

Dowd P.F. Involvement of arthropods in the establishment of mycotoxigenic fungi under field conditions / In book: *Mycotoxins in agriculture and food safety.* ó Marcel Dekker, New York, 1998, p. 307ó350.

Dvorska J.E., Surai P.F., Speake B.K., Sparks N.H. Effect of the mycotoxin aurofusarin on the antioxidant composition and fatty acid profile of quail eggs // *Br. Poult. Sci.*, 2001, v. 42, p. 643ó649.

Edwards S.G., O'Callaghan J., Dobson D.W. PCR-based detection and quantification of mycotoxigenic fungi // *Mycological Res.*, 2002, v. 106, p. 1005ó1025.

Ellner F.M., Schroer R. Effects of fungicides containing strobilurin on mycotoxin production in wheat / In *Proceedings of 6th European Fusarium Seminar*, Germany, 2000, p. 101.

Emerson P.M., Hunter R.B. Response of maize hybrids to artificially inoculated ear mould incited by *Gibberella zeae* // *Can. J. Plant Sci.*, 1980, v. 60, p. 1463.

Engelhardt J.A., Carlton W.W., Tuite J.F. Toxicity of *Fusarium moniliforme* var. *subglutinans* for chicks, ducklings, and turkey poults // *Avian Dis.*, 1989, v. 33, p. 357ó360.

Eskola M., Parikka P., Rizzo A. Trichothecenes, ochratoxin A and zearalenone contamination and Fusarium infection in Finnish cereal samples in 1998 // *Food Addit. Contam.*, 2001, v. 18, 8, p. 7076718.

Fandohan P., Hell K., Marasas W.F.O., Wingfield M.J. Infection of maize by Fusarium species and contamination with fumonisin in Africa // *African J. of Biotechnol.*, 2003, v. 2, 12, p. 5706579.

Fedak J., Cao W. The Fusarium head blight situation in Canada / In *Proceedings of the International Symposium on Wheat Improvement for Scab Resistance, China, 2000*, p. 2346237.

Fernandez M.R. Recovery of *Cochliobolus sativus* and *Fusarium graminearum* from living and dead wheat and nongramineous winter crops in southern Brazil // *Can. J. Bot.*, 1991, v. 69, p. 190061906.

Fernandez M.R. The effect of *Trichoderma harzianum* on fungal pathogens infesting wheat and black oat straw // *Soil Biol. Biochem.*, 1992, v. 24, p. 103161034.

Fernandez M.R., Fernandes J.M.C. Survival of wheat pathogens in wheat and soybean residues under conservation tillage systems in southern and central Brazil // *Can. J. Plant Pathol.*, 1990, v. 12, p. 2896294.

Fernandez M.R., Selles F., Gehl D., Depauw R.M. et al. Crop production factors associated with Fusarium head blight in spring wheat in eastern Saskatchewan // *Crop Sci.*, 2005, v. 45, p. 190861916.

Fernando W.G.D. Is there potential for biological control of fusarium? / In *Proceedings of the 2nd Canadian Workshop on Fusarium Head Blight, 2001*, p. 1046108.

Fernando W.G.D., Paulitz T.C., Seaman W.L., Dutilleul P. et al. Head blight gradients caused by *Gibberella zeae* from area sources of inoculum in wheat field plots // *Phytopath.*, 1997, v. 87, p. 4146421.

Filion M., St-Arnaud M., Jabaji-Hare S.H. Quantification of *Fusarium solani f. sp. phaseoli* in mycorrhizal bean plants and

surrounding mycorrhizosphere soil using real-time polymerase chain reaction and direct isolations on selective media // *Phytopath.*, 2003, v. 93, p. 2296235.

Fokkema N.J., Den Houter J.G., Kosterman Y.J.C., Nelis A.L. Manipulation of yeasts on field-grown wheat leaves and their antagonistic effect on *Cochliobolus sativus* and *Septoria nodorum* // *Trans. Br. Mycol. Soc.*, 1979, 72, p. 19629.

Francl L., Shaner G., Bergstrom G., Gilbert J.K. et al. Daily inoculum levels of *Gibberella zeae* on wheat spikes // *Plant Dis.*, 1999, v. 83, p. 6626666.

Francl L.J., Markell S., Ali S., Friesen T.L. *Gibberella zeae* population dynamics: a progress report / In *Proceeding of National Fusarium Head Blight Forum, USA, 2000*, p. 1446147.

Gagkaeva T., Gavrilova O., Levitin M., Kononenko G. et al. Characterization of distribution, cultural characters and T-2 toxin production of *Fusarium sporotrichioides*, *F. poae* and *F. langsethiae* from Russia. / In book of abstracts. *European Fusarium Seminar, Wageningen, The Netherlands, 2006*, p. 49.

Gareis M., Ceynowa J. Influence of the fungicide Matador (tebuconazole/triadimenol) on mycotoxin production by *Fusarium culmorum* // *Lebensmittel-Untersuchung-Forsch.*, 1994, 198, p. 244 ó 248.

Gavrilova O., Gagkaeva T., Burkin A., Kononenko G. Characterization of *Fusarium langsethiae* isolates originated from different regions of Russia and North Europe / In book of abstracts. *European Fusarium Seminar, Radzikow, Poland, 2010*, p. 1296130.

Gerlach W., Nirenberg H. The genus *Fusarium* ó a Pictorial Atlas *Mitt. Biol. Bundesanst. Ld. Berlin, 1982*, 406 p..

Gilbert J., Conner R.L., Fernandez M.R., McLaren D. et al. Role of spring wheat seed infested with *Fusarium graminearum* in spread and

development of *Fusarium* head blight and effects on agronomic performance // *Can. J. Plant Pathol.*, 2003a, v. 25, p. 73681.

Gilbert J., Fernando W.G.D. Epidemiology and biological control of *Gibberella zeae* / *Fusarium graminearum* // *Can. J. Plant Pathol.*, 2004, 26, p. 4646472.

Gilbert J., Fernando W.G.D., Ahmed H. Colonization of field stubble by *Fusarium graminearum* / In Conference program and abstracts. IXth International *Fusarium* Workshop., Sydney, 2003b, p. 35.

Gordon W.L. The occurrence of *Fusarium* species in Canada.II. Prevalence and taxonomy of *Fusarium* species in cereal seed // *Can. J. of Bot.*, 1952, v. 30, p. 2096251.

Gordon W.L. The occurrence of *Fusarium* species in Canada. VI. Taxonomy and geographic distribution of *Fusarium* species on plants, insects and fungi // *Can. J. of Bot.*, 1959, v. 37, p. 2576290.

Hagler W.M., Towers N.R., Mirocha T.J. et al. Zearalenone: mycotoxin or mycoestrogen / In: *Fusarium* Paul E. Nelson Memorial Symposium. ó St. Paul: APS PRESS, 2003, p. 3216331.

Hall R., Sutton J.C. Relation of weather, crop, and soil variables to the prevalence, incidence, and severity of basal infections of winter wheat in Ontario // *Can. J. Plant Pathol. Rev.*, 1998, v. 20, p. 69680.

Headrick J.M., Pataky J.K. Maternal influence on the resistance of sweet corn lines to kernel infection by *Fusarium moniliforme* // *J. of Veterinary Diagnosis and Investigation*, 1991, 2, p. 2176221.

Heier T., Jain S. K., Kogel K.-H., Pons-Kühnemann J. Influence of N-fertilization and fungicide strategies on *Fusarium* head blight severity and mycotoxin content in winter wheat // *J. of Phytopath.*, 2005, v. 153, p. 5516557.

Henriksen B., Elen O. Natural *Fusarium* grain infection level in wheat, barley and oat after early application of fungicides and herbicides // *J. of Phytopath.*, 2005, v. 153, 4, p. 2146220.

Henriksen B., Langseth W., Thrane U. Annual variations in prevalence of *Fusarium* species and content of mycotoxins in cereal grains at five Norwegian locations / In Henriksen B. Doc.theses, 1999:4, Factors affecting *Fusarium* infection and mycotoxin content in cereal grains., Norway, Agricultural Univ. of Norway, As. 1999.

Hinton D.M., Bacon C.W. *Enterobacter cloacae* is an endophytic symbiont of corn // Mycopathol., 1995, v. 129, p. 1176125.

Homdork S., Fehrman H., Beck R. Effects of field application of tebuconazole on yield, yield components and the mycotoxin content of *Fusarium*-infected wheat grain // J. of Phytopath., 2000, v. 148, p. 166.

Horberg H.M. Dispersal of mycotoxin producing *Fusarium spp.* Uppsala, Sweden, Sweden University of agricultural sciences, PhD thesiss., 2001.

Inch S., Gilbert J. The prevalence of *Fusarium* species on wild grasses in southern Manitoba // Can. J. Plant Pathol., 2003b, v. 25, p. 3796383.

Inch S.A., Gilbert J. Survival of *Gibberella zeae* on *Fusarium*-damaged kernels of spring wheat // Plant Dis., 2003a, v. 87, p. 2826287.

Infantino A., Pucco N., Conca G., Santori A. First Report of *Fusarium langsethiae* on durum wheat kernels in Italy // Plant Dis., 2007, v. 91, p. 1362.

Ioos R., Belhadj A., Menez M., Faure A. The effects of fungicides on *Fusarium spp.* and *Microdochium nivale* and their associated trichothecene mycotoxins in French naturally-infected cereal grains // Crop Protection, 2005, v. 24, 10, p. 8946902.

Ivanova L., Skjerve E., Eriksen G. Citotoxicity of enniatins A, A₁, B, B₁ and B₃ from *Fusarium avenaceum* L. // Toxicon, 2006, v. 47, 8, p. 8686867.

Jenkinson P., Parry D.W. Isolation of *Fusarium* species from common broad-leaved weeds and their pathogenicity to winter wheat // Mycol. Res., 1994 , v. 98, p. 776-780.

Jenkinson P., Parry D.W. Splash dispersal of conidia of *Fusarium culmorum* and *Fusarium avenaceum* // Mycol. Res., 1994 , v. 98, p. 506-510.

Jennings P., Coates M.E., Walsh K., Turner J.A. et al. Determination of deoxynivalenol- and nivalenol-producing chemotypes of *Fusarium graminearum* isolates from wheat crops in England and Wales // Plant Pathol., 2004, v. 53, 5, p. 643-652.

Jestoi M., Paavanen-Huhtala S., Parikka P., Yli-Mattila T. *In vitro* and *in vivo* mycotoxin production of *Fusarium* species isolated from Finnish grains // Archives of Phytopath. and Plant Protection, 2008, v. 41, 8, p. 545-558.

Jochum C.C., Osborne L.E., Yuen G.Y. *Fusarium* head blight biological control with *Lysobacter enzymogenes* strain C3 // Biological Control, 2006, v. 39, p. 336-344.

Joffe A.Z. *Fusarium* species: their biology and toxicology ó New York: J. Wiley and Sons, 1986, 588 p.

Joffe A.Z., Yagen B. Intoxication produced by toxic fungi *Fusarium poae* and *F. sporotrichioides* on chicks // Toxicon., 1978, v. 16, p. 263-273.

Kachuei R., Yadegari M.H., Rezaie S., Allameh A. et al. Investigation of stored mycoflora, reporting the *Fusarium* cf. *langsethiae* in three provinces of Iran during 2007 // Annals of Microbiol., 2009, v. 59, 2, p. 383-390.

Kang Z.S., Buchenauer H. Cytology and ultrastructure of the infection of wheat spikes by *Fusarium culmorum* // J. Mycol. Res., 2000, v. 104, p. 1083-1093.

Kemp G.H.J., Pretorius Z.A., Wingfield M.J. Fusarium glume spot of wheat ó a newly recorded mite-associated disease in South Africa // Plant Dis., 1996, v. 80, p. 48651.

Keyser Z., Vismer H.F., Klaasen J.A., Snijman P.W. et al. The antifungal effect of fumonisin B₁ on Fusarium and other fungal species // S. Afr. J. Sci., 1999, v. 95, p. 4556458.

Khonga E.B., Sutton J.C. Inoculum production and survival of *Gibberella zeae* in maize and wheat residues // Can. J. Plant Pathol., 1988, v. 10, p. 2326239.

Kosiaka B., Torpa M., Skjerveb E., Andersenc B. Alternaria and Fusarium in Norwegian grains of reduced quality ó a matched pair sample study // Inter. J. of Food Microbiol., 2004, v. 93, p. 51662.

Kremer R.J., Means N.E., Kim S. Glyphosate affects soyabean root exudation and rhizosphere micro-organisms // Inter. J. of Environ. and Analytical Chem., 2005, v. 85, p. 116561174.

Krysi ska-Traczyk E., Perkowski J., Dutkiewicz J. Levels of fungi and mycotoxins in the samples of grain and grain dust collected from five various cereal crops in eastern Poland // Ann. Agric. Environ. Med., 2001, v. 14, p. 1596167.

Kwaona H., Chelkowski J. Occurrence of *Fusarium crookwellense* in Poland // Acta Mycologica, 1988, v. 24, p. 1736177.

Langseth W., Bernhoft A., Rundberget T., Kosiak B. et al. Mycotoxin production and cytotoxicity of Fusarium strains isolated from Norwegian cereals // Mycopath., 1999, v. 144, p. 1036113.

Langseth W., Elen O. Differences between barley, oats and wheat in the occurrence of deoxynivalenol and other trichothecenes in Norwegian grain // J. Phytopath., 1996, v. 144, p. 1136118.

Lauren D.R., Di Minna M.E. Fusaria and Fusarium mycotoxins in leaves and ears of maize plants. 2. A time course study made in the

Waikoto region, New Zealand, in 1997, *New Zealand // J. Crop and Horticultural Sci.*, 1999, v. 27, p. 2156223.

Lemmens M., Josephs R., Schuhmacher R., Grausgruber H. et al. Head blight (*Fusarium* spp.) on wheat: investigations on the relationship between disease symptoms and mycotoxin content // *Cereal Res. Commun.*, 1997, v. 25, 3/2, p. 4596465.

Lemmens M., Scholz U., Berthiller F., Dall'Asta C. et al. The ability to detoxify the mycotoxin deoxynivalenol colocalizes with a major quantitative trait locus for *Fusarium* head blight resistance in wheat // *Mol. Plant Microbe Interact.*, 2005, v. 18, p. 131861324.

Leonov A.N., Kononenko G.P., Soboleva N.F. Production of DON-related trichothecenes by *Fusarium graminearum* // *Mycotoxin Res.*, 1990, v. 6, p. 54660.

Leslie J.F., Summerell B.A. The *Fusarium* laboratory manual. 6 Blackwell, 2006, 388 p.

Lévesque C.A., Rahe J.E. Herbicide interactions with fungal root pathogens, with special reference to glyphosate // *Ann. Review of Phytopath.*, 1992, 30, p. 5796602.

Lévesque C.A., Rahe J.E., Eaves D.M. Effects of glyphosate on *Fusarium* spp. 6 its influence on root colonization of weeds, propagule density in the soil, and crop emergence // *Can. J. of Microbiol.*, 1987, v. 33, p. 3546360.

Liggitt J., Jenkinson P., Parry D.W. The role of saprophytic microflora in the development of *Fusarium* ear blight of winter wheat caused by *Fusarium culmorum* // *Crop Prot.*, 1997, 16, p. 6796685.

Liu W., Sundheim L., Langseth W. Trichothecene production and the relationship to vegetative compatibility groups in *Fusarium poae* // *Mycopathol.*, 1998, v. 140, p. 1056114.

Llorens A., Mateo R., Hinojo M.J., Jimenez M. Influence of environmental factors on the biosynthesis of the type B trichothecenes by

isolates of *Fusarium* spp. from Spanish crops // Int. J. Food Microbiol., 2004, v. 94, p. 43654.

Logrieco A., Bottalico A., Mule G., Moretti A. et al. Epidemiology of toxigenic fungi and their associated mycotoxins for some Mediterranean crops // Eur. J. Plant Pathol., 2003, v. 109, p. 6456667.

Lukanowski A., Lenc L., Sadowski C. First report on the occurrence of *Fusarium langsethiae* isolated from wheat kernels in Poland // Plant Dis., 2008, v. 92, p. 488.

Lukanowski A., Sadowski C. Occurrence of *Fusarium* on grain and heads of winter wheat cultivated in organic, integrated, conventional systems and monoculture // J. Appl. Genet., 2002, v. 43A, p. 69674.

Luo Y., Bleakley B. 1999. Biological control of *Fusarium* head blight (FHB) of wheat by *Bacillus* strains / In Proceedings of the 1999 National *Fusarium* Head Blight Forum, USA, 1999, p. 60.

Luz W.C. da. Biocontrol of fungal pathogens of wheat with bacteria and yeasts / In: 5th International Congress of Plant Pathol., Kyoto, Japan, 1988, p. 348.

Luz W.C. da, Stockwell C.A., Bergstrom C.A. Biological control of *Fusarium graminearum* / In book: *Fusarium* head blight of wheat and barley. 6 APS PRESS, 2003, p. 3816394.

Lynch J.M., Penn D.J. Damage to cereals caused by decaying weed residues // J. of the Sci. of Food and Agriculture, 1980, v. 31, p. 3216324.

Magan N., Hope R., Colleate A., Baxter E.S. Relationship between growth and mycotoxin production by *Fusarium* species, biocides and environment // Eur. J. of Plant Path., 2002, v. 108, p. 6856690.

Malla S., Ibrahim A.M.H., Yen Y., Berzonsky W. et al. Quantitative trait loci analysis of novel *Fusarium* head blight resistance in Tokai 66 // American J. of Agricultural and Biological Sci., 2010, v. 5, 1, p. 62669.

Manninger I. Resistance of maize to ear rot on the basis of natural infection and inoculation / In Proceeding 10th Meeting, Eucarpia, Maize, Sorghum Sec., Bulgaria, 1979, p. 181ó184.

Maragos C.M., Richard J.L. Quantitation and stability of fumonisins B1 and B2 in milk // J. of the Association of Official Analytical Chem., 1994, v. 77, 5, p. 1162ó1167.

Marasas W.F.O. Discovery and occurrence of the fumonisins: a historical perspective // Environ. Health. Perspect., 2001, v. 109, p. 239ó243.

Marasas W.F.O. Fumonisin: history, worldwide occurrence and impact / In book: Fumonisin in food. ó Plenum Press, New York, 1996, p. 1ó17.

Marasas W.F.O., Nelson P.E., Toussoun T.A. Toxigenic *Fusarium* species. Identity and mycotoxicology. ó The Pennsylvania State Univ. Press, London, 1984, 328 p.

Marín S., Sanchis V., Rull F., Ramos A.J. et al. Colonization of maize grain by *Fusarium moniliforme* and *Fusarium proliferatum* in the presence of competing fungi and their impact on fumonisin production // J. Food Prot., 1998, v. 61, p. 1489ó1496.

Markell S.G., Francl L.J. *Fusarium* head blight inoculum: species prevalence and *Gibberella zeae* spore type // Plant Dis., 2003, v. 87, p. 814ó820.

Martin R.A., Choo T.M., Campbell H., Underhill L. et al. Eastern Canada *Fusarium* head blight in barley survey, 2000ó2001 // Can. J. Plant Sci., 2003, v. 83, p. 580.

Martín S., Albareda X., Ramos A.J., Sanchis V. Impact of environment and interactions of *Fusarium verticillioides* and *Fusarium proliferatum* with *Aspergillus parasiticus* on fumonisin B1 and aflatoxins on maize grain // J. of the Sci. of Food and Agriculture, 2001, v. 81, p. 1060ó1068.

Mathis A., Forrer H.R., Gessler C. Powdery mildew pustules supporting *Fusarium culmorum* infection of wheat leaves // *Plant Dis.*, 1986, v. 70, p. 53654.

McInroy J.A., Kloepper J.W. Survey of indigenous bacterial endophytes from cotton and sweet corn // *Plant Soil.*, 1995, v. 173, p. 3376342.

McLaren D.L., Scott S.L., Turkington T.K., Wang Y. et al. Survival of *Fusarium graminearum* through the digestive tract of cattle – fact or fiction? / In Proceedings of the 3rd Canadian Workshop on Fusarium Head Blight., 2003, p. 128.

McMullen M.P., Jones R., Gallenberg D. Scab of wheat and barley: a re-emerging disease of devastating impact// *Plant Dis.*, 1997, v. 81, p. 134061348.

McMullen M.P., Stack R.W. Fusarium species associated with grassland soils // *Can. J. of Bot.*, 1983, v. 61, p. 253062538.

Mesterházy A. Breeding wheat for Fusarium head blight resistance in Europe / In book: Fusarium head blight of wheat and barley. © APS PRESS, 2003, p. 2116240.

Mesterházy A. Breeding wheat for resistance to *Fusarium graminearum* and *Fusarium culmorum* // *Plant Breeding*, 1983, v. 91, p. 2956311.

Mesterházy A. Methodology of resistance testing and breeding against Fusarium head blight in wheat and results of the selection // *Cereal Res.Communic.*, 1997, v. 25, 3/2, p. 516654.

Mesterházy A. Role of deoxynivalenol in aggressiveness of *Fusarium graminearum* and *F. culmorum* and in resistance to Fusarium head blight // *Eur. J. of Plant Pathol.*, 2002a, v. 108, 7, p. 6756684.

Mesterházy A. Theory and practice of the breeding for Fusarium head blight in wheat // *J. Appl. Genetics*, 2002, v. 43A, p. 2896302.

Mesterházy A., Bartok T., Mirocha C.G., Komoroczy R. Nature of wheat resistance to Fusarium head blight and the role of deoxynivalenol for breeding // *Plant Breeding*, 1999, 118, p. 976110.

Miedaner T. Breeding wheat and rye for resistance to Fusarium diseases // *Plant Breeding*, 1997, v. 116, p. 2016220

Miedaner T., Heinrich N., Schneider B., Oettler G. et al. Estimation of deoxynivalenol (DON) content by symptom rating and exoantigen content for resistance selection in wheat and triticale // *Euphytica*, 2004, v. 139, p. 1236132.

Miller J.D., Apsimon J.W., Blackwell B.A., Greenhalgh R. et al. Deoxynivalenol: A 25 year perspective on a trichothecene of agricultural importance / In book: *Fusarium*. Paul E. Nelson Memorial Symposium. 6 St. Paul: APS PRESS, 2001, p. 3106320.

Miller J.D. Epidemiology of Fusarium ear diseases of cereals / In book: *Mycotoxins in grain: compounds other than aflatoxin*. 6 St. Paul, Minn.: Trenholm. Eagan Press, 1994, p. 19635.

Miller J.D., Young J.C., Sampson D.R. Deoxynivalenol and Fusarium head blight resistance in spring cereals // *Phytopath. Z.*, 1985, v. 113, p. 3596367.

Mirocha Ch.J., Abbas H.K., Windels C.E., Xie W. Variation in deoxynivalenol, 15-acetyldeoxynivalenol, 3-acetyldeoxynivalenol, and zearalenone production by *Fusarium graminearum* isolates // *Appl. and Environ. Microbiol.*, 1989, v. 55, 5, p. 131561316.

Mirocha Ch.J., Xie W., Filho E.R. Chemistry and detection of Fusarium mycotoxins / In book: *Fusarium head blight of wheat and barley*. 6 APS PRESS, 2003, p. 1446164.

Mirocha Ch.J., Yu H., Evans C.K., Kolaczowski E.K. et al. Chemistry and physiology of deoxynivalenol in pathogenesis // *Cereal Res. Commun.*, 1997, 25, p. 3006313.

Mongrain D., Couture L., Dubuc J.-P., Comeau A. Occurrence of the orange wheat blossom midge [Diptera : Cecidomyiidae] in Québec and its incidence on wheat grain microflora // *Phytoprotection*, 1997, v. 78, p. 17622.

Moss M. O., Thrane U. Fusarium taxonomy with relation to trichothecene formation // *Toxicology Letters*, 2004, v. 153, 1, p. 23628.

Mukhopadhyay K., Garrison N.K., Hinton D.M., Bacon C.W. et al. Identification and characterization of bacterial endophytes of rice // *Mycopathol.*, 1996, v. 134, p. 1516159.

Munkvold G.P. Epidemiology of Fusarium diseases and their mycotoxins in maize ears // *Eur. J. Plant Pathol.*, 2003, v. 109, p. 7056713.

Munkvold G.P., Desjardins A.E. Fumonisin in maize. Can we reduce their occurrence? // *Plant Dis.*, 1997, v. 81, p. 5566564.

Munkvold G.P., McGee D.C., Carlton W.M. Importance of different pathways for maize kernel infection by *Fusarium moniliforme* // *Phytopath.*, 1997, v. 87, p. 2096217.

Muthomi J.W., Mutitu E.W. Occurrence of mycotoxin producing Fusarium species and other fungi on wheat kernels harvested in selected districts of Kenya / In African Crop Sci. Conference Proceedings, 2003, v. 6, p. 2906294.

Muthomi J.W., Oerke E.-C., Dehne H.-W., Mutitu E.W. Susceptibility of kenyan wheat varieties to head blight, fungal invasion and deoxynivalenol accumulation inoculated with *Fusarium graminearum* // *J. of Phytopath.*, 2002, v. 150, 1, p. 30636.

Nagy R., Hornok L. Electrophoretic kariotype differences between two subspecies of *Fusarium acuminatum* // *Mycologia*, 1994. v. 83, p. 2036208.

Naik D.M., Busch L.V. Stimulation of *Fusarium graminearum* by maize pollen // *Can. J. Bot.*, 1978, v. 56, p. 1113-1117.

Nelson P.E., Desjardins A.E., Shackelford D.D., Plattner R.D. Fumonisin B1 production by *Fusarium* species other than *F. moniliforme* in section *Liseola* and by some related species // *Appl. and Environ. Microbiol.*, 1992, v. 58, p. 984-989.

Nelson P.E., Toussoun T.A., Marasas W.F.O. *Fusarium* species: An Illustrated Manual for Identifications. 6 The Pennsylvania State University Press, 1983, 193 p.

Nicholson P., Chandler E., Draeger R.C., Gosman N.E. et al. Molecular tools to study epidemiology and toxicology of *Fusarium* head blight of cereals // *Eur. J. Plant Pathol.*, 2003, 109, p. 691-703.

Nicolaisen M., Justesen A.F., Thrane U., Skouboe P. et al. An oligonucleotide microarray for the identification of differentiation of trichothecene producing and non-producing *Fusarium* species occurring on cereal grain // *J. of Microbiol. Methods*, 2009, v. 62, p. 57-69.

Niessen L., Vogel R.F. Group specific PCR-detection of potential trichothecene producing *Fusarium* species in pure cultures and cereal samples // *System. Appl. Microbiol.*, 1998, v. 21, p. 618-631

Nkongolo K. K., Dostaler D., Couture L. Effect of betaine, choline and anther extracts from wheat on the growth of *Fusarium graminearum* // *Can. J. Plant Pathol.*, 1993, v. 15, p. 81-84.

Obst A., Günther B., Beck R., Lepschy J. et al. Weather conditions conducive to *Gibberella zeae* and *Fusarium graminearum* head blight of wheat // *J. of Appl. Genetics*, 2002, v. 43A, p. 185-192.

Oldenburg E., Weinert J., Wolf G.A. Effects of strobilurin containing fungicides on the deoxynivalenol content in winter wheat // *Mycotoxin Res.*, 2001, v. 17, 1, p. 10-14.

Ooka J.J., Kommedahl T. Wind and rain dispersal of *Fusarium moniliforme* in corn fields // *Phytopath.*, 1977, v. 67, p. 1023-1026.

Orsi R.B., Correa B., Possi C.R., Schammas E.A. et al. Mycoflora and occurrence of fumonisins in freshly harvested and stored hybrid maize // *J. Stored Prod. Res.*, 2000, 36, p. 75687.

Osborne L., Jin Y., Roselen F., Hannoun M.J. FHB inoculum distribution on wheat plants within the canopy / In 2002 National Fusarium Head Blight Forum Proceedings, USA, 2002, p. 175.

Parry D.W., Jenkins P., McLeod L. Fusarium ear blight (scab) in small grain cereals ó a review // *Plant Pathol.*, 1995, v. 44, p. 2076238.

Paulitz T. Diurnal release of ascospores by *Gibberella zeae* in inoculated wheat plots // *Plant Dis.*, 1996, v. 80, p. 6746678.

Pearce R.B., Strange R.N., Smith H. Glycinebetaine and choline in wheat-distribution and relation to infection by *Fusarium graminearum* // *Phytochem.*, 1976, v. 15, p. 9536954.

Pereyra S.A., Dill-Macky R., Sims A.L. Survival and inoculum potential of *Fusarium graminearum* in wheat residues / In Proceedings of the U.S. Wheat and Barley Scab Initiative Annual Forum, 1999, p. 96699.

Perkowski J., Kiecana I., Kaczmarek Z. Natural occurrence and distribution of Fusarium toxins in contaminated barley cultivars // *Eur. J. Plant Pathol.*, 2003, v. 109, p. 3316339.

Perondi N.L., da Luz W.C., Thomas R. Controle microbiológico da giberela do trigo // *Fitopatol. Brasileira*, 1996, v. 21, p. 2436249.

Pestka J.J., Smolinski A.T. Deoxynivalenol: toxicology and potential effects on humans // *J. Toxicol. Environ. Health. B Crit. Rev.*, 2005, v. 8, p. 39669.

Petterson H. Nivalenol production by *Fusarium poae* // *Mycotoxin Res.*, 1991, v. 7A, 1, p. 26630.

Petterson H., Olvang H. Trichothecene production by *Fusarium poae* and its ecology // *Sydowia, Special Issue*, 1997, p. 217618.

Polley R.W., Turner J.A., Cockerell V., Robb J. et al. Survey of Fusarium species infection winter wheat in England, Wales and Scotland,

1989-1990. Home Grown Cer. Auth. Proj. ó London, Authority Publ., 1991, Rep. 39, 100 p.

Powell J.R., Swanton C.J. A critique of studies evaluating glyphosate effects on diseases associated with *Fusarium* spp. // *Weed Res.*, 2008, v. 48, 4, p. 297-388.

Proctor R.H., Desjardins A.E., McCornick S.P., Plattner R.D. et al. Genetic analysis of the role of trichothecene and fumanisin mycotoxins in the virulence of *Fusarium* // *Eur. J. of Plant Pathol.*, 2002, v. 108, 7, p. 691-698.

Reid L.M., Nicol R.W., Ouellet T., Savard M. et al. Interaction of *Fusarium graminearum* and *F. moniliforme* in maize ears: disease progress, fungal biomass, and mycotoxin accumulation // *Phytopath.*, 1999, v. 89, p. 1028-1037.

Reid L.M., Woldemariam T., Zhu X., Stewart D.W. et al. Effect of inoculation time and point of entry on disease severity in *Fusarium graminearum*, *Fusarium verticillioides*, or *Fusarium subglutinans* inoculated maize ears // *Can. J. Plant Pathol.*, 2002, v. 24, p. 162-167.

Ribalkin P.N., Bessalova L.A., Kolesnikov F.A., Ablova I.B. et al. Breeding winter wheat for resistance to *Fusarium* head scab at the Krasnodar Research Institute of Agriculture / In Proceedings of the international symposium on wheat improvement for scab resistance, China, 2000, p. 167-172.

Sanogo S., Yang X.B., Scherm H. Effects of herbicides on *Fusarium solani* f. sp. *glycines* and development of sudden death syndrome in glyphosate-tolerant soybean // *Phytopath.*, 2000, v. 90, p. 57-66.

Saunders M., Kohn L.M. Host-Synthesized Secondary Compounds Influence the In Vitro Interactions between Fungal Endophytes of Maize // *Appl. and Environ. Microbiol.*, 2008, v. 74, 1, p. 136-142.

Schaafsma A.W., Hooker D.C., Baute T.S., Tamburic-Illinic L.
Effect of *Bt* corn hybrids on deoxynivalenol content in grain at harvest //
Plant Dis., 2002, 86, p. 1123-1126.

Schisler D.A., Khan N.I., Boehm M.J., Slinger P.J. Greenhouse and
field evaluation of biological control of *Fusarium* head blight on durum
wheat // Plant Dis., 2002, v. 86, p. 1350-1356.

Schroeder H.W., Christensen J.J. Factor affecting resistance of
wheat to scab caused by *Gibberella zeae* // Phytopath., 1963, v. 53, p.
831-838.

Schwarz P.B. Impact of *Fusarium* head blight on malting and
brewing quality of barley / In book: *Fusarium Head Blight of Wheat and
Barley*. © APS PRESS, 2003, p. 395-419.

Scott P.M., Lawrence G.A. Liquid chromatographic determination
and stability of the *Fusarium* mycotoxin moniliformin in cereal grains // J
Agric Food Chem., 1987, v. 70, p. 850-853.

Scott P.M., Lawrence G.A. Stability and problems in recovery of
fumonisins added to corn-based foods // J. AOAC., 1994, v. 77, p. 541-
545.

Shephard G.S., Thiel P.G., Stockenstrom S., Sydenham E.W.
Worldwide survey of fumonisin contamination of corn and corn-based
products // J. AOAC Int., 1996, v. 79, p. 671-687.

Siegel M.R., Johnson M.C., Varney D.R., Nesmith W.C. et al. A
fungal endophyte in tall fescue: incidence and dissemination //
Phytopath., 1984, v. 74, p. 932-937.

Silva V.N. da, Fernandes F.M., Cortez A., Ribeiro D.H. et al.
Characterization and genetic variability of *Fusarium verticillioides* strains
isolated from corn and sorghum in Brazil based on fumonisins
production, microsatellites, mating type locus, and mating crosses // Can.
J. Microbiol., 2006, v. 52, 8, p. 798-804.

- Simpson D. R., Weston G. E., Turner J. A., Jennings P. et al.*
Differential control of head blight pathogens of wheat by fungicides and consequences for mycotoxin contamination of grain // *Eur. J. Plant Pathol.*, 2001, v. 107, p. 421-431.
- Sinha R.C., Savard M.E.* Concentration of deoxynivalenol in single kernels and various tissues of wheat heads // *Can. J. Plant Pathol.*, 1997, v. 19, p. 8-12.
- Štěpán V., Chrpová J., Veškrna O., Bobková L.* The impact of cultivar resistance and fungicide treatment on mycotoxin content in grain and yield losses caused by *Fusarium* head blight in wheat // *Czech J. of Genetics and Plant Breeding*, 2010, v. 46, p. 21-26.
- Smith J.S., Thakur R.A.* Occurrence and fate of fumonisins in beef. // *Adv. in Exp. Med. Biol.*, 1996, v. 392, p. 39-55
- Snijders C.H.A.* The inheritance of resistance to head blight caused by *Fusarium culmorum* in winter wheat // *Euphytica*, 1990, v. 50, p. 9-17.
- Snijders C.H.A., Krechting C.F.* Inhibition of deoxynivalenol translocation and fungal colonization in *Fusarium* head blight resistant wheat // *Can J. Botany.*, 1992, v. 70, p. 1570-1576.
- Snijders C.H.A., Perkowski J.* Effect of head blight caused by *Fusarium culmorum* on toxin content and wheat kernels // *Phytopath.*, 1990, v. 80, p. 566-570.
- Snyder W.C., Hansen H.N.* The species concept in *Fusarium* // *Amer. J. Bot.*, 1940, v. 27, p. 64-67.
- Sobrova P., Adam V., Vasatkova A., Beklova M. et al.*
Deoxynivalenol and its toxicity // *Interdiscr. Toxicol.*, 2010, v. 3, 3, p. 94-99.
- Šobárová A., Štiková S., Šťedrova V.* Diversity of the *Fusarium* species associated with head and seedling blight on wheat in Slovakia // *Biologia*, 2008, v. 63, 3, p. 332-337.

Stack R.W. A comparison of the inoculum potential of ascospores and conidia of *Gibberella zeae* // Can. J. Plant Pathol., 1989, v. 11, p. 1376142.

Stack R.W. Common root rot of hard red spring wheat // Biol. and Cultural Tests for Control of Plant Dis., 1986, v. 2, p. 40.

Stack R.W. History of Fusarium head blight with emphasis on North America / In book: Fusarium head blight of wheat and barley. ó APS PRESS, 2003, p. 1634.

Stack R.W., Frogberg R.C., Casper H. Reaction of spring wheats incorporating Sumai#3 ó derived resistance to inoculation with seven Fusarium species // Cereal Res. Commun., 1997, v. 25, 3/2, p. 667671.

Stakheev A.A., Ryazantsev D.Yu., Gagkaeva T.Yu., Zavriev S.K. PCR detection of Fusarium fungi with similar profiles of the produced mycotoxins // Food Control., 2011, v. 22, p. 4626468.

Steffenson B.J. Fusarium head blight of barley: impact, epidemics, management, and strategies for identifying and utilizing genetic resistance / In book: Fusarium head blight of wheat and barley. ó APS PRESS, 2003, p. 2416295.

Stepien L., Popiel D., Koczyk G., Cehlakowsky J. Wheat-infecting Fusarium species in Poland ó their chemotypes and frequencies revealed by PCR assay // J. of Appl. Genetics, 2008, v. 49, p. 4336441.

Stockwell C.A., Bergstrom G.C., da Luz W.C. Identification of bioprotectants for control of *Gibberella zeae* / In Proceedings of the 2000 National Fusarium Head Blight Forum, USA, 2000, p. 1146117.

Stockwell C.A., Luz W.C., Bergstrom G.C. Biocontrol of wheat scab with microbial antagonists // Phytopath., 1997, v. 87, p. 94.

Strange R.M, Smith H. A fungal growth stimulant in anthers which predisposes wheat to attack by *Fusarium graminearum* // Physiol. Plant Pathol., 1971, 1, p. 1416150.

Strange R.N., Smith H. Effects of choline, betaine and wheat-germ extract on growth of cereal pathogens // *Trans. Br. Mycol. Soc.*, 1978, v. 70, p. 193-199.

Sturz A.V., Johnston H.W. Characterization of *Fusarium* colonization of spring barley and wheat produced on stubble or fallow soil // *Can. J. Plant Pathol.*, 1985, v. 7, p. 270-276.

Sugiura Y., Fukasaku K., Tanaka T., Matsui Y. et al. *Fusarium poae* and *Fusarium crookwellense*, fungi responsible for the natural occurrence of nivalenol in Hokkaido // *Appl. Environ. Microbiol.*, 1993, v. 59, 10, p. 3334-3338.

Sutton J.C. Epidemiology of wheat head blight and maize ear rot caused by *Fusarium graminearum* // *Can. J. of Plant Pathol.*, 1982, v. 4, p. 195-209.

Takeda K., Heta H. Establishing the testing method and a search for the resistant varieties to *Fusarium* head blight in barley (English summary) // *Japan. J. Breed.*, 1989, v. 39, p. 203-216.

Tekauz A., Fetch J.M., Rossnagel B.G., Savard M.E. Progress in assessing the impact of *Fusarium* head blight on oat in western Canada and screening of *Avena* germplasm for resistance // *Cereal Res. Comm.*, 2008, v. 36B, 8, p. 49-56.

Tekauz A., McCallum B., Ames N., Fetch J.M. *Fusarium* head blight of oat - current status in western Canada // *Can. J. Plant Pathol.*, 2004, v. 26, p. 473-479.

Tekauz A., McCallum B., Gilbert J. *Fusarium* head blight of barley in western Canada // *Can. Plant Pathol.*, 2000, v. 22, p. 9-16.

Thiel P.G., Marasas W.F.O., Sydenham E.W., Shephard G.S. et al. The implications of naturally occurring levels of fumonisins in corn for human and animal health // *Mycopath.*, 1992, v. 117, p. 3-9.

Thrane U. Developments in the taxonomy of *Fusarium* specie based on secondary metabolites / In book: *Fusarium*. Paul E. Nelson Memorial Symposium. ó St. Paul: APS PRESS, 2001, p. 29649.

Thrane U., Adler A., Clasen P. E., Galvano F. et al. Diversity in metabolite production by *Fusarium langsethiae*, *Fusarium poae*, and *Fusarium sporotrichioides* // Intern. J. Food Microbiol., 2004, v. 95, p. 2576266.

Torp M., Langseth W. Production of T-2 toxin by a *Fusarium* resembling *Fusarium poae* // Mycopath., 1999, v. 147, p. 89696.

Torp M., Nirenberg H.I. *Fusarium langsethiae* sp. nov. on cereals in Europe // Intern. J. Food Microbiol., 2004, v. 95, p. 2476256.

Trusal L.R. Stability of T-2 mycotoxin in aqueous media // Appl. Environ. Microbiol., 1985, v. 50, 5, p. 131161312.

Ueno Y. Ceneral toxicity / In book: *Trichothecenes: chemical, biological and toxicological aspects*. ó Amsterdam, 1983, p. 1356146.

Van Cauwenberge J.E., Schisler D.A., Cooper B., Smith K.P. Greenhouse and field demonstration of microbial suppression of *Fusarium* head blight in barley / In Proceedings of the 2008 North American Barley Researchers Workshop, 2009, p. 36.

Velluti A., Marin S., Bettucci L., Ramos A.J. et al. The effect of fungal competition of maize grain by *Fusarium moniliforme*, *F. proliferatum* and *F. graminearum* and on fumonisin B₁ and zearalenone formation // Int. J. Food Microbiol., 2000, v. 59, p. 59666.

Vesonder R.F., Peterson R.E., Plattner R., Weisleder D. Fumonisin B₁ isolation from corn culture, and purification by high performance liquid chromatography // Mycotoxin Res., 1990, v. 6, p. 85688.

Vigier B., Reid L.M., Seifert K.A. Distribution and prediction of *Fusarium* species associated with maize ear rot in Ontario // Can. J. of Plant Pathol., 1997, v. 19, p. 60665.

Visconti A., Doko M.B. Survey of fumonisin production by *Fusarium* isolated from cereals in Europe // J. AOAC Int., 1994, v. 77, p. 5466550.

Visconti A., Solfrizzo M., Doko M., Boenke A. et al. Stability of fumonisins at different storage periods and temperatures in gamma-irradiated maize // Food Addit. Contam., 1996, v. 13, p. 9296938.

Vogelgsang S., Sulyok M., Banziger I., Krska R. et al. Effect of fungal strain and cereal substrate on in vitro mycotoxin production by *Fusarium poae* and *Fusarium avenaceum* // Food Additives Contaminants, 2008, v. 25, p. 7456757.

Waalwijk C., Kastelein P., de Vries I., Kerenyi Z. et al. Major changes in *Fusarium* spp. in wheat in the Netherlands // Eur. J. Plant Pathol., 2003, v. 109, p. 7436754.

Ward T.J., Clear R.M., Rooney A.P., O'Donnell K. et al. An adaptive evolutionary shift in *Fusarium* head blight pathogen populations is driving the rapid spread of more toxigenic *Fusarium graminearum* in North America // Fungal Genetics and Biology, 2008, v. 45, p. 4736484.

WHO Evaluation of certain mycotoxins in food. /Fifty-sixth report of the Joint FAO/WHO Expert Committee on Food Additives. WHO Technical Report, Series 906, World Health Organisation, Geneva, 2002.

Wiewióra B. Long-time storage effect on the seed health of spring barley grains // Plant Breeding and Seed Sci., 2009, v. 59, p. 3612.

Wilke A.L., Bronson C.R., Tomas A., Munkvold G.P. Seed transmission of *Fusarium verticillioides* in maize plants grown under three different temperature regimes // Plant Dis., 2007, v. 91, p. 110961115.

Wilson A., Simpson D., Chandler E., Jennings P. et al. Development of PCR assays for the detection and differentiation of *Fusarium sporotrichioides* and *Fusarium langsethiae* // FEMS Microbiol. Lett., 2004, v. 233, p. 69676.

Winder R.S. The influence of substrate and temperature on the sporulation of *Fusarium avenaceum* and its virulence on marsh reed grass // *Mycol. Res.*, 1999, v. 103, p. 1145-1151.

Wollenweber H.W., Reinking O.A. Die Fusarium, ihre Beschreibung, Schadwirkung und Bekämpfung. ó Berlin: Paul Parey, 1935, 355 p.

Xi K., Turkington T.K., Chen M.H. Systemic stem infection by *Fusarium* species in barley and wheat // *Can. J. of Plant Pathol.*, 2008, v. 30, 4, p. 588-594.

Xu X., Nicholson P., Ritieni A. Effects of fungal interactions among *Fusarium* head blight pathogens on disease development and mycotoxin accumulation // *Inter. J. of Food Microbiol.*, 2007, v. 119, 1-2, p. 67-71.

Xu X.M., Parry D.W., Nicholson P., Thomsett M.A. et al. Predominance and association of pathogenic fungi causing *Fusarium* ear blight in wheat in four European countries // *Eur. J. Plant Pathol.*, 2005, v. 112, p. 143-154.

Xu Y., Fang Z. Method of testing the resistance of wheat cultivars to the scab and the differentiation of the virulence of the causal organism // *Acta Phytopath. Sinica.*, 1982, v. 12, p. 53-57.

Yang Z.P., Gilbert J., Fedak G., Somers D.J. Genetic characterization of QTL associated with resistance to *Fusarium* head blight in a doubledhaploid spring wheat population // *Genome*, 2005, v. 48, p. 187-196.

Yli-Mattila T., Gagkaeva T. Molecular chemotyping of *Fusarium graminearum*, *F. culmorum*, and *F. cerealis* isolates from Finland and Russia / In book: *Molecular identification of fungi*. ó Springer Berlin Heidelberg, 2010, p. 159-177.

Yli-Mattila T., Gagkaeva T., Ward T.J., Aoki T. et al. A novel Asian clade within the *Fusarium graminearum* species complex includes

a newly discovered cereal head blight pathogen from the Far East of Russia // *Mycologia*, 2009, v. 101, p. 8416852.

Yli-Mattila T., Paavanen-Huhtala S., Parikka P., Konstantinova P. et al. Occurrence of *Fusarium* fungi and their toxins in Finnish cereals in 1998 and 2000 // *J. Appl. Genetic.*, 2002, v. 43A, p. 2076214.

Yli-Mattila T., Paavanen-Huhtala S., Jestoi M., Parikka P. et al. Real-time PCR detection and quantification of *Fusarium poae*, *F. graminearum*, *F. sporotrichioides* and *F. langsethiae* as compared to mycotoxin production in grains in Finland and Russia // *Archives of Phytopath. and Plant Protection*, 2008, v. 41, 4, p. 2436260.

Yli-Mattila T., Paavanen-Huhtala S., Parikka P., Konstantinova P. et al. Molecular and morphological diversity of *Fusarium* fungi in Finnish and north-western Russia // *Eur. J. Plant Pathol.*, 2004, v. 110, p. 5736585.

Yli-Mattila T., Paavanen-Huhtala S., Jestoi M., Parikka P. et al. real-time PCR detection and quantification of *Fusarium poae*, *F. graminearum*, *F. sporotrichioides* and *F. langsethiae* as compared to mycotoxin production in grains in Finland and Russia // *Archives of Phytopath. and Plant Protection*, 2008, v. 41, 4, p. 2436260.

Yli-Mattila T., Ward T.J., O'Donnel K., Proctor R.H. et al. *Fusarium sibiricum* sp. nov. a novel type A trichotecene producing *Fusarium* from northern Asia closely related to *F. sporotrichoides* and *F. langsethiae* // *Inter. J. of Food Microbiol.*, 2011, v. 147, 1, p. 58668.

Young J.C., Fulcher R. G., Hayhoe J. H., Scott P.M. et al. Effect of milling and baking on deoxynivalenol (vomitoxin) content of eastern Canadian wheats // *J. Agric. Food Chem.*, 1984, v. 32, p. 6596664.

Zhou X., Chao M., Liang X. Screening and testing of barley varieties for scab resistance (English summary) // *Acta Phytophylacica Sin.*, 1991, v. 18, p. 2616264.