Шестеперов А. А.

ЭПИФИТОТИОЛОГИЯ НЕМАТОДНЫХ БОЛЕЗНЕЙ РАСТЕНИЙ

Москва
2021

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

Всероссийский научно-исследовательский институт
фундаментальной и прикладной паразитологии животных
и растений – филиал Федерального государственного бюджетного
научного учреждения «Федеральный научный центр –
Всероссийский научно-исследовательский институт
экспериментальной ветеринарии имени К. И. Скрябина
и Я. Р. Коваленко Российской академии наук»

А. А. Шестеперов

ЭПИФИТОТИОЛОГИЯ НЕМАТОДНЫХ БОЛЕЗНЕЙ РАСТЕНИЙ

Москва
2021

УДК 631+632.65

ББК 44.7

Ш 516

Рецензенты:

Зейналов А.С., доктор биологических наук,
заведующий лабораторией энтомологии ФГБНУ ФНЦ Садоводства РАН

Шубадеров В.Я., кандидат ветеринарных наук,
ученый секретарь ВНИИП – филиал ФГБНУ ФНЦ ВИЭВ РАН

Перевертин К.А., доктор биологических наук,
ведущий научный сотрудник лаборатории фитопаразитологии
ФГБУН ИПЭЭ РАН

Кулинич О.А., доктор биологических наук,
начальник отдела лесного карантина ФГБУ «ВНИИКР»

Шестеперов, А. А.

Ш 516

Эпифитотииология нематодных болезней растений : монография /
под редакцией М. В. Арисова, Е. Н. Индюховой. – М. : ВНИИП – филиал
ФГБНУ ФНЦ ВИЭВ РАН; Издательский Дом «Наука», 2021. – 446 с.

DOI: <https://doi.org/10.31016/978-5-6046256-6-8.2021.446>

Монография публикуется в авторской редакции.

ISBN 978-5-6046256-6-8

Книга предназначена для специалистов по защите и карантину растений, она представляет интерес для студентов, магистров и аспирантов вузов агрономических и биологических специальностей, для организаторов (руководителей) государственных служб по защите и карантину растений, экологии.

УДК 631+632.65

ББК 44,7

© Шестеперов А. А. [Текст], 2021

© ВНИИП – филиал ФГБНУ ФНЦ ВИЭВ РАН, 2021

© ИД «Наука» [Оформление], 2021

ISBN 978-5-6046256-6-8

RUSSIAN ACADEMY OF SCIENCES
All-Russian Scientific Research Institute for Fundamental
and Applied Parasitology of Animals and Plant –
a branch of the Federal State Budget Scientific Institution
“Federal Scientific Centre VIEV”

A. A. Shesteporov

EPIPHYTOTIOLOGY OF NEMATODE DISEASES OF PLANTS

Moscow
2021

UDC 631+632.65

BBK 44.7

Sh 516

Reviewers:

Zeynalov A. S., Doctor of Biological Sciences,
Head of the Entomology Laboratory of the FSBSO ARHCBAN

Shubaderov V. Ya., Candidate of Veterinary Sciences,
Scientific Secretary of the VNIIP – FSC VIEV

Perevertin K. A., Doctor of Biological Sciences,
Leading researcher at the Laboratory of Phytoparasitology of the IEE RAS

Kulinich O. A., Doctor of Biological Sciences,
Head of the Forest Quarantine Department of the FGBU “VNIIKR”

Sh 516
Shesteporov, A. A.

Epiphytology of nematode diseases of plants : monograph / edited
by M. V. Arisov, E. N. Induyhova. – M. : VNIIP – FSC VIEV; Publishing House
Nauka (Science), 2021. – 446 p.

DOI: <https://doi.org/10.31016/978-5-6046256-6-8.2021.446>

The monograph is published in the author's edition.

ISBN 978-5-6046256-6-8

The book is intended for plant protection and quarantine specialists, it is of interest for students, graduates and postgraduates of agronomic and biological specialties, for organizers (managers) of state services on plant protection and quarantine, ecology.

UDK 631+632.65
BBK 44.7

ISBN 978-5-6046256-6-8

© Shesteporov A. A. [Text], 2021

© VNIIP – FSC VIEV, 2021

© Publishing House Nauka (Science) [Design], 2021

АННОТАЦИЯ

Монография представляет собой современное теоретическое и практическое обобщение об эпифитотиологии нематодозов растений. Изучение нематодных болезней растений и разработка интегрированных систем защиты сельскохозяйственных культур от них представляют собой одно из приоритетных направлений в фитопаразитологии и эпифитотиологии. Фитопаразитические нематоды признаны одной из самых больших угроз для растениеводства. Ежегодные потери урожая от фитогельминтов составляют от 78 до 128 млрд долларов США. Поэтому в нематологии особое значение приобретает комплексный системный подход к мониторингу, диагностике и защитным мероприятиям, опирающийся на научно обоснованные управленческие решения, предусматривающие целенаправленное использование тех или иных дополняющих друг друга методов и приемов в сочетании с диагностической оценкой их эффективности, вместо использования односторонних «простых» и «эффективных» мероприятий.

Цель монографии – использование в фитогельминтологии эпифитотологической концепции, которая базируется на анализе эпифитотического процесса при разных нематодных болезнях растений и разработанной в эпифитотиологии методологии. В работе представлены эпифитотологические и системно-паразитологические подходы к анализу многообразных проявлений нематодных болезней растений и решению проблем защиты сельскохозяйственных культур от возбудителей фитогельминтозов. В общей части представлены теоретические основы эпифитотического процесса при нематодных болезнях растений: источник инвазии, механизм сохранения и передачи, восприимчивые растения, роль локализации фитогельминтов в эпифитотологической классификации фитогельминтозов. Приведены отличительные и принципиальные особенности эпифитотического процесса при разных фитогельминтозах в отличие от эпифитотиологии инфекционных болезней. Дана характеристика эпифитотических очагов в биоценозах и агробиоценозах.

На основе данной концепции рассмотрены закономерности эволюции эпифитосистем, обоснована структура мониторинга фитогельминтозов, представлены эпифитотиологические основы защиты сельскохозяйственных культур от нематодных болезней растений. Большое место в книге отведено вопросам карантина, профилактики и проведения противозпифитотических мероприятий. Подробно описаны схемы обследований очагов фитогельминтозов, которые позволяют разработать основы защиты разных сельскохозяйственных культур от фитопаразитических нематод, что демонстрируется на конкретных примерах по локализации и ликвидации очагов особо опасных фитогельминтозов. На основе эпифитотиологического подхода усовершенствованы научные основы защиты сельскохозяйственных культур от нематодных болезней в целом, а также отдельных методов экологически безопасных противонематодных мероприятий, с целью получения высоких урожаев и экологически безопасной продукции.

Книга предназначена для специалистов по защите и карантину растений, она представляет интерес для студентов, магистров и аспирантов вузов агрономических и биологических специальностей, для организаторов (руководителей) государственных служб по защите и карантину растений, экологии.

ABSTRACT

The monograph is a modern theoretical and practical generalization about the epiphytology of plant nematodosis. The study of nematode plant diseases and the development of integrated crop protection systems against them are one of the priorities in phytoparasitology and epiphytology. Phytoparasitic nematodes are recognized as one of the biggest threats to crop production. Annual yield losses from phytohelminths range from 78 to 128 billion US dollars. Therefore, in nematology, a comprehensive systematic approach to monitoring, diagnosis and protective measures is of particular importance, based on scientifically grounded management decisions that provide for the targeted use of certain complementary methods and techniques in combination with a diagnostic assessment of their effectiveness, rather than the use of one-sided "simple" and "effective" interventions.

The purpose of the monograph is the use in phytohelminthology of the epiphytological concept, which is based on the analysis of the epiphytotic process in various nematode diseases of plants and the methodology developed in epiphytology. The epiphytological and systemic parasitological approaches to the analysis of diverse manifestations of nematode diseases of plants and to the solution of problems of agricultural crops protection against nematode diseases pathogens are presented in the work. The general part presents the theoretical basis of the epiphytotic process in nematode diseases of plants: source of invasion, mechanism of persistence and transmission, receptive plants, role of phytohelminth localization in epiphytological classification of nematode diseases. The distinctive and principal features of the epiphytotic process in different nematode diseases in contrast to the epiphytology of infectious diseases are given. Epiphytotic foci in biocenoses and agrobiocenoses are characterized.

On the basis of this concept the regularities of epiphytosystem evolution are considered, the structure of nematode diseases monitoring is substantiated, epiphytological basis of agricultural crops protection against nematode plant

diseases is presented. A large place in the book is given to the issues of quarantine, prevention and anti-epiphytotic measures. The schemes of nematode diseases foci examination are described in detail, which allows developing the basics of protecting different agricultural crops from phytoparasitic nematodes, as demonstrated by examples of localization and eradication of foci of especially dangerous nematode diseases. On the basis of epiphytological approach the scientific bases of agricultural crops protection against nematode diseases in general as well as some methods of ecologically safe antinematode measures have been improved to obtain high yields and ecologically safe products.

The book is intended for plant protection and quarantine specialists, it is of interest for students, graduates and postgraduates of agronomic and biological specialties, for organizers (managers) of state services on plant protection and quarantine, ecology.

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	13
Список сокращений и условных обозначений	17
1. Эпидемиологические, эпифитотиологические концепции в фитогельминтологии	19
2. Эпифитотический процесс при фитогельминтозах	30
3. Источник возбудителя фитогельминтозов	36
4. Значение локализации фитогельминтов в эпифитотическом процессе при фитогельминтозах	42
5. Характеристика типов механизма сохранения и передачи возбудителей фитогельминтозов	55
6. Особенности механизмов сохранения и передачи возбудителей фитогельминтозов	71
7. Эпифитотиологическая классификация фитогельминтозов	84
8. Восприимчивость растения-хозяина – третье звено эпифитотического процесса при фитогельминтозах	90
8.1. Многообразие взаимодействий возбудителя инвазии и растений	91
8.2. Восприимчивость растений-хозяев фитогельминтов	101
9. Эволюция эпифитотического процесса при фитогельминтозах	104
9.1. Эволюционные экологические тактики возбудителей	104
9.2. Интеграция паразитосистем «РХ=ФГ» с травоядными животными	119
9.3. Переход паразитосистем в эпифитосистемы ФГЗ	130
9.4. Эволюция эпифитосистем ангвинозов	137
9.5. Роль человека в эволюции эпифитосистем ФГЗ	148
9.6. Эпифитотический процесс при дитиленхозах	153

10. Эпифитотические очаги фитогельминтозов в биоценозах и агробиоценозах	166
10.1. Характеристика и структура очагов фитогельминтозов	166
10.2. Формы проявления эпифитотического процесса в экосистемах	170
10.3. Антропоургический и адвективный эпифитотические очаги ФГЗ	175
10.4. Классификация фитогельминтозов в зависимости от природной очаговости	183
10.5. Компоненты эпифитотических очагов	192
11. Пластичность эпифитотического процесса при фитогельминтозах и факторы, его обуславливающие	202
11.1. Своеобразие эпифитотического процесса при фитогельминтозах	202
11.2. Основные движущие силы эпифитотического процесса	203
11.3. Вторичные движущие силы эпифитотического процесса при фитогельминтозах	205
12. Моделирование эпифитотического процесса при глободерозе картофеля в монокультуре	221
13. Мониторинг фитосанитарного состояния агроэкосистем в защите растений от фитогельминтозов	232
13.1. Фитосанитарный мониторинг	232
13.2. Объекты мониторинга	237
13.3. Фитогельминтологический мониторинг в России	249
13.4. Средства и методы диагностики фитогельминтозов	256
13.5. Визуальные, аэровизуальные, дистанционные методы диагностики ФГЗ	262
13.6. Картографирование распространенности фитогельминтозов	276
13.7. Эпифитотиологическое обследование одиночных очагов фитогельминтозов	284
13.8. Эпифитотиологическое обследование многочисленных очагов ФГЗ	293
13.9. Полная схема ретроспективного эпифитотиологического анализа при фитогельминтозах	302
13.10. Оценка фитосанитарного риска возможного проникновения и распространения возбудителей нематодных карантинных болезней в РФ	305

14. Эпифитотиологические основы защиты сельскохозяйственных культур от фитогельминтозов	315
14.1. Управление эпифитотическим процессом при фитогельминтозах в агроэкосистемах	315
14.2. Стратегия и тактика управления ЭП при ФГЗ растений, размножающихся семенами	328
14.3. Карантинно-профилактические мероприятия – экономически выгодные в защите растений от фитогельминтов в защищенном грунте	332
14.4. Агрофитоценотический метод борьбы с фитогельминтами	338
14.5. Биологические средства защиты растений	352
14.6. Физические методы борьбы с фитогельминтами	355
14.7. Эпифитотиологическая целесообразность применения нематодицидов	358
15. Эпифитотиологический подход в разработке и организации проведения систем мероприятий по локализации и ликвидации очагов ЗКН	362
15.1. Первый опыт в организации проведения мероприятий по борьбе с очагами ЗКН в Калужской области	362
15.2. Успешный опыт ликвидации и ограничения площади очагов ЗКН во Владимирской области	369
16. Эпифитотиологические основы защиты картофеля от дитиленхоза в фермерских и личных подсобных хозяйствах (для Смоленской области)	394
Послесловие	411
Приложения	413
Приложение А	414
Приложение Б	418
Список использованной литературы	427
Об авторе	445

Посвящается коллективу Всесоюзного (Всероссийского)
ордена Трудового Красного Знамени института гельминтологии
имени академика К.И. Скрябина

ПРЕДИСЛОВИЕ

*Книга есть альфа и омега всякого знания,
начало начал каждой науки.*

С. Цвейг

Классическая теория эпидемиологии, созданная Л.В. Громашевским и получившая дальнейшее развитие в исследованиях Ш.Д. Мошковского, И.И. Елкина, Б.Л. Черкаского и других отечественных эпидемиологов, явилась надежным методологическим фундаментом для реализации широкомасштабных и эффективных профилактических и противоэпидемиологических мероприятий, успешно осуществляемых в нашей стране в борьбе с болезнями человека.

В англоязычных странах термин «эпидемиология» используется для изучения болезней человека, животных и растений. В российской научной литературе для характеристики болезней животных используют термин «эпизоотология», для болезней растений – «эпифитотиология».

Эпизоотология болезней животных как раздел ветеринарной науки в стране начала развиваться по мере накопления знаний. Она была тесно связана с эпидемиологией, что было обусловлено сходством факторов, влияющих на возникновение, развитие и угасание болезней человека и животных.

Представление об эпифитотиологии как о науке о массовых болезнях растений, принятых в защите растений, отражают лишь первоначальный этап развития (К.М. Степанов).

Дальнейшее развитие эпифитотиологии как экологической науки привело к пониманию общности законов эпидемиологии для эпизоотологии и эпифитотиологии. Все три науки имеют одну задачу – изучение взаимодействия популяций паразитических организмов-патогенов и их хозяев, но первая концентрирует внимание на поражение населения, людей, вторая – животных, третья – растений.

Эпизоотология болезней сельскохозяйственных животных и эпифитотиология болезней растений базируются на общих закономерностях учения об эпизоотическом и эпифитотическом процессах и их движущих силах при инфекционных и инвазионных болезнях (И.Г. Бейлин, 1986; В.В. Горохов, 1986; В.В. Макаров, 1999; В.В. Филиппов, 1988; В.А. Чулкина, 1991 и др.)

Объектами исследований в эпифитотиологии являются, главным образом, инфекционные болезни растений, вызываемые вирусами, бактериями, фитоплазмами (микоплазмами) и грибами (В.А. Чулкина, 1991). Фитопатогены животного происхождения – фитопаразитические насекомые, клещи, нематоды – традиционно рассматриваются в сельскохозяйственной энтомологии (Ю.А. Захваткин, 2001).

Эпифитотиология нематодозов растений базируется на общих закономерностях учения об эпифитотическом процессе и его движущих силах при фитогельминтозах (А.А. Шестеперов, 1995). Однако, в силу сложных взаимоотношений фитопаразитических нематод с растениями-хозяевами и окружающей средой, при разработке проблем эпифитотиологии фитогельминтозов выявляются принципиальные факторы (миграция, поведение, локализация нематод, галлообразование), позволяющие установить ее отличие от эпифитотиологии инфекционных болезней.

В большинстве научных работ отечественных и зарубежных исследователей вопросы эпифитотиологии нематодных болезней растений практически не разработаны.

Сущность эпифитотий фитогельминтозов может быть понята на основе анализа эпифитотического процессов. Без глубоких знаний закономерностей возникновения, течения и затухания эпифитотического процесса при разных фитогельминтозах невозможно ими

управлять и правильно разработать и осуществлять интегрирование систем защиты сельскохозяйственных культур.

В предлагаемой монографии обобщены и проанализированы литературные данные и результаты собственных исследований, показаны отличия эпифитотиологии фитогельминтозов от эпифитотиологии инфекционных болезней, значение локализация фитогельминтов и эпифитотиологическая классификация фитогельминтозов. Расшифрован эпифитотический процесс при фитогельминтозах, показаны его сценарии при разных нематодозах, специфичные на различных растениях-хозяевах, под воздействием абиотических, биотических и антропогенных факторов среды. Возникнуть и развиваться он может только при участии источника возбудителя, механизма сохранения и передачи и восприимчивого растения. Дана характеристика типов механизмов сохранения и передачи возбудителей фитогельминтозов, приведены их особенности. С позиции эпифитотиологии дана характеристика движущих сил эпифитотического процесса и эпифитотических очагов фитогельминтозов в биоценозах и агробиоценозах. В монографии описана эволюция паразито-хозяйинных систем при фитогельминтозах, роль травоядных животных и птиц в их усложнении. Описывается пластичность эпифитотического процесса при фитогельминтозах и факторы, его обуславливающие. Рассказывается о возможностях прогнозирования развития очагов фитогельминтозов. Описана схема эпифитотического обследования очагов фитогельминтозов, приведены эпифитотиологическая карточка и картосхемы. С учетом специфики эпифитотического процесса при фитогельминтозах изложены эпифитотиологические основы защиты сельскохозяйственных культур от фитопаразитических нематод. Приведены примеры локализации и ликвидации очагов особо опасных фитогельминтозов.

Несомненно, рассмотренные в монографии новые подходы к исследованию эпифитотического процесса при фитогельминтозах окажутся полезными не только для конкретного анализа современных эпифитотиологических закономерностей карантинных и особо опасных нематодозов растений и определения вероятных путей эволюции эпифитотического процесса, но и для разработки стратегии и тактики борьбы с инвазионными болезнями. Автор рассчитывает за

непредвзятое восприятие эпифитотиологической концепции в фитопаразитологии читателями, учитывает возможность дальнейшего уточнения и развития основных концептуальных положений в эпифитотиологии, и будет признателен за их обсуждение.

Автор выражает глубокую благодарность рецензентам – А.С. Зейналову, В.Я. Шубадерову, К.А. Перевертину, О.А. Кулиничу, а также редакторам книги М.В. Арисову, Е.Н. Индюховой за полезные советы и замечания, способствовавшие улучшению качества монографии. Автор искренне признателен сотрудникам лаборатории фитопаразитологии С.В. Лычагиной, В.В. Захаровой, Е.С. Старостиной и художнику В.А. Шестиперову за содействие в подготовке книги к печати.

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ

- АФР – анализ фитосанитарного риска.
- БКН – бледная картофельная нематода.
- БЭ – биологическая эффективность.
- ВР – восприимчивые растения.
- ВО – вредоносные организмы.
- ВВ – вредные вещества.
- ВФ – вредные факторы.
- ГЗ – глободероз.
- ГИС – географическая информационная система.
- ГН – галловая нематода.
- ДЗ – дитиленхоз.
- ИВ – индекс восприимчивости.
- ИГ – индекс галлообразования.
- ЗКН – золотистая картофельная нематода.
- ИИ – источник возбудителя инвазии.
- ИЗР – интегрированная защита растений.
- ИСЗР – интегрированная система защиты растений.
- ЛГН – личинки галловых нематод.
- ЛПХ – личное подсобное хозяйство.
- МЗ – мелойдогиноз.
- МСП – механизм сохранения и передачи.
- МСФМ – международные стандарты по фитосанитарным мерам.
- НУС – нематодоустойчивые сорта.
- НЧЗ – Нечерноземная зона.

ПП – плотность популяции.

РХ – растение-хозяин.

ТК – тепличный комбинат.

ТЖ – травоядное животное.

ФГ – фитогельминт.

ФГЗ – фитогельминтоз.

ФГЛ – фитогельминтологическая лаборатория.

ХЭ – хозяйственная эффективность.

ЭП – эпифитотический процесс при фитогельминтозе.

ЭПВ – экономический порог вредоносности.

Р – распространенность мелойдогиноза.

Р – развитие мелойдогиноза.

1. ЭПИДЕМИОЛОГИЧЕСКИЕ, ЭПИФИТОТИОЛОГИЧЕСКИЕ КОНЦЕПЦИИ В ФИТОГЕЛЬМИНТОЛОГИИ

*Историю цивилизации можно выразить в шести словах:
чем больше знаешь, тем больше можешь.*

Э. Абу

Фитопаразитические нематоды признаны одной из самых больших угроз для растениеводства во всем мире. Согласно оценкам, ежегодные потери урожая от паразитических нематод растений колеблются от 78 до 125 млрд долл. США [178, 200, 203, 208, 238]. Снижение урожая полевых, овощных, технических, кормовых и плодово-ягодных культур от фитогельминтов составляет в среднем от 6 до 25%. В отдельных случаях потери урожая достигают 70–90% [53, 91, 143, 225].

Фитогельминты паразитируют в различных органах и тканях сельскохозяйственных культур, декоративных растений, лесных пород. Из-за сильного поражения этими патогенами многие растения погибают, а на зараженных площадях продолжительное время не культивируют экономически важные культуры [57, 67, 203].

Фитогельминты переносят вирусы и усугубляют грибные и бактериальные болезни, особенно корневые гнили. Фитогельминтозы резко снижают эффективность применения минеральных удобрений и орошения, приводят к массовой гибели растений в засуху и при перезимовке, а также к гниению продовольственных запасов. Паразитические нематоды ухудшают семенные и товарные характеристики растительной продукции, вызывают тяжелые отравления мелкого и крупного рогатого скота. Многие случаи «почвоутомления» связаны с фитогельминтами [30, 88, 211, 216, 226].

Подавление крупных популяций фитогельминтов с помощью нематодов позволяет добиться повышения урожайности многих сельскохозяйственных культур в несколько раз [99, 104, 120, 192].

Более 20-ти фитогельминтов включено в списки карантинных объектов в странах мира [22, 24]. Экономическое значение карантинных нематод неуклонно возрастает с интенсификацией земледелия, расширением транспортных связей, обменом семенным, посадочным и продовольственным материалами, а также концентрацией, специ-

ализацией хозяйств и резким увеличением числа личных подсобных и фермерских хозяйств [81, 224].

Фитопаразитические нематоды составляют 15% от общего числа видов нематод, известных в настоящее время [117, 247].

Нематоды – это беспозвоночные животные, относящиеся к типу первичнополостных (Nemathelminthes), к классу круглых червей (Nematoda). Однако они таксономически отличны от истинных кольчатых червей. Нематоды (от греч. «нематос», что означает «нитеподобный») встречаются в почве, пресной и соленой воде, а также являются паразитами человека, животных, растений и грибов.

Существуют тысячи видов нематод с различными особенностями и требованиями к условиям среды. Наряду с мелкими (длиной 0,2 мм) видами микофагов встречаются гигантские нематоды (длиной 8 м), которые паразитируют в плаценте китообразных [143].

По широте распространения в природе нематодам принадлежит одно из первых мест среди других беспозвоночных. Круглые черви могут жить в суровых условиях Антарктиды и в горячих источниках. Они населяют почти все биотопы, где возможна жизнь. Сапробиотические, хищные нематоды, микробофаги, микофаги живут за счет широкого спектра микроорганизмов и беспозвоночных, и играют важную роль в цепи пищевых превращений в биоценозах, влияя на плодородие почв [83, 114, 244].

Количество нематод в отдельных местообитаниях может достигать огромных значений. Например, в торфо-навозном компосте в объеме 1 дм³ было зарегистрировано более 1,5 млрд нематод [83].

Микроскопические размеры, веретенообразная, круглая в поперечном сечении форма тела, змееобразный тип движения позволяют находить благоприятные условия для движения и жизни при наличии жидкости или пленки воды.

Нематоды образуют группу организмов, переживающих ярко выраженный биологический прогресс. Он характеризуется, как известно, следующими признаками: численным увеличением состава популяций, широким распространением и многообразной видовой дифференциацией группы. Разработанные А.Н. Северцовым (1939) основы теории биологического прогресса иллюстрируют эволюцию развития нематод [83, 84, 114, 117, 143].

Адаптивно-защитные свойства кутикулы разных видов нематод позволили им жить в бродящих жидкостях, уксусе, пищеварительном

соке животных, а также в тканях растений, в том числе источников фитонцидов (например, чеснока). Способность к анабиозу, наличие стадий переживания нематод позволяет им переносить неблагоприятные условия среды и дает возможность пассивного распространения на большие расстояния [47, 205, 208].

Биологический прогресс нематод, в том числе фитопаразитических, тесно связан с отмеченными особенностями их организации и биологии: они являются составной частью большинства биоценозов, включая агробиоценозы [78, 215, 225]. Большой вклад в развитие теории биологического прогресса нематод внес А.А. Парамонов [83, 84]. Немалое влияние на развитие мировой нематологии оказали и другие отечественные ученые – И.Н. Филиппев [129], Т.С. Скабилович [110], Е.С. Кирьянова [45–48], Э.Л. Кралль [54–56].

По мнению выдающегося паразитолога К.И. Скрябина, гельминтологическая наука изучает «как весь грандиозный мир паразитических червей, обитающих на нашей планете, так и вызываемые ими многообразные заболевания человека, полезных животных и культурных растений» [83]. А.А. Парамонов [83] обосновал фитогельминтологию как самостоятельную науку о нематодах-паразитах растений – фитогельминтах, и о вызываемыми ими болезнями – фитогельминтозами [117]. В отечественной и зарубежной научной литературе нематод-паразитов растений называли растительноядными, растительнопаразитными, фитопаразитическими, фитопатогенными нематодами, угрицами, фитогельминтами, фитонематодами, перфораторами [17, 30, 45, 46, 53, 68, 104, 129, 173, 226, 247].

Для паразитических нематод растений, или фитогельминтов, характерно наличие стилета у тилехид и копыя у лонгидорид и триходорид. Острый конец стилета или копыя прокалывает стенку клетки за счет многократных толкательных движений колюще-сосущего органа. Основа сосущей функции стилета – его капиллярность. Однако она эффективна, потому что фитопаразитическая нематода обладает эктоферментными железами, расщепляющими соответствующий растительный материал и переводящими его в состояние раствора. Дальнейшее продвижение питательного раствора в просвет пищевода обеспечивается, отчасти, сосущей силой бульбуса пищевода [162]. Эффекторы, выделяемые седентарными нематодами, стимулируют образование питающих клеток в тканях растений и формируют новообразования в органах растений [118, 121].

В XX веке большинство нематологов, изучавших паразитических нематод растений, считали их вредителями. Их вредоносность они оценивали, как и энтомологи, в зависимости от предпосадочной численности в почве [30, 35, 42, 54, 61, 96, 99, 104, 173, 191, 217, 230, 241].

В XXI веке фитопаразитические нематоды стали называть фитопатогенами – возбудителями болезней. В книгах по фитопаразитическим нематодам появились многочисленные фотографии симптомов фитонематодозов [42, 53, 80, 108, 116, 120, 143, 167, 168, 182, 183, 199, 200, 203, 213, 219, 225, 247]. Из 24 тыс. видов нематод к фитопаразитическим нематодам относят от 4100 до 6000 видов, которые включены в 197 род [17, 178, 187, 199, 203, 225, 238]. Более тысячи видов вызывают в разных органах растений патологические реакции, но только около 500 из них является причиной типичных фитогельминтозов растений. Не более 100 видов паразитических нематод способно вызвать массовое поражение сельскохозяйственных культур фитогельминтозами. Возникает вопрос: все ли фитогельминты специфичного патогенного эффекта могут вызвать фитогельминтозы? При экспериментальной инокуляции во многих случаях можно вызвать заражение и патологическую реакцию, а часто и фитогельминтоз. Например, стеблевая нематода *D. dipsaci* при искусственной инокуляции вызывает дитиленхоз более чем у 400 видов растений, в том числе у плодов кабачка [30, 48]. В то же время, в природных условиях и на сельскохозяйственных угодьях с трудом можно найти поражения этих видов растений дитиленхозом, а тем более – массовые поражения. Во многих случаях, в том числе и с дитиленхозом плодов кабачка, такие фитогельминтозы зарегистрированы только в экспериментальных условиях [68, 167].

Однако, несмотря на проведение мероприятий по борьбе со стеблевыми нематодами, эпифитотии дитиленхоза регулярно отмечаются на плантациях лука, чеснока, земляники, сахарной свеклы, овса, флоксов и других растений во многих районах [53, 91, 130].

До настоящего времени в фитогельминтологии и фитопатологии не удалось построить общую теорию, способную дать удовлетворительное объяснение массового поражения фитогельминтозами сельскохозяйственных культур и исчезновения в отдельных регионах некоторых из них – например, дитиленхозы клевера, люцерны и сахарной свеклы, ангвиноз пшеницы, мелойдогиноз льна, пратиленхоз бобовых, гетеродероз гороха, моркови и капусты и др. [45, 46, 77, 93, 108, 114, 129, 143]. Эвристический (представляющий собой совокуп-

ность логических правил и методических приемов в исследовании) анализ сложившейся ситуации показывает, что причиной этого является господствование концепций, отражающих взаимодействие фитогельминта и растения-хозяина на клеточном, тканевом, органном и организменном уровнях, то есть на уровнях, изучаемых фитопатологией [90, 122, 138, 174, 183, 243].

Экологическое направление в фитогельминтологии, которое активно развивал А.А. Парамонов [83, 84, 117], помогает понять необходимость изучения этой системы на уровне популяций фитогельминта, растения-хозяина и окружающей среды.

Процесс взаимоотношений на этом уровне описывает эпифитотиология – прикладная экологическая наука, которая использует достижения и методологию других научных дисциплин, включая фитопатологию и эпидемиологию [143].

Как наука, эпифитотиология, в отличие от фитопатологии, не достигла должного развития, при котором были бы очевидны ее специфика и принципиальное отличие от общей фитопатологии. За четверть века в нашей стране издано всего 7 монографий по эпифитотиологии [3, 19, 20, 138, 139, 143, 171], которые не охватили всего многообразия проблем этой молодой науки, и посвящены главным образом эпифитотиям грибных, бактериальных, вирусных болезней и высших растений-паразитов. Общая эпифитотиология решает свои задачи, синтезируя достижения смежных наук: биологии, экологии, фитопатологии, энтомологии, микологии, бактериологии, вирусологии, нематологии, эпидемиологии, эпизоотологии и других дисциплин. Она имеет собственные методы и формирует основные положения о возникновении, распространении и предупреждении болезней растений.

В отличие от инфекционных болезней сельскохозяйственных культур, в общей эпифитотиологии нет систематизированных данных по инвазионным болезням, вызываемым фитогельминтами. Прежде чем перейти к рассмотрению вопросов фитогельминтологии в эпифитотиологии, нам следует напомнить и отчасти уточнить некоторые из понятий.

Эпифитотиология – область знаний, изучающая законы возникновения, распространения и затухания массовых болезней растений и способы управления этими процессами. Одна из задач эпифитотиологии – описательная. Другая задача – аналитическая: вскрытие за-

конов, управляющих процессом. И, наконец, третья – синтетическая: построение общей теории прогноза эпифитотий, стратегии и тактики их предупреждения и пресечения. Под эпифитотиями понимают массовые заболевания растений, распространяющиеся на большие площади. Развитие эпифитотий – сложный процесс, тесно связанный со всем комплексом условий обитания сельскохозяйственных культур: климатом, почвами, погодными особенностями, взаимоотношениями с другими видами организмов, вмешательством человека и т.п. [3, 19, 138, 171, 173, 190, 243].

Для возникновения и развития эпифитотии необходимо совпадение следующих условий: наличие большого количества инвазионного начала возбудителя, обладающего высокой агрессивностью; концентрация на определенной площади большого числа растений, восприимчивых к данному возбудителю; оптимальное сочетание факторов окружающей среды, способствующее массовому размножению и распространению возбудителя, осуществлению заражений, ослаблению и снижению устойчивости растения-хозяина. Возникновение эпифитотии обусловлено взаимодействием и изменением популяций растения и паразита. Сила эпифитотии определяется скоростью ее развития, интенсивностью поражения растений, потерями урожая, размером охваченной территории, продолжительностью [224, 232, 239, 245].

Одна из первых моделей, описывающих болезни растений, была предложена эпифитотиологом Я.Е. Ван дер Планком [19] в виде равностороннего треугольника болезни (хозяин, патоген, внешняя среда). Изменения хозяина (его восприимчивость), действия патогена (его агрессивность) и условия внешней среды оказывают один и тот же эффект на ход развития болезни – эпифитотии. Затем к трем компонентам треугольника добавили фактор времени, и модель превратилась в тетраэдр [183].

Учет времени – это влияние таких явлений как характеристика сезона (климатические условия, а также фазы роста, при которых растение-хозяин и патоген могут сосуществовать), продолжительность и частота благоприятных периодов температуры и дождей, время появления переносчиков, продолжительность онтогенеза паразита, раннее или позднее созревание растения-хозяина и др. В дальнейшем был сделан вывод о необходимости выделения пятого компонента – комплекса антропогенных факторов [173, 183, 246].

Человек влияет на вид и сорт растений, возделываемых в определенном месте, степень их устойчивости к фитопатогенам, количество, плотность растений во время посадки, а также на технологию их выращивания. Он также влияет на окружающие условия – путем задержки или ускорения посадки или уборки урожая, обработки почвы, подготавливаемой под посев, использования разных севооборотов, а также системы защиты растений химикатами, регулирования влажности в хранилищах и т.д. [35–38, 76].

Однако модели экосистемы болезней растений с точки зрения системного анализа нельзя рассматривать как экологические и эпифитотологические. По определению Ю. Одума [79], экологическая модель не структурная, а функциональная. Взаимодействие популяций хозяина и паразита всегда выступает внутренней причиной эпифитотии. Факторы среды, в том числе антропогенные, влияют на нее извне, играя роль условий, лишь способствующих или препятствующих реализации взаимодействия популяций паразита и его растений-хозяев [3, 122].

В.А. Чулкина [138] обращает внимание фитопатологов на то, что, рассматривая действие природных и антропогенных факторов внешней среды непосредственно на развитие и распространенность болезней растений, исследователи не учитывают эволюционно обусловленный эпифитотический процесс. Исследования по схеме «экологический фактор – развитие (распространенность) болезни» носят эмпирический характер и не могут дать научного решения проблем. Научно обоснованное решение можно принимать, лишь зная внутренние и внешние механизмы развития болезни, которые изучают эпифитотиологи. Фитопатолог имеет дело с болезнями растений, а эпифитотиолог – с популяциями больных растений в окружающей среде, с условиями их выращивания.

Главное различие между двумя подходами состоит в том, что фитопатолог изучает механизм, тактику и взаимодействие особой фитопатогена и растения, то есть патологическую систему. Эпифитотиолог – стратегию и тактику популяций фитогельминта и растения-хозяина, то есть паразитарную систему. Часто фитопатолог встречается с затруднениями при создании в эксперименте условий, при которых должно происходить массовое поражение растений. Поэтому в подходе фитопатолога и эпифитотиолога к проблемам массовых болезней имеются глубокие различия. Фитопатолог работает на уровне одного

или нескольких десятков растений, искусственной инокуляции возбудителями, уходит в изучение патологии от организменного до молекулярного уровня. Эпифитотиолог работает на уровне популяций растений-хозяев и фитогельминтов, от отдельных индивидуумов до определения места системы «паразит – растение-хозяин» в биоценозе, агроэкосистеме. Конечно, есть некоторые совпадения в обоих методах, но разница между ними достаточно резка для того, чтобы вести к значительным различиям во взглядах, а иногда и в выводах [143].

Эпифитотиолог, изучающий факторы возникновения эпифитотий, хочет выяснить, как произошли паразитарные системы, каковы их взаимоотношения со средой, как происходят возникновение и течение эпифитотий. Он наблюдает массовые болезни растений и замечает их отсутствие в биогеоценозах, пытается выяснить, какие факторы вызывают и какие тормозят эпифитотии [3].

Фитогельминтолог-эпифитотиолог, занимающийся более конкретной группой эпифитотий – фитогельминтозами – не удовлетворится только описанием болезни и ее симптомов, определением вида возбудителя, его патогенным влиянием на растение-хозяина, ее распространенностью и вредоносностью. Для него эпифитотиология представляет нечто большее, чем вспомогательная наука. Он действует не только в области вопроса «что?», но также и в области вопросов «почему?», «когда?», «где?», «сколько?». Поэтому мы можем сказать, что эпифитотиология имеет как практическую сторону, связанную с уточнением диагноза, выявлением источника инвазии, возможных путей распространения возбудителя, определением границ очага и его ликвидации или прогноза течения эпифитотии, так и теоретическую сторону. Она связана с классификацией и определением типов эпифитотического процесса, выявлением закономерностей возникновения, протекания и затухания эпифитотии, разработкой моделей с целью проведения эпифитотиологических экспериментов [143, 150, 170].

Поле деятельности фитогельминтологов-эпифитотиологов, по-видимому, можно разделить на три части. Аналитическая часть – основная задача эпифитотиолога – изучить эпифитотии фитогельминтозов, их возбудителей, этиологию, вредоносность, диагностику, выяснить причины возникновения эпифитотий, их эпифитотический процесс. Синтетическая часть – создание эпифитотической классификации фитогельминтозов – в некоторой степени столь же практическая задача, как и частная эпифитотиология, но, в то же время, она

включает больше умозрений и теоретизирования. Эпифитотиолог должен проанализировать разные типы фитогельминтозов, вызывающие и не вызывающие эпифитотии, их локализацию, эпифитотический процесс, возникновение очагов и их связь с природной очаговостью. Эти вопросы неизбежно ведут его к изучению механизмов и факторов передачи, характеристике восприимчивых растений. Третья часть – изучение формирования эпифитотий фитогельминтозов и факторов, их вызывающих. На основе этих данных вырабатывают меры по локализации и ликвидации эпифитотических очагов. Именно в решении этого этапа он приходит в более тесное соприкосновение с другими науками. Все эти науки (экология, фитопатология, фитогельминтология и др.) следуют по своему собственному пути в изучении фитогельминтозов, имея собственные проблемы и методы [148, 152, 154].

За рубежом эпидемиологию чаще всего разделяют на три отдела: медицинский, ветеринарный и ботанический, что соответствует в нашем понимании трем наукам – эпидемиологии, эпизоотологии и эпифитотиологии. Само по себе рассмотрение этих отделов в рамках одной науки способствует их сближению, что, безусловно, является положительным моментом, так как существуют общие объективные закономерности, присущие всем паразитарным системам, независимо от места биологического хозяина в природе [64, 128, 136, 138].

Известные зарубежные эпидемиологи – Я.Е. Ван дер Планк, J.C. Zadoks, S. Savary, H. Scherm, и др. – на рубеже XXI века отмечают, что в течение прошлого столетия ботаническая эпидемиология стала динамичной областью науки, добившись значительных концептуальных инноваций, оказывающих важное влияние на борьбу с болезнями растений. Эпидемиология болезней растений мобилизует концепции и методы из экологии, генетики, физики окружающей среды, ботаники и математики. Она касается культивируемых и некультивируемых растений в условиях, где человеческая деятельность могла оказать воздействие. Теперь эпидемиология болезней растений сталкивается с важными вопросами. Глобальный климат меняется быстрыми темпами: окажет ли он большее или меньшее вредоносное воздействие на антропогенные экосистемы от болезней растений? Существует много споров по этому вопросу – отчасти потому, что климат иногда оказывает очень большое влияние на местную среду выращивания растений под сенью деревьев, а также потому, что физическая микросреда так

сильно влияет на болезни растений и их последствия для функционирования экосистем, а также на то, как они управляются. Эпидемиологи болезней растений имеют сильную научную традицию в изучении взаимосвязи климата с патогенами и болезнями. Биоразнообразие также вызывает глобальную озабоченность. Снижение глобального биоразнообразия, которое в настоящее время имеет место быть, на этот раз является делом рук человека. Биологическим разнообразием занимаются поколения экологов растений [232, 239, 243, 246].

Эпидемиология болезней растений остается субдисциплиной патологии растений, связанной с факторами, вызывающими эпидемии болезней растений. Большой объем литературы свидетельствует о том, что эпидемиология играет описательную и прогностическую роль, выявляя и количественно оценивая факторы, которые проводят к вспышке заболевания или вызывают пространственное либо временное увеличение интенсивности заболевания. Однако, как отмечают некоторые авторы [183, 189, 190], влияние эпидемиологии на борьбу с болезнями растений не всегда ясно, что подчеркивает необходимость более глубокого понимания связи между теорией (и экспериментом) и практикой. Чтобы эпидемиологические знания влияли на управление заболеванием на практике, необходим эффективный информационный поток между теоретической и прикладной ботанической эпидемиологией. Научной основой для эпифитотиологии должна быть тесная связь с фитопатологией, экологией, ботаникой, биоинформатикой, фитопаразитологией, фитогельминтологией, филогеографией. Это поможет эпифитотиологии в XXI веке оставаться актуальной дисциплиной в защите растений, поскольку все больше ресурсов посвящается наукам геномного и экосистемного уровня [245, 246].

Как в нашей стране, так и за рубежом фитонематодозы и их возбудители практически не стали объектами эпифитотиологических исследований и анализа. Это объясняется тем, что, по сравнению с фитопатологией, фитогельминтология начала бурно развиваться в середине и конце XX века. Поэтому эпифитотиологический анализ фитогельминтозов сельскохозяйственных, декоративных и лесных растений представляет интерес для науки и практики.

Использование термина «эпидемиология» в защите растений вряд ли правомочно, поскольку эпидемиология изучает процессы возникновения, распространения и угасания болезней в человеческом обществе. Родственные отношения эпифитотиологии с эпиде-

миологией и эпизоотологией ясны, поскольку они изучают процессы нарушения равновесия в природе, активизирующие деятельность паразитов, но первая концентрирует внимание на поражаемой популяции растений, вторая – людей, третья – животных [4, 64, 137].

Согласно общебиологической концепции, эпифитотический процесс любой болезни (равно как эпидемический и эпизоотический в медицине и ветеринарии) возникает, развивается и затухает при тесном и непрерывном взаимодействии трех специфических факторов (источника возбудителя инфекции, механизма передачи, восприимчивого организма биологического хозяина) с неспецифическими (природными, антропогенными). Эпифитотиология описывает процесс этих взаимоотношений, то есть эпифитотический процесс, учитывая все участвующие в нем, влияющие на него и взаимодействующие между собой факторы. Эпифитотический процесс – явление экологического порядка, связанное с нарушением эволюционно сложившегося равновесия между популяциями растения-хозяина и паразита и проявляющееся в цепи непрерывных заражений, которые ведут к массовым заболеваниям или к носительству паразита-возбудителя [123, 136, 138, 143].

На наш взгляд, на данном этапе развития фитогельминтологии эпифитотиологическая концепция в защите растений от фитогельминтозов сможет обогатить науку и практику, как это произошло в медицине, ветеринарии, гельминтологии, паразитологии, фитопатологии [3, 4, 26, 64, 128, 139, 168]. Для этого необходимы, с одной стороны, анализ и синтез имеющейся информации, а с другой – разработка теоретических основ применения эпифитотиологических концепций в фитогельминтологии. Подобный подход к рассмотрению задач фитогельминтологии позволяет выявить те невидимые элементы и грани, которые ускользают от внимания исследователей и практиков при традиционном «поэтапном» рассмотрении. Несомненная польза от эпифитотиологического анализа проблем фитогельминтологии будет получена при рассмотрении паразитарной системы «фитогельминт – растение-хозяин», которая состоит из ряда малых частей, компонентов, факторов, охватывающих звенья эпифитотического процесса, включающих в себя биологию и экологию фитогельминтов, растений-хозяев, развитие фитогельминтозов. В свою очередь, паразитарная система входит составной частью в экосистему, в которой на нее влияют разнообразные абиотические, биотические и антропогенные факторы [8, 154].

Обобщая вышеизложенное, можно дать определение эпифитотологии как науки о закономерностях возникновения, течения и затухания эпифитотического процесса, а также способах управления им. Частная эпифитотология изучает закономерности эпифитотического процесса отдельных болезней, а общая – закономерности эпифитотического процесса, присущие всем массовым болезням. Органическая связь и взаимообусловленность этих частей очевидны [4, 143].

Эпифитотология – относительно новая наука, она разрабатывает теоретические основы стратегии и тактики, которые позволяют человеку предотвратить вредные последствия того нарушения баланса в природе, к которому приводит его деятельность. Окружающая среда, биотическая и абиотическая, включая и хозяйственную деятельность человека, во многом определяет взаимоотношения, складывающиеся между популяциями паразита и растения-хозяина [37, 76, 155].

2. ЭПИФИТОТИЧЕСКИЙ ПРОЦЕСС ПРИ ФИТОГЕЛЬМИНТОЗАХ

Процесс один, а его сценарии разные.

Закон Мерфи

Многие виды фитогельминтов входят в число тех фитопатогенов, которые способны вызывать массовое поражение сельскохозяйственных культур. Как в прошлом, так и в настоящее время гетеродероз сахарной свеклы (рис. 2.1), сои, зерновых, глободероз картофеля, мелойдогеноз земляники, клевера, ангвиноз пшеницы и афеленхоз риса, земляники имели и имеют характер эпифитотий, когда наблюдается массовое поражение как по числу растений, так и охвату территорий [22, 30, 32, 37, 42, 45, 53].

В связи с тем, что эпифитотии фитогельминтозов представляют сложный процесс взаимодействия популяций фитогельминта и растения-хозяина, развивающийся во времени и пространстве с вовлечением в него многочисленных факторов среды, количественное изучение элементов этого взаимодействия позволяет разрабатывать различные методы прогнозирования эпифитотий фитогельминто-

Источник: [110].

Рис. 2.1. Гетеродероз сахарной свеклы
(слева – непораженное свекловичной нематодой растение)

зов сельскохозяйственных растений и на их основе своевременно применять защитные мероприятия. Эпифитотиология, описывая процесс этих взаимоотношений, также вскрывает закономерности возникновения, распространения и затухания массовых болезней растений и способы управления эпифитотическим процессом [3, 61, 70, 74, 149, 165].

Родственные отношения эпифитотиологии с эпидемиологией и эпизоотологией ясны, поскольку они изучают процессы нарушения равновесия в природе, активизирующие деятельность паразитов, но первая концентрирует внимание на поражаемой популяции растений, вторая – людей, третья – животных [64, 137, 139].

Согласно общебиологической концепции, эпифитотический процесс любой болезни (равно как эпидемический и эпизоотический в медицине и ветеринарии) возникает, развивается и затухает при тесном и непрерывном взаимодействии трех специфических элементов (источника возбудителя инфекции, механизма передачи, восприимчивого организма биологического хозяина) с неспецифическими (природными, антропогенными). Эпифитотиология описывает про-

цесс этих взаимоотношений, то есть эпифитотический процесс, учитывая все участвующие в нем, влияющие на него и взаимодействующие между собой факторы.

На наш взгляд, на данном этапе развития фитогельминтологии эпифитотиологическая концепция в защите растений от фитогельминтозов сможет обогатить науку и практику, как это произошло в медицине, ветеринарии, гельминтологии, паразитологии и фитопатологии. Для этого необходимы, с одной стороны, анализ и синтез имеющейся информации, а с другой – разработка теоретических основ применения эпифитотиологических концепций в фитогельминтологии [3, 14, 26, 64, 85, 109, 128, 136, 137, 139].

Сущность эпифитотий фитогельминтозов может быть понята на основе анализа эпифитотического процесса. С одной стороны, это процесс взаимодействия между популяциями фитогельминта и растения-хозяина. С другой стороны, это ряд связанных между собой и возникающих один из другого эпифитотических очагов фитогельминтоза. В последнем определении выражены непрерывность и дискретность эпифитотического процесса, а также (и это главное) намечен переход от отдельных заболеваний растений к массовому поражению, от очагов в биоценозах к эпифитотиям фитогельминтозов в агроэкосистемах [142, 150].

Для сохранения вида фитогельминта обязательной и постоянной является смена индивидуальных растений-хозяев возбудителем фитогельминтоза. Этот процесс, то есть непрерывная цепь последовательных заражений, происходит при участии инвазированного растения (источник возбудителя инвазии), механизма сохранения и передачи возбудителя фитогельминтоза и восприимчивого растения, что составляет биологическую основу эпифитотического процесса. Три названных фактора являются обязательными условиями осуществления эпифитотического процесса. Поскольку эпифитотический процесс немислим без его постоянного движения во времени, то есть развития, те же три фактора в их взаимообусловленности и взаимодействии являются первичными движущими силами этого процесса. Они – часть биогеоценоза и подвержены его влиянию. Однако развитие эпифитотического процесса отмечается чаще всего при выращивании сельскохозяйственных растений и, естественно, он подвержен влиянию антропогенных факторов. Природные (абиотические и биотические) и антропогенные факторы влияют на эпифитотический процесс через первичные

движущие силы, то есть их влияние опосредованное. Эти движущие силы называют вторичными, и они определяют качественную и количественную характеристики эпифитотического процесса [143].

Исходным положением теории эпифитотического процесса при фитогельминтозах является признание инвазии как одной из форм паразитизма, а поэтому необходимости для сохранения вида фитогельминта обязательной и постоянной смены возбудителем фитогельминтоза индивидуальных растений-хозяев, внешне воспринимаемой как заражение. Этот процесс, то есть непрерывная цепь последовательных заражений, происходит при участии инвазированного растения (источник инвазии), механизма передачи возбудителя фитогельминтоза и восприимчивого растения, что составляет биологическую основу эпифитотического процесса [143].

Система «фитогельминт – растение-хозяин» – это продукт эволюционного приспособления (адаптации) фитогельминта к организму растения, который является, чаще всего, единственной средой, обеспечивающей его жизнедеятельность. Но биологическое значение имеет адаптация возбудителя не к организму вообще, а к тканям и органам определенной специфической локализации, обеспечивающей сначала внедрение и питание, а потом и выделение его из организма. Только при этом условии возможна смена растений-хозяев, без чего не сохранится паразитический вид нематод. Этот процесс совершается при постоянном участии механизма сохранения и передачи [155].

Механизм сохранения и передачи, локализация возбудителя фитогельминтоза растений настолько тесно связаны друг с другом и взаимно обусловлены, что с полным правом могут рассматриваться как две стороны одного явления или фазы одного непрерывного процесса. Например, дитиленхи проникают в семена осота розового и вместе с семенами распространяются ветром [108]. В то же время, большое значение имеет локализация при внедрении фитогельминта. Дитиленхи легко внедряются в проростки многих видов растений и могут размножаться в них, но если в стебле или листьях отсутствует полость, то дитиленхи уходят из таких растений, и во взрослых растениях их не регистрируют. А в растениях с полостью (лук, одуванчик, осот) они размножаются и мигрируют в точки роста, где формируют вздутия, галлы, в которых они сохраняются, и с помощью факторов передачи (ветер, вода, животные) перемещаются в пространстве на большие расстояния [152].

Локализация фитопаразита, которая допускает выведение тем или иным способом фитогельминта во внешнюю среду и связана с определенным механизмом сохранения и передачи, является главным и определяющим фактором для большинства массовых инвазионных болезней. Для того чтобы возникла и распространялась какая-либо нематодная болезнь, недостаточно наличие фитогельминта и механизма сохранения и передачи. Эпифитотический процесс будет развиваться в том случае, если имеются восприимчивые растения. Под восприимчивостью растений понимают биологическое свойство тканей растения быть оптимальной средой для развития и размножения фитогельминтов. Наличие восприимчивого растения – последнее звено в эпифитотическом процессе, во многом определяющее дальнейший его ход. Восприимчивость к фитогельминту растений, определяемая генетическими особенностями и условиями окружающей среды, влияющими на их устойчивость, является потенциальной основой для массового развития фитогельминтоза [155].

Эпифитотический процесс зависит от абиотических, биотических и антропогенных факторов. Он находится под влиянием не только природных факторов, но и условий, связанных с хозяйственной деятельностью человека. Их называют вторичными движущими силами. Хотя значение их очень велико, сами они эпифитотический процесс не вызывают. Именно эти, опосредованно действующие в среде (через паразита-возбудителя, механизм сохранения и передачи в растение-хозяина), движущие силы определяют специфику эпифитотического процесса. Не вызывая его, они влияют на его количественное и качественное выражение [142, 153].

Движущие силы (причины, условия, факторы) относятся к категориям разного порядка:

1. Биологические – феномен паразитизма – эволюционно сложившиеся формы взаимоотношений популяций фитопаразита и растения-хозяина, обеспечивающие сохранение биологического вида возбудителя фитогельминтоза в природе и поддерживающие эпифитотический процесс в агробиоценозах.
2. Ландшафтные и климатические условия – оказывают влияние на возможность произрастания растения-хозяина, на жизнедеятельность фитогельминта, способствуя или препятствуя проявлению его свойств и, соответственно, развитию эпифитотического процесса.

3. Пространственное распределение хозяев, их приуроченность к определенным ландшафтно-биотическим ассоциациям – придает распределению паразитических нематод очаговый характер. Границы таких элементарных очагов определяются наличием благоприятных условий для развития инвазионных форм фитогельминтов.
4. Земледельческие – различные формы выращивания сельскохозяйственных культур, типы ведения хозяйства, севообороты и т.д., способствующие или препятствующие проявлению эпифитотического процесса при фитогельминтозах.
5. Социальные, психологические факторы – изменение формаций, переход к примитивным методам ведения хозяйства, военные конфликты, торговля и т.д. – чаще всего оказывают влияние на проявление механизмов сохранения и передачи возбудителей фитогельминтозов и увеличение ареалов фитогельминтов [154].

Эпифитотический процесс при фитогельминтозах по своей природе должен быть отнесен к явлениям биологическим и экологическим, поэтому он постоянно испытывает на себе влияние факторов окружающей среды. Если такое совпадение благоприятных условий сохранится относительно долгое время, эпифитотия может принять угрожающий характер.

Таким образом, для осуществления эпифитотического процесса при фитогельминтозе во времени и пространстве обязательно необходимы источник инвазии, локализация фитогельминта в органах или тканях растения-хозяина и наличие восприимчивых растений при благоприятных условиях окружающей среды.

3. ИСТОЧНИК ВОЗБУДИТЕЛЯ ФИТОГЕЛЬМИНТОЗОВ

*Ведь так мало нужно особей, чтобы заложить основу популяции,
и так много труда, чтобы впоследствии ее уничтожить.*

Ч. Элтон

Источник возбудителя инвазии – это исходный и обязательный компонент всякого эпифитотического процесса при фитогельминтозах. В эпифитотиологическом смысле под понятием «инвазия» следует понимать состояние зараженности растения фитогельминтом, проявляющейся в форме инвазионного процесса. В эпифитотический процесс при фитогельминтозах непосредственно вступают не фитогельминты, а зараженное растение, то есть источник инвазии. Когда речь идет об источнике инвазии, то в эпифитотиологии под ним понимают зараженное фитогельминтами растение. В фитогельминтологии и фитопатологии (источник инфекции) широко распространено мнение, что источником инвазии (инфекции) служит инвазионное (инфекционное) начало, находящееся на поверхности и внутри любых объектов окружающей среды. Так, по ГОСТ 21507–76 и ГОСТ 21507–81 источник инфекции – это инфекционное начало, или носитель природного инокулюма, обеспечивающий возобновление болезни [138]. К.М. Степанов [173] считает, что источники могут быть самые разнообразные: живые больные растения и их части, инфицированные или загрязненные соответствующим грибом (семена, клубни, луковицы, черешки, саженцы, цельные растения), растительные остатки, изделия из растений, растительное сырье и т.п. (листья, плоды, стерня, пни, кора, куски древесины и др.), наконец, все то, что, приходя в контакт с больным растением и его частями, непосредственно или через других агентов заспоряется или загрязняется (почва, сельскохозяйственные орудия, человек, животное, вода, воздух и проч.). Примерное такое же содержание в понятие «источники инфекции и инвазии» вкладывают и современные авторы [6, 18, 27, 36, 41, 61, 90, 91, 94].

Это противоречие в терминологии еще раз подтверждает ранее высказанное замечание о разных подходах в смежных дисциплинах. Эпифитологи формулируют источник инвазии, основываясь на системном анализе и эволюционном учении как независимом компоненте в эпифитотическом процессе. Понятие «источник инвазии» совпада-

ет с общебиологическим, принятым в эпидемиологии, эпизоотологии и эпифитотиологии: источником возбудителя инфекции (инвазии) принято считать организм зараженного человека, животного, растения, в котором возбудитель инвазионной болезни не только сохраняется и размножается, но и выделяется из него во внешнюю среду или непосредственно передается другому восприимчивому организму [3, 26, 64, 128, 139, 143]. Для характеристики эпифитотиологической роли объектов неживой природы приняты понятия «факторы передачи» и «пути распространения». Представления о том, что возбудители корневых фитогельминтозов, не говоря о возбудителях семенных и листовых инвазий, живут и накапливаются в почве, не выдерживают никакой критики, так как речь может идти лишь о выживании и сохранении. Почва в этом случае является не источником инвазии, а лишь средой, через которую личинки инвазируют корни растения-хозяина. Так, самки гетеродерид, превратившись в цисты, находятся в почве, и выход личинок из цист определяется разными факторами. Почва с фитогельминтами – не источник инвазии, а фактор передачи возбудителей корневых фитогельминтозов во времени.

Основное отличие источника инвазии от фактора передачи состоит в том, что в источнике инвазии фитогельминты размножаются, становятся жизнеспособными. В факторах передачи с той или иной скоростью они отмирают через определенное время. К примеру, личинки галловых нематод в корневых галлах отмирают в почве без растений-хозяев в течение 1–3 лет, инвазированные личинки в цистах овсяной нематоды – 2–4 лет, в цистах золотистой картофельной нематоды – 7–15 лет и т.д. Стеблевые, листовые нематоды вообще не способны продолжительное время (более года) сохраняться в почве. В растительных остатках, во влажной почве при положительной температуре без растений-хозяев они быстро погибают [53, 61, 68, 77, 132].

Система «фитогельминт – растение-хозяин» дискретна, то есть состоит из отдельных особей в популяции хозяина, в организме каждой из которых развивается инвазионный процесс в виде пораженности или зараженности растения. Активным является не только воздействующий фактор – фитогельминт, но и та основа (растение-хозяин), на которую направлено патогенное действие. Фитогельминты воздействуют на растение-хозяина в виде ряда соподчиненных уровней, от молекулярного до организменного. В свою очередь, и растение влияет на фитогельминтов, вызывая их изменение. Взаимное воздействие ($ФГ \leftrightarrow РХ$) вызывает изменение их обоих: ФГ становится

ФГⁱ, то есть из инвазионной личинки превращается в личинку III возраста и т.д., а РХ переходит в новое состояние – РХⁱ, то есть растение, пораженное фитогельминтозом, превращается в источник инвазии. Именно поэтому экосистемный уровень эпифитотического процесса включает в себя, в качестве подсистемы, множество индивидуальных инвазионных процессов (взаимодействие на организменном уровне). На организменном уровне причиной инвазионного процесса является взаимодействие фитогельминта и растения-хозяина, которое разворачивается на фоне как внутренних (особенности растения), так и внешних (особенности механизма передачи) факторов.

Инвазионный процесс определяет динамику взаимодействия между возбудителем фитогельминтоза и организмом растения-хозяина. У каждого вида фитогельминтов эволюционно закрепились способность к внедрению в организм здорового растения, миграции в тканях, питанию, развитию и размножению в определенных органах. Инвазионный процесс при разных фитогельминтозах обладает характерной организованностью. Об этом их свойстве свидетельствует, с одной стороны, постоянство своеобразия воздействия каждого из видов патогенных фитогельминтов на органы и ткани растений-хозяев, а с другой – постоянство ответной реакции каждого из видов растений-хозяев на паразитирование соответствующих фитогельминтов. Следствием организованности следует считать проявление патологического процесса – от некротических реакций клеток до формирования синцития или галлов. Появление последних в патологическом процессе при фитогельминтозах обусловлено высшей мерой организованности паразито-хозяинных систем «фитогельминт – растение-хозяин» в целом. Разные виды фитогельминтов освоили практически все ткани и органы растений. Они паразитируют в корнях, стеблях, листьях, цветках, семенах [47, 48, 91, 208, 211, 219].

Локализация возбудителя фитогельминтоза в тех или иных органах растений обусловлена их органотропной и гистотропной специализацией, таксономической принадлежностью, а также зависит от механизма сохранения и передачи. Вследствие этого источником инвазии может быть не только все растение, но и отдельные его органы, в которых фитогельминты развиваются, размножаются и сохраняются. Особая роль в передаче возбудителей от одного поколения растений-хозяев другому принадлежит генеративным, вегетативным и запасующим органам растений, которые используются человеком

как семена и посадочный материал или идут на продовольственные и кормовые цели (рис. 3.1). С семенами передаются возбудители афеленхоидоза риса, дитиленхоза конских бобов. При вегетативном размножении источником инвазии могут быть: лист (афеленхоидоз фиалки), стебель (мелойдогиноз кактуса, дитиленхоз хмеля), черенок (афеленхоидоз хризантемы, мяты), усы (дитиленхоз, афеленхоидоз земляники), столоны, клубни (дитиленхоз, скутеллонемоз картофеля), корневище (дитиленхоз флокса, мелойдогиноз канны), луковица (дитиленхоз лука, чеснока, тюльпана), ризома (радофолез банана), корневые черенки (мелойдогиноз, пратиленхоз малины), корнеплоды (гетеродероз свеклы при выращивании на семена) [143, 148, 167].

Источник: [67, 129].

Рис. 3.1. Афеленхоидоз (*Aphelenchoides fragariae*) земляники

Таким образом, источником инвазии могут быть инвазированные молодые растения или части растений, используемые для вегетативного размножения. Посадочный материал, загрязненный возбудителями фитогельминтозов, не является источником инвазии, а только фактором передачи, поскольку в нем не происходят развитие и размножение фитогельминтов.

С эпифитотиологической точки зрения источники инвазии можно подразделить на несколько групп.

Природные источники инвазии – это инвазированные растения, растущие в природных очагах фитогельминтоза. Гетеродероз дикорастущего хмеля встречается в разных местах произрастания хмеля, и инвазированные растения хмеля являются природными источника-

ми инвазии. Хмелевая цистообразующая нематода из природных очагов, за счет факторов передачи, может быть перенесена на плантации хмеля и вызвать эпифитотию гетеродероза [2, 5, 48, 49, 53].

Эпифитотические источники инвазии – это инвазированные растения, имеющие практическое значение для человека в случае эпифитотий фитогельминтозов. Прежде всего, это фитогельминты важных экономических сельскохозяйственных культур, лесных, лекарственных, кормовых, декоративных растений. Они обуславливают качественную и количественную стороны эпифитотического процесса и служат местом массового размножения, накопления фитогельминта в конкретных условиях агроэкосистемы.

Инвазированные сорные растения (одуванчик лекарственный, осот, пораженные дитиленхозом) являются источниками инвазии и могут вызвать эпифитотию дитиленхоза проростков многих сельскохозяйственных культур [167]. С другой стороны, на инвазированных фитогельминтами (стеблевая нематода) сорняках поддерживается эпифитотический процесс, и при благоприятных условиях может начаться эпифитотия фитогельминтозов на сельскохозяйственных культурах (рис. 3.2-А и 3.2-Б).

Источник: [67].

Рис. 3.2-А. Поражение сорняков стеблевой нематодой *D. dipsaci*

Недостаточно эффективное уничтожение сорняков, инвазированных мелойдогинами в период содержания почвы в состоянии «черного пара», привело к сильной эпифитотии мелойдогиноза табака на следующий год [102].

Источник: [67].

Рис. 3.2-Б. Поражение сорняков стеблевой нематодой *D. dipsaci*

Второстепенные источники инвазии – это разнообразные инвазированные растения, которые не имеют существенного значения в эпифитотическом процессе при экономически важных фитогельминтозах. Сорняки (полынь обыкновенная, щавель курчавый, желтушник левкойный, подорожник большой) на плантациях земляники, пораженной дитиленхозом, были инвазированы стеблевой нематодой и имели симптомы дитиленхоза, но в развитии эпифитотического процесса при дитиленхозе земляники не имели значения из-за слабого размножения в них дитиленхов [68]. При уничтожении плантации земляники, на следующий год корневищные сорняки (одуванчик, осот, сныть) могут сохранить популяцию дитиленхов и продолжить эпифитотический процесс на этом поле.

При изучении эпифитотической ситуации в хозяйствах важно выявить природные и эпифитотические источники инвазии, отметить на карте землепользования первичные источники инвазии и систематически наблюдать за ними. При проведении защитных мероприятий следует, прежде всего, обезвредить первичные источники инвазии. Например, в

теплице регулярно пропаривали почву для уничтожения галловых нематод и каждый год наблюдали очаг мелойдогиноза овощных культур. Источником инвазии в теплице оказался горшок с зараженным мелойдогами алоэ. При поливе вместе с водой в обеззараженную почву теплицы попадали инвазионные личинки, и эпифитотический процесс начинался среди восприимчивых растений огурца [168]. При сохранении источников инвазии истребительные мероприятия часто неэффективны.

4. ЗНАЧЕНИЕ ЛОКАЛИЗАЦИИ ФИТОГЕЛЬМИНТОВ В ЭПИФИТОТИЧЕСКОМ ПРОЦЕССЕ ПРИ ФИТОГЕЛЬМИНТОЗАХ

Специфическая локализация патогенного паразита в пораженном макроорганизме эволюционно predetermined адаптацией его к определенному механизму передачи, и смена этого механизма является фактором эволюции патогенетических синдромов, обуславливая изменения как локализации паразита в организме хозяина, так и связанных с ней основных особенностей патогенеза болезни.

Б. Л. Черкасский

Эпифитотический процесс при фитогельминтозах – непрерывная цепь последовательного заражения растений и распространения заболеваний сельскохозяйственных культур в результате взаимодействия источника инвазии, механизма ее сохранения и передачи и восприимчивых растений. Непрерывность процесса обуславливается чередованием паразитирования фитогельминтов в растении-хозяине (источник инвазии) и свободного пребывания после выхода их во внешнюю среду. Механизм сохранения и передачи (МСП) возбудителя инвазии – эволюционно сложившаяся биологическая приспособленность каждого вида фитогельминта к определенным путям перемещения от источников возбудителя инвазии к восприимчивым растениям, что способствует расширению очагов фитогельминтоза. Восприимчивость растений к фитогельминту обусловлена генетическими факторами и условиями окружающей среды, которые в совокупности могут составить потенциальную основу для массового развития фитогельминтоза в агроэкосистемах [143].

Система «фитогельминт – растение-хозяин» является продуктом эволюционного приспособления (адаптации) фитогельминта к организму растения, который является, чаще всего, единственной средой, обеспечивающей его жизнедеятельность. Но биологическое значение имеет адаптация возбудителя не к организму растения-хозяина вообще, а к тканям и органам определенной специфической локализации паразита, обеспечивающей сначала внедрение и питание, а потом и выделение его из хозяина. Только при этом условии возможна смена фитогельминтом растений-хозяев и сохранение паразитического вида нематод. Этот процесс осуществляется при эволюционно выработанной биологической приспособленности вида к обязательной смене хозяина [3, 8].

Механизм сохранения и передачи и локализация возбудителя фитогельминтоза растений настолько тесно связаны друг с другом и взаимно обусловлены, что с полным правом могут рассматриваться как две стороны одного явления или фазы одного непрерывного процесса.

Локализация (лат. *Localisatio* – расположение) – это место (клетки, ткани, органы, части растения) преимущественного пребывания возбудителя фитогельминтоза в организме зараженного растения. Процесс становления локализации разных видов фитогельминтов происходил в зависимости от их таксономических характеристик и особенностей их растения-хозяев.

Специфическая локализация фитогельминта, которая допускает выведение его тем или иным способом из хозяина во внешнюю среду, и, таким образом, связана с МСП, является определяющим фактором для большинства широко распространенных инвазионных болезней.

В процессе эволюции одни виды патогенных фитогельминтов приспособились к паразитированию во многих видах растений (мелойдогины, пратиленхи, клубневая нематода) или нескольких их видов (картофельные глободеры, тысячелистниковая ангвина, сосновая нематода, рисовая стеблевая нематода), а другие – только в организме одного растения (яблоневая глободера). Эта способность фитогельминтов именуется в настоящее время гостальной специфичностью [23, 48].

Вторым очень важным приспособлением во взаимоотношениях паразита и хозяина можно считать специфичность локализации фитогельминтов в организме растения. У большинства фитогельминтов выработался органнй или тканевый тропизм – способность паразитировать лишь в определенных органах или тканях, наиболее благоприятных для их жизнедеятельности. Различные ткани и органы

растений настолько неодинаковы по своему биохимическому составу, что не приходится удивляться тому, что фитогельминты специализируются не только на растениях определенных видов, родов и семейств, но и на совершенно определенных тканях и органах растений: почках, стеблях, листьях, плодах, цветах, клубнях, корнях. По этому признаку многие фитогельминты получили свое название: листовые, почковые, стеблевые, клубневые, корневые нематоды [17, 52, 67].

Процесс становления локализации разных видов фитогельминтов отражает их таксономическое положение и обусловлен природой растений-хозяев. А.А. Парамонов [83, 84] разделил фитогельминтов на два исторически возникших потока форм по характеру заселения паразитами органов и тканей растений. Первый поток – это фитогельминты подотряда *Aphelenchata* и надсемейства *Tylenchoidea*, которые исторически связаны с гифомицетами (грибами), и, подобно им и вслед за ними, овладели всеми органами явнобрачных – корневой системой, зелеными органами и гаметофитом. Большинство из них способны к микрохилофагии и характеризуются многообразием локализации в органах растений: корнях (корневая субангвина), стеблях (сосновая нематода), почках и листьях (хризантемная, земляничная нематоды), а также их производных – луковичах (луковый дитиленх), клубнях (клубневая нематода), корнеплодах (стеблевая нематода), цветках (ангвины) и плодах (рисовый и арахисовый афеленхоиды). Характерной особенностью некоторых видов этих фитогельминтов является их способность вызывать четыре основных типа новообразований – галлов.

Галлы – автономные или неавтономные патологические новообразования, возникающие на отдельных и определенных участках или сложных органах растений вследствие местных продуктивных процессов (гиперплазии, гипертрофии, метаплазии), вызванных локальной инвазией и играющих для возбудителей фитогельминтозов экологическую роль среды обитания [111, 118, 121]. Эпифитотиологическая роль галлов заключается в кондиционировании микроэкологических условий развития фитогельминтов и защите их от врагов, представлении им возможности полностью или частично осуществить цикл развития и повысить эффективность механизма сохранения и передачи в пространстве и времени [88, 168].

Галлы ангвинин специфичны. Главный их признак – наличие внутренней полости, в которой последовательно живут развившиеся

из инвазионных личинок (вышедших из галлов прошлого года) самки и самцы и их потомство, достигшее стадии личинок II–IV возраста. В галлах ангвинин не образуется каких-либо структур типа гигантских клеток и в них не развиваются сапробиотические процессы. Особенности образования таких галлов сохраняются независимо от их локализации. Корневая злаковая субангвина паразитирует на корнях злаков и образует галлы принципиально того же типа, что и ангвины в надземных органах [48, 52, 91, 182, 186, 208, 219].

Кроме корневых галлов существуют еще три группы галлов. Пырейная ангвина вызывает галлы в корневой шейке или в утолщениях нижних междоузлий пырея. Семь видов ангвин вызывают стеблевые и листовые галлы. Пшеничная, пурпурная, мятликовая, пырейноцветковая ангвины образуют галлы на репродуктивных органах – семенные галлы [48, 115, 130, 229]. Нет никакого сомнения, что взаимная адаптация ангвинин и растений-хозяев, направленная на образование локализованных галлов, внутри которых паразиты проходят весь цикл своего развития, характерна для наиболее высоко специализированных фитогельминтов этого потока [111].

Другой поток паразитических нематод, характерной чертой которых является наличие мощного стилета и отсутствие микохилофагии, локализуется только в корневой системе явнотрачных. Фитогельминты из надсемейства *Hoplolaimoidea* паразитируют как на поверхности, так и внутри корней растений. Вначале филогенетически корневой системой овладели эктопаразитические нематоды, позднее – специализированные эндопаразиты, характеризующиеся новыми взаимоотношениями с растениями. Эндопаразитизм неизменно ведет к инвазионным и патологическим процессам в корневой системе. Среди корневых эндопаразитических нематод широко распространены седентарные фитогельминты [210, 219, 222].

По итогам многочисленных опытов было показано, что различные зоны корней привлекают нематод неодинаково; в большинстве случаев наибольшая аттрактивность присуща зоне роста. Скорость движения нематод возрастает в непосредственной близости к корням. У личинок она выше, чем у взрослых особей. Это объясняется большой инвазионной активностью личинок по сравнению с половозрелыми особями. Инвазионные личинки, привлекаемые корневыми выделениями, достигают корней и внедряются в них, поражая, таким образом, растение [29, 80, 223, 227].

Локализацию фитогельминтов в корневой системе растений определяет способ их питания. Часть фитогельминтов – корневые эктопаразитические нематоды – сохраняет тесные связи с ризосферой и почвой. Это наиболее примитивный тип фитогельминтов с мощным стилетом, которые становятся перфораторами корней или питаются на корневых волосках и зоне роста корней. Другие фитогельминты – мигрирующие эндопаразиты, которые, проникая в корни, вызывают некроз тканей. Некрогенная реакция пораженных корней провоцирует адаптивную реакцию фитогельминтов. Одни из них (пратиленхи, ротиленхи) при возникновении некроза уходят в ризосферу и инвазируют другие растения. Вторая группа фитогельминтов (норовая нематода, гишманиелла, банановый геликотиленх), отступая перед некрозом, уходят не в почву, а в соседние непораженные участки корней. Третья группа фитогельминтов способствует развитию в корнях питающих «гигантских» клеток, которые приобретают значение трофических посредников между фитопаразитической нематодой и растением. Эти отношения способствуют нейтрализации некрогенных реакций тканей растений на период времени, необходимый для завершения онтогенеза седентарных фитогельминтов [83, 84, 118, 198].

Морфо-физиологические изменения, возникающие в клетках корней растений под влиянием паразитирования личинок и взрослых особей седентарных нематод родов *Meloidogyne*, *Meloidodera*, *Heterodera*, *Globodera*, *Cactodera*, *Nacobbus*, *Rotylenchulus*, *Tylenchulus*, а также различные типы реакций растений-хозяев на внедрение личинок нематод указывают на возможные пути возникновения различных взаимоотношений между эндопаразитом и хозяином в процессе эволюции. В результате питания эктопаразитов на корнях, чаще всего, пораженные ими клетки сравнительно быстро погибают. Нематоды родов *Tylenchulus*, *Meloidodera* и др. стимулируют развитие особых питающих клеток – гигантских, которые в течение их жизни не погибают. Гигантская клетка – это сильно гипертрофированная модифицированная клетка, заполненная цитоплазмой с многочисленными органеллами: митохондриями, пластидами, вакуолями, цистернами эндоплазматического ретикулума и одним увеличенным амебоидным ядром. В некоторых случаях в клетке располагается несколько ядер, которые возникают немитотическим путем. Цитоплазму гигантской клетки с соседними элементами ксилемы и флоэмы связывают поровые поля с многочисленными плазмодесмами. Стенки гигантской клетки утолщены, особенно вблизи головы не-

матоды. Иногда происходит гипертрофия и гиперплазия соседних клеток. Размеры и форма гигантской клетки варьируются в зависимости от вида нематоды, а также от сорта, вида и фазы развития растений-хозяев [17, 53, 116, 118]. Нематоды родов *Heterodera*, *Rotylenchulus*, *Meloidodera*, *Atalodera*, *Nacobbus*, *Verutus*, *Thecavermiculatus*, *Sphaeronema*, *Afenestrata* индуцируют синцитий, представляющий собой многоядерное клеточное образование, возникшее путем частичного лизиса клеточных стенок и слияния их протопластов. Стенки синцития, прилегающие к головному концу нематоды, утолщены; гипертрофированные ядра имеют амебонидную форму. Гранулированная, плотная цитоплазма синцития сильно вакуолизирована, органеллы разрушены [80, 100, 207, 219, 224, 234, 244]. Галловые нематоды рода *Meloidogone* вызывают гипертрофию и гиперплазию клеток различных тканей в корнях растений-хозяев, образуя корневые галлы. Внутри галла расположена группа сильно гипертрофированных многоядерных (от 2-х до 12-ти) клеток, которые получили название «гигантских клеток» или «ценоцитов».

Для всех указанных групп нематод характерны одинаковые источники питательных веществ – клетки и ткани корневой системы. Обычно фитогельминты питаются веществами, имеющимися в сосудистой системе корней [80, 88, 219]. Расположение синцития по-разному влияет на развитие нематод. Самки *Rotylenchulus reniformis* и *Heterodera glycines* лучше развиваются вблизи протоксилемы, чем вблизи протофлоэмы. Локализация седентарных фитогельминтов в функционирующей и вегетирующей растительной ткани специфична и зависит как от особенностей паразитов, так и растений. В связи с тем, что клетки и ткани реагируют на присутствие фитогельминтов адаптивно и активно воздействуют на них, между возбудителем фитогельминтоза и растением возникают в высшей степени сложные и динамичные взаимоотношения. С одной стороны, фитогельминты воздействуют на клетки растительной ткани и изменяют ее, с другой – в патологическом процессе ткань вырабатывает защитные реакции или компромиссные механизмы, помогающие сосуществовать паразиту и растению-хозяину [53, 67, 108, 208].

Наиболее существенными особенностями растений-хозяев, от которых зависит локализация возбудителей фитогельминтозов, являются следующие:

1. Возможность осуществления тесного контакта фитогельминта и растения-хозяина. Чем выше плотность популяций расте-

ний-хозяев, тем выше вероятность обнаружения фитогельминтами восприимчивых растений, которые они могли бы инвазировать.

2. Различная восприимчивость отдельных растений, сортов, видов растений-хозяев к нематодной инвазии.
3. Наличие у растения-хозяина морфо-функциональных особенностей, способствующих адаптации фитогельминта к паразитированию на растениях. Фитогельминты вырабатывают много различных ферментов, которые позволяют им заражать корни растений и защищать себя от защитной реакции растений.
4. Совпадение биологических часов растения-хозяина и фитогельминта, способствующее выживанию второго на теле или в теле первого.
5. Синтез и выделение растениями соединений-аттрактантов, играющих сигнальную роль для фитогельминтов в поиске и нахождении необходимого растения-хозяина в природе.
6. Характеристика биотопа, заселяемого популяциями растения-хозяина, и фитогельминта, влияющего на их взаимоотношение и локализацию паразита.
7. Продолжительность периода эволюционного взаимоотношения, сложившегося между популяциями растения-хозяина и фитогельминта.
8. Пути распространения семян и плодов растения-хозяина и механизм сохранения и передачи фитогельминта, обеспечивающие их встречу в природе.

Проведенный выше анализ локализации фитогельминтов является убедительным свидетельством высокой приспособляемости этих паразитов к среде обитания. Безусловно, именно эта приспособляемость предопределила их биологический расцвет и дала возможность заселить все органы и ткани растений. Локализация возбудителей фитогельминтозов зависит от экологически обусловленных особенностей строения, тканевой дифференциации и процессов роста поражаемых органов, синхронизации морфо-физиологические и биологические особенности паразита. Кроме того, на специфическую локализацию возбудителей фитогельминтозов оказывает определенное влияние течение инвазионного, патологического, эпифитотического и эволюционного процессов при широко распространенных фитогельминтозах.

Анализ сущности локализации разных видов фитогельминтов показывает, что их локализация в растениях меняется в зависимости от роста и развития, экологической характеристики фитогельминтов и их жизненных циклов (см. табл. 4.1). Во многом это определяется и эпифитотическим процессом. С точки зрения эпифитотиологии локализация фитогельминтов изменяется в зависимости от места внедрения, перемещения в растении, развития инвазионного и патологического процессов и места выхода из растения. Можно отметить следующие виды локализации возбудителей фитогельминтозов:

- 1) инвазионная локализация – место входа и питания на первом этапе инвазии;
- 2) специфическая локализация – ткань и орган растения, где протекает инвазионный и патологический процессы;
- 3) локализация фитогельминта на выходе при завершении развития паразита или растения.

Для некоторых возбудителей фитогельминтозов (седентарные корневые фитогельминты, субангвины) место внедрения, паразитирования и выхода остается постоянным. Для других фитогельминтов характерны два (пратиленхи, клубневая, стеблевая нематоды, осоковая ангина) или три (пшеничная ангина, рисовая листовая нематода, стеблевая нематода конских бобов) вида локализации. Важно знать пути миграции фитогельминтов от места входа в растение до специфической локализации, а также от места паразитирования до выхода паразитов из растения. Миграция может осуществляться фитогельминтами внутри растительной ткани (пратиленхи, банановый геликотиленх, норовая нематода, дитиленхи), по поверхности стеблей и листьев (земляничный и рисовый афеленхоиды, хризантемная, папоротниковая нематоды) или в ризосфере корней (паратиленхи, геликотиленхи, гетеродеры). Пути миграции имеют важное значение для семенного МСП [148]. При вегетативном размножении растений фитогельминты мигрируют в точки роста (усы, листья, стебли, корневища, столоны) и распространяются вместе с посадочным материалом (рис. 4.1). Миграционный МСП характерен для дитиленхозов декоративно-цветочных культур, хмеля (рис. 4.2), земляники, лука, чеснока; афеленхоидозов земляники, фиалки, мяты; скутеллонемоза банана [67, 167, 168, 183, 219].

Во многих случаях возбудители фитогельминтозов проникают в проростки, зоны роста и деления клеток. Дитиленхи локализируются в подсемядольном колене проростков клевера, пратиленхи – в корне. С

Таблица 4.1

Локализация возбудителей фитогельминтозов в растениях

Фитогельминтоз, растение-хозяин	Характеристика растения-хозяина			Характеристика возбудителя				Локализация возбудителя в растении		
	Время возможного инвазирования		Размножение	Вид	Образ жизни и особенности паразитирования	Количество поколений в год	Первичное место обитание	При внедрении	Специфическая	При выходе
	Год вегетации	Фаза развития								
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Паратилеоз клевера лугового	I–III	От проростков до окончания развития	Половое	Паратилеоз обыкновенный	Митрирующий эктопаразит корней	3–5	Почва	Ризосфера, корневые волоски	Эпидермис корней, корневые волоски	Ризосфера
Пратиленоз клевера лугового	I	От проростков до цветения	Половое	Пратиленоз проникающий	Митрирующий эндопаразит корней	1–3	Почва	Ризосфера, молодые корни	Корни	Корни, ризосфера
Субантиноз злаков	I–III	Всходы – окончание вегетации	Половое	Корневая субантинина	Галлообразователь	1	Почва	Корни	Корни, галлы	Корни, галлы
Гетеродероз сахарной свеклы	I	Всходы – окончание вегетации	Половое	Свекловичная гетеродера	Седентарный паразит корней	2–4	Почва	Корни	Корнеплод	Корни, корнеплод, ризосфера
	II									
						2–4	Корнеплоды	Корни, ризосфера	Корни	Корни, ризосфера

Продолжение таблицы 4.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Радофелз банана	I	Всходы – окончание вегетации	Вегетативное	Норовая нематода	Мигрирующий эндопаразит корней	3-5	Почва	Корни	Корни	Корни, ризома
	II					3-5	Ризома	Ризома, корни		Ризосфера, корни, ризома
Мелойдогеноз калл	I	Всходы – окончание вегетации	Вегетативное	Мелойдогены	Седентарный паразит корней	2-4	Почва	Корни, корневые	Корни, корневые	Корни, корневые
	II					2-4	Корневые	Корневые		
Дитилеоз картофеля	I	Всходы – окончание вегетации	Вегетативное	Клубневая нематода	Мигрирующий эндопаразит корней	3-5	Клубень	Стебель, клубень	Клубень, стебель	Клубень, почва
	II							Клубень		
Дитилеоз лука: чернушка	I	Всходы – окончание вегетации	Половое	Стеблевая нематода	Мигрирующий эндопаразит листьев и корней	1-2	Почва	Стебель, листья	Листья	Листья, луковича
	II							Луковича, листья		
Севек	III	Всходы – окончание вегетации	Вегетативное	Стеблевая нематода	Мигрирующий эндопаразит листьев и корней	2-3	Луковича	Луковича, листья	Листья, луковича	Листья, луковича, почва
								Луковича, листья		
Репка	III	Всходы – окончание вегетации	Вегетативное	Стеблевая нематода	Мигрирующий эндопаразит листьев и корней	2-4	Луковича	Луковича, листья	Листья, луковича	Листья, луковича, почва
								Луковича, листья		
Репка на семена	III	Всходы – окончание вегетации	Половое	Стеблевая нематода	Мигрирующий эндопаразит листьев и корней	3-5	Луковича	Луковича, листья	Листья, луковича, цветоносы	Листья, луковича, цветоносы, семена
								Луковича, листья		

Окончание таблицы 4.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Дитиленхоз земляники	I	Всходы – окончание вегетации	Вегета- тивное	Стебле- вая нематода	Мигрирующий эндопаразит листьев и стеблей	2–3	Почва	Точка роста, листья	Листья, стебель, усы	Листья, стебель, усы, почва
	II						Усы			
Парангви- ноз пырея	I	Всходы – окончание вегетации	Вегета- тивное	Пы- рейная паранг- вина	Галлообразова- тель	1	Почва	Точка роста, листья	В галле стебля, осно- вание стебля	В галле стебля, основание стебля
	II						Галл на корневи- ще			
Ангиноз осоки	I	Всходы – окончание вегетации	Половое, вегета- тивное	Осо- ковая ангина	Галлообразова- тель	1	Галлы на сухих листьях	Точка роста, листья	В галле листа	В галле листа
Ангиноз пшеницы	I	Всходы – окончание вегетации	Половое	Пше- ничная ангина	Галлообразова- тель	1	Галлы в почве	Точка роста, листья, стебли	Конос	Галлы в коносе
Бурсафе- ленхоз сосны	II–XV	Саженцы, деревья	Половое	Со- сновая стволо- вая нема- тода	Мигрирующий эндопаразит ствола	5–10	Ствол дерева	Листья, ветки	Ветки, ствол	Ствол
Афеленхой- доз риса	I	Всходы – окончание вегетации	Половое	Рисовая листовая нематода	Мигрирующий экто- и эндо- паразит	6–8	Семена	Точка роста, листья, стебли	Стебли, метелка, семена	Стебли, метелка, семена
Дитиленхоз конских бобов	I	Всходы – окончание вегетации	Половое	Стебле- вая нема- тода	Мигрирующий эндопаразит	2–3	Семена	Точка роста, стебли	Стебли, бобы	Стебли, бобы, семена

Рис. 4.1. Поражение листьев и растений мяты перечной дитиленхозом

Источник: [129].

Рис. 4.2. Дитиленхоз (*Ditylenchus dipsaci*) хмеля
(справа – непораженное растение)

течением времени и развитием растений фитогельминты мигрируют в другие органы или части растений. Дитиленхи перемещаются в стебли и листья клевера, где протекают инвазионный и патологический процессы. Специфической локализацией пратиленхов остаются корни. При старении, гибели корней или сильной некротической реакции пратиленхи выходят из корней и инвазируют молодые корни, при неблагоприятных условиях (например, засуха) остаются в корнях. Для красноклеверных дитиленхов локализация на выходе также не отличается от специфической локализации. Инвазионные личинки IV возраста при достижении высокой численности в тканях растений мигрируют из них в почву в поисках новых растений-хозяев [68, 77, 99, 217, 241].

Пшеничная ангвина инвазирует проростки и питается на клетках в точке роста листьев и стеблей, а с ростом растений инвазионные личинки мигрируют в генеративные органы, где формируют семенные галлы и заканчивают свое развитие. Сходные типы локализации характерны для возбудителей дитиленхоза конских бобов, афеленхоидоза риса, которые в состоянии анабиоза сохраняются в семенах [74, 131, 242].

Клубневая нематода картофеля из инвазированных клубней мигрирует в стебли, где питается и размножается, но патологический процесс слабо выражен. При формировании столонов и клубней клубневые нематоды мигрируют в них из стеблей и почвы. В клубнях, где нематоды сохраняются до следующего вегетационного периода, происходит основной патологический процесс. Возбудители дитиленхоза инвазируют проростки лука, затем мигрируют в листья, где протекают инвазионный и патологический процессы. К осени часть из них мигрирует в луковичу, где они сохраняются до следующего года. Другая часть дитиленхов остается в высохших листьях в состоянии анабиоза, весной выходит из них в почву и ищет новых растений-хозяев.

Для картофельных глободер, которые имеют одно поколение за вегетационный период, локализация остается постоянной. Инвазионная личинка проникает в корень, формирует синцитий, питается и превращается в шарообразную самку, которая, разрывая эпидермис корня, выходит задним концом на его поверхность. Циста легко отделяется от корня и сохраняется в почве [170].

Возбудители мелойдогиноза овощных культур в защищенном грунте локализируются в корне. Но, в отличие от картофельных глободер, галловые нематоды дают от 3-х до 6-ти поколений за вегетационный период. Инвазионные личинки второго и последующих поколений могут

оставаться в зоне галла, где формируют ценоциты и, соответственно, сингалл. Другие мигрируют в почву и инвазируют новые корни, то есть локализация мелойдогин – корневая система растений [168].

Возбудители фитогельминтозов в процессе длительной эволюции приобрели определенную органотропность – специфическую локализацию в растении, и вызывают специфический патологический процесс. Специфическая локализация возбудителя фитогельминтоза в растении играет важную роль и определяет способ выведения фитогельминтов из растения. Различные элементы среды обуславливают пребывание и перемещение возбудителя инвазии во внешней среде. Взаимосвязь между локализацией возбудителя фитогельминтоза в растении и его механизмом сохранения и передачи является основой протекания эпифитотического процесса при широко распространенных фитогельминтозах.

5. ХАРАКТЕРИСТИКА ТИПОВ МЕХАНИЗМА СОХРАНЕНИЯ И ПЕРЕДАЧИ ВОЗБУДИТЕЛЕЙ ФИТОГЕЛЬМИНТОЗОВ

Миграция – это необходимое условие для биологического прогресса вида.

А.А. Парамонов

Сущность эпифитотий фитогельминтозов может быть понята на основе анализа эпифитотического процесса. С одной стороны, это процесс взаимодействия между популяциями фитогельминта и растения-хозяина. С другой стороны, это ряд связанных между собой и возникающих один из другого эпифитотических очагов фитогельминтоза. В последнем определении выражена непрерывность и дискретность эпифитотического процесса, а также (и это главное) намечен переход от отдельных заболеваний растений к массовому поражению, от очагов в биогеоценозах к эпифитотиям фитогельминтозов в агроэкосистемах [150]. Эволюция фитогельминта связана не только с видом растения-хозяина, среди популяций которого поддерживается его существование, но и с механизмом сохранения и передачи. МСП – не случайное, а закономерное явление, обусловленное сущностью паразитизма фитогельминтов.

Довольно много известно о популяциях растения-хозяина и фитогельминта, но как происходит переход фитогельминтов от источника инвазии к восприимчивому растению, в большинстве случаев остается неизученным. Для того, чтобы состоялось взаимодействие фитогельминта и растения-хозяина, нужна, как минимум, их «встреча», которая как раз и обеспечивается реализацией МСП. Таким образом, МСП и принадлежит детерминирующая роль в развитии эпифитотического процесса [142, 152].

В эпидемиологии приспособленность паразитов к определенным путям перемещения от источника инвазии к восприимчивым хозяевам называют механизмом передачи возбудителя инвазии. Основоположник концепции эпидемического процесса, Л.В. Громашевский [136], писал, что механизм передачи выражает целую совокупность биологических приспособлений и состояний, претерпеваемых патогенным паразитом при перемещении от зараженного организма к здоровому. С одной стороны, это приспособленность паразита к организму хозяина, а с другой – адаптированность к условиям среды в процессе смены своего хозяина. Он указывал, что между локализацией возбудителя болезни в организме человека и тем механизмом передачи, которым передается возбудитель болезни, существует обязательное и полное соответствие.

Естественные варианты механизма передачи (МП) соответствуют 4-м типам анатомо-физиологических систем:

- пищеварению – фекально-оральный МП;
- дыханию – респираторный (воздушно-капельный, аэрозольный, воздушно-пылевой);
- кровообращению – трансмиссионный;
- наружным покровам – контактный.

Для пятого МП – вертикального, характерно перемещение возбудителя болезни от матери к плоду, без выхода во внешнюю среду [64, 137].

В отличие от сельскохозяйственных животных и человека, имеющих 4 типа анатомо-физиологических систем и возможность к активному движению, растения обычно прикреплены к питающему субстрату, из которого они получают воду и минеральные вещества. Органы растения подразделяются на вегетативные (лист, стебель, корень) и репродуктивные (цветки и плоды). Если животные сами мо-

гут найти паразитов, то паразиты растений должны сами находить хозяев. Однако эти отличия растений не оказывают существенного влияния на эпифитотический процесс при болезнях, в том числе и гельминтозах, развивающихся при наличии источников инвазии, механизмов передачи и восприимчивых растений [3, 143].

Как в эпидемическом и эпизоотическом процессах, так и эпифитотическом МП возбудителя предусматривает три этапа [26, 123, 136, 138]. Первый этап – механизм времени и разделения-разъединения фитогельминта и растения-хозяина; второй – механизм сохранения во времени и перемещения в пространстве; третий – механизм воссоединения дочерних особей фитогельминта с новым хозяином (рис. 5.1).

Рис. 5.1. Схема эпифитотического процесса при фитогельминтозе во времени и пространстве

Механизм разделения обусловлен процессами, происходящими в инвазированном растении и фитогельминтах: 1) физиологическими и патологическими процессами в растении-хозяине – загнивание пораженных органов, окончание развития или вегетации, гибель растения; 2) видовыми особенностями возбудителей фитогельминтозов – наличием стадий (личинки II, IV возраста, взрослые особи), для которых характерна способность к эмиграции из пораженных органов и растений; 3) инвазионным процессом – в зависимости от локализации фитогельминтов в растении (семена, стебель, листья, корни, запасающие органы, органы вегетативного размножения) [143].

Механизм деления включает также миграцию фитогельминтов из растения, стадии сохранения в отмерших тканях – яйца, личинки, яйцевые мешки, цисты, специальные образования в тканях растений – галлы.

Передача возбудителей фитогельминтозов не случайная, а закономерная особенность эпифитотического процесса, состоящая из целой совокупности биологических приспособлений и состояний, претерпеваемых фитогельминтами при перемещении от инвазированного к новому восприимчивому растению. В табл. 5.1–5.3 представлены разные МСП возбудителей фитогельминтозов, в зависимости от специфической локализации, стадии сохранения (выживания), факторов надежности, сохранения и передачи. Разные варианты МСП создают структурное многообразие, которое можно классифицировать на две категории и пять типов. В зависимости от функционирования эпифитотического процесса при фитогельминтозах в биогеоценозах, агробиоценозах или в искусственных экосистемах 20 МСП мы подразделили на две категории: естественные (природные) и искусственные [152].

К первой категории отнесли двигательный, вагильный (подвижный) тип МСП, который характеризуется врожденной способностью нематод к движению, и этим отличается от МСП возбудителей инфекционных болезней [3, 136, 138]. Этот тип включает эмиграционный и миграционный МСП. За счет самостоятельного движения фитогельминты выходят из источника инвазии и, при наличии пленочной воды в почве, в субстрате проползают и заражают новое растение. Производным эмиграционного механизма передачи является миграционный, для которого характерна миграция фитогельминтов от растения к растению при их соприкосновении и наличии воды, с последующим внедрением в органы специфической локализации [155].

Эмиграционный МСП характерен для всех возбудителей фитогельминтозов. Паразитические нематоды подвижны, могут активно отыскивать растения-хозяева на ограниченных пространствах (от 1 до 50 см) и мигрировать в органы специфической локализации. Этим определяется значительно большая оригинальность МСП возбудителей фитогельминтозов, чем МСП патогенов инфекционных болезней [3, 24, 171].

Анализ других базисов МСП возбудителей фитогельминтозов показывает, что их можно подразделить на три типа: хронологический, горизонтальный, вертикальный. К хронологическому типу МСП (по-

строенному в порядке последовательности событий во времени), осуществляемому из года в год, относятся те, для которых характерно, что возбудитель фитогельминтоза в стадии сохранения ожидает в почве или другом субстрате прорастания семян или почек растения-хозяина в течение короткого (дитиленхоз картофеля, гетеродероз зерновых) или продолжительного времени (глободероз картофеля, дитиленхоз лука, чеснока). Первый и третий этапы МСП этого типа относительно кратковременны, а второй этап – разъединение, когда фитогельминты пребывают в среде – весьма разнообразен по времени и содержанию. На этом этапе очень важен базис – способность к сохранению во времени. Поэтому для фитогельминтов, кроме механизма передачи, имеет очень важное значение и механизм сохранения возбудителей фитогельминтозов: наличие стадий выживания и факторов надежности. Совершенствование механизмов сохранения возбудителей (яйцевые мешки, диапауза, галлы, цисты) с целью их изоляции от окружающей среды повышает эффективность МСП. С хронологическими особенностями МСП связана сезонность фитогельминтозов, которая резко выражена в тех случаях, когда передача возможна лишь в определенное время года. Для многих фитогельминтов она связана с весной, с периодом массового прорастания семян и отрастания многолетних растений. Растения ведут неподвижный образ жизни, что обусловило характерные особенности хронологических механизмов передачи возбудителей фитогельминтозов. Они в значительно большей степени, чем паразиты животных, используют фактор времени, а не горизонтальный тип МСП. Для того, чтобы попадать от одного поколения растений-хозяев к другому, от одного вегетационного периода к другому, фитогельминты приспособились к переживанию неблагоприятных условий в почве, растительных остатках, галлах. В случае короткого периода ожидания личинки многих видов фитогельминтов (гетеродеры, дитиленхи, мелойдогины, паратиленхи) под воздействием низких или высоких температур, перепада температур и влажности почвы выходят из состояния диапаузы или покоя, мигрируя в сторону растений-хозяев [143].

Для возбудителей фитогельминтозов, которые ждут в почве несколько лет появления растения-хозяина, важную роль играют информационные сигналы от растения к фитогельминту. Личинки картофельных глободер выходят из цист под влиянием корневых диффузатов растения-хозяина. Этот сигнал личинки могут ждать более 7-ми лет [191]. Необходимо добавить, что если яйца и личинки сохраняются в по-

чье многие годы, то генетический материал этой популяции фитогельминта может расселиться во времени на годы, десятилетия.

Хронологический тип отличается от горизонтального типа МСП возбудителей фитогельминтозов тем, что сохранение во времени и расселение в пространстве имеют свои особенности. Хотя в обоих типах возбудители выходят во внешнюю среду, но при горизонтальных механизмах сохранения и передачи имеются переносчики, транспортные средства. Во многих случаях они представлены определенными видами животных, к которым как растение-хозяин, так и фитогельминт адаптированы в филогенезе. Фитогельминты также распространяются пассивно: ветром, водой, животными, человеком (табл. 5.1).

В отличие от этих двух типов, при вертикальном МСП передача от родительских растений к потомству происходит через семена, а также клубни, усы и другие органы вегетативного размножения. Это связано с тем, что фитогельминты мигрируют в точки роста (в меристемы корней и побегов) и в семена, где концентрация пищевых ресурсов наиболее высокая. С меристемами связаны перспективы роста и возможность инвазировать новые растения при вегетативном размножении (табл. 5.2).

Для вертикального типа характерны семенной и миграционно-клоновый МСП.

Кроме категории естественных, существует еще категория искусственных МСП, сформировавшихся в результате деятельности человека или, точнее, созданных человеком, и в природе сами по себе не встречающихся. В эту категорию входит антропогенный тип МСП. К нему относятся инструментальный, биотехнологический, почвенно-мультипликативный МСП. При инструментальном МСП инокуляцию фитогельминтами проводит человек с помощью инструментов или приборов (дитиленхоз луковиц, клубней, корнеплодов растений-хозяев, плодов кабачка). Биотехнологический МСП – производный от миграционного и инструментального МСП (афеленхоз риса, сенполии, земляники) (табл. 5.3). Почвенно-мультипликативный характерен при выращивании рассады, саженцев и проростков. Этот МСП наблюдается в рассадниках, где рассаду и саженцы выращивают на зараженной почве, а затем растения пересаживают на незараженные площади и поля. В результате наблюдаются эпифитотии мелодгиноза овощных, технических, плодовых, декоративных растений в защищенном и открытом грунте.

Таблица 5.1

**Двигательный и хронологический типы механизмов сохранения
и передачи возбудителей фитогельминтозов**

Категория	Естественные (природные) МСП				
	Врожденная способность нематод к движению и инвазированию растений	Способность к сохранению (переживанию неблагоприятных условий) во времени: наличие стадий выживания и факторов надежности			
Тип	Двигательные МСП возбудителей фитогельминтозов	Хронологические механизмы сохранения и передачи			
Специфическая локализация	Надземные органы, корни, ризосфера	Надземные органы	Корни, корневища, столоны, почва (ризосфера)	Надземные органы	Генеративные органы
	Эмиграционный	Миграционный	Почвенный	Вегетативно-почвенный	Псевдосеменной
Стадия сохранения и факторы надежности	Подвижные стадии	Подвижные стадии	Анабиоз разных стадий нематод, инвазионные личинки II и IV стадий, яйцевые мешки, галлы, цисты	Растительные остатки, галлы	Инвазионные личинки, анабиоз, галлы
Факторы сохранения и передачи	Наличие воды в среде или пленка воды на поверхности	Наличие полостей в тканях растений и пленки воды	Почва, растительные остатки	Растительные остатки, галлы в (на) почве	Растительные остатки, галлы в семенах
Фитогельминтозы (примеры)	Паратиленхоз, геликотиленхоз, лонгидороз зерновых и бобовых культур, дитиленхоз шампиньона	Дитиленхоз лиственного моха, ангийноз моха, афеленхойдоз папоротников. мятя	Гетеродероз, дитиленхоз, субангийноз мятлика, паратиленхоз клевера, мелой-догиноз, глободероз	Дитиленхоз лука, ангийноз тысячелистника, парангийноз пырея	Дитиленхоз люцерны, афеленхойдоз хризантемы, ангийноз пшеницы, мятлика, полевицы

Таблица 5.2
Антропогенный тип механизмов сохранения и передачи возбудителей фитогельминтозов

Категория	Искусственные МСП					
Базис	Использование методов биотехнологии		Использование методов агротехники при выращивании семенного и посадочного материала			
Тип	Антропогенные МСП					
Специфическая локализация	Неспецифическая и специфическая локализация в растениях	Культуры клеток тканей, проростка, клубней	Корни	Органы вегетативного размножения	Подземные органы вегетативного размножения	Корни, ризосфера, почва
Механизм сохранения и передачи	Инструментальный	Биотехнологический	Почвенно-мультипликативный	Миграционно-клоновый	Почвенно-контактный миграционный	Почвенно-контактный семенной
Факторы надежности	Культура фитогельминтов	Загрязнение фитогельминтами во время операции биотехнологии	Зараженная фитогельминтами почва, субстрат в рассадниках, питомниках	Все стадии развития	Анабиоз, личинки II и IV стадий, оотеки, цисты	Анабиоз, цисты
Транспортное средство	Искусственная инокуляция человеком	Миграция фитогельминтов	Человек	Человек	Человек	Человек
Факторы сохранения и передачи	Инструменты и приемы	Особенности методов, присутствие пленки воды	Зараженная фитогельминтами рассада, саженцы	Зараженный фитогельминтами посадочный материал	Зараженный фитогельминтами посадочный материал	Зараженные фитогельминтами семена
Фитогельминтозы (примеры)	Дитиленхоз луковых, клубней, корнеплодов,alloда кабачка, мелойдогиноз стеблей томата, мелойдогиноз черешков листьев сенполии	Афеленхозидоз земляники, риса, сенполии, мяты	Мелойдогиноз овощных культур, табака, гуавы	Дитиленхоз нарциссов, тюльпанов, чеснока, радиофолез банана, дитиленхоз картофеля, сладкого картофеля	Гетеродероз хмеля, парателенхоз ревеня, геликотиленхоз и рогеликотиленхоз банана, кактодероз кактусов	Гетеродероз сои, сахарной свеклы, зерновых, дитиленхоз клевера и люцерны, ангиноз пшеницы, мятлика, полевицы

На десятки километров ветер переносит сухие остатки диких, сорных, овоще-бахчевых и технических культур, в которых сохраняются личинки и яйца галловых и других фитопаразитических нематод [61, 62, 67, 75, 215, 217].

Ш.Х. Хуррамов [133] установил, что в почвенных частицах, переносимых ветром из Афганистана («афганец») в Среднюю Азию, обнаружены фитопаразитические нематоды родов *Meloidogyne*, *Rotylenchus*, *Helicotylenchus*, *Pratylenchus*, *Scutylenchus*, *Paratylenchus* – от 7-ми до 68-ми особей на 20 см³ почвы.

Эпифитотиология тщательно анализирует каждый компонент внешней среды, куда попадают возбудители болезней, выявляя те из них, которые могут способствовать передаче паразитов-возбудителей, заражению здорового восприимчивого растения и развитию эпифитотического процесса [3, 139, 171]. Их принято называть факторами передачи, осуществляемой в пространстве и времени. Их ни в коем случае нельзя смешивать с источником инвазии, то есть живым инвазированным растением-хозяином. Факторы передачи – это все те объекты или элементы среды, на (в) которых возбудители фитогельминтозов сохраняются, выживают, передвигаются, транспортируются, переносятся, но не являются естественной средой их размножения. Они обеспечивают механизм сохранения и передачи от источника инвазии к восприимчивым растениям. С точки зрения эволюционно-экологических позиций их подразделяют на природные и антропогенные факторы передачи (табл. 5.3).

К природным факторам передачи возбудителей фитогельминтозов в пространстве в течение вегетационного сезона относятся: вода, ветер, почва, растительные остатки, насекомые, птицы, травоядные и плотоядные животные. Из года в год передачу осуществляют почва, инвазированные семена, растительные остатки, галлы, загрязненный фитогельминтами посадочный материал.

Фактором передачи для многих видов паразитических нематод является вода – дождевая, талая, проточная, поливная. Поэтому в пониженных местах полей образуются очаги цистообразующих (*Heterodera schachtii*, *Globodera rostochiensis*, *Heterodera avenae*, *H. filipjevi*), галловых (*M. incognita*, *M. hapla*, *M. artiellia*) и стеблевых (*D. dipsasi*, *D. destructor*) нематод [30, 77, 98, 103, 120, 129].

В воде, вытекавшей из чеков рисовых полей, мы обнаружили от 8-ми до 62-х нематод *Aphelenchoides besseyi* на 100 л. Кроме этих фитопа-

МСП и факторы передачи возбудителей фитогельминтозов разных эпифитотологических групп инвазии

Таблица 5.3

№ п/п	Эпифитотологические группы инвазий (по локализации)	Механизм сохранения и передачи	Факторы передачи	
			Природные	Антропогенные
1	2	3	4	5
1.	Инвазии репродуктивных органов			
	Афеленхоидоз риса, арахиса, дитиленхоз конских бобов	Семенной (вертикальный)	По путям распространения семян	При посеве, перевозке семян
	Ангиноз пшеницы, злаковых трав	Псевдосеменной	По путям распространения семян	При недостаточной очистке семян
	Дитиленхоз лука, клевера, люцерны	Псевдосеменной	Семена и зараженный растительный материал	При недостаточной очистке семян
	Гетеродероз свеклы, сои, люцерны, зерновых, мелодитиноз томата	Псевдосеменной контактно-почвенный	Загрязнение семян почвой с ФГ	При уборке, транспортировке, посеве
	Ангинозы злаковых трав	Трансмиссивный неспецифический	Птицы, животные, поедающие семена и галлы	Сельскохозяйственные животные
2.	Инвазии листьев и стеблей			
	Бурсафеленхоз сосны, радикафеленхоз масличной пальмы, фергусолиоз эвкалипта, дитиленхоз* шампиньонов, радиофелоз* банана	Трансмиссивный специфический	Специфические насекомые-переносчики	Завоз специфических насекомых с ФГ с растительным материалом
	Дитиленхоз клевера, люцерны, ангинозы злаковых трав	Трансмиссивный неспецифический	Животные, поедающие растения	Сельскохозяйственные животные на пастбищах, лугах, полях; навоз без компостирования, вывезенный на поля; заготовка, перевозка сена

Продолжение таблицы 5.3

1	2	3	4	5
	Ангвинозы, дитиленхозы кормовых трав	Воздушный (ветровой)	Ветер, разносящий зараженные сухие листья и стебли	Заготовка, перевозка сена, соломы
	Ангвинозы, дитиленхозы трав, радинафеленхоз кокосовой пальмы, афеленхоидоз земляники, риса, дитиленхоз риса	Водный	Вода, разносящая зараженные листья и стебли	Полив, ирригация, мелиорация
3.	Инвазии органов вегетативного размножения			
	Прагитиленхозы, дитиленхозы декоративно-цветочных культур, хмеля, земляники, лука, чеснока, афеленхоидоз земляники, фиалки, мяты, мейойдогиноз кактусов, прагитиленхоз картофеля, радиофолоз, прагитиленхоз банана, skutellonemоз банана	Миграционный	Способность вегетативного размножения растений и миграция за растущими тканями растений фитотельминтов	При вегетативном размножении растений
	Тиленхулоз, кактедероз, гетеродероз хмеля, ротиленхулоз, геликотитиленхоз банана	Почвенный контактно-миграционный	Соприкосновение органов вегетативного размножения с почвой, зараженной ФГ	При вегетативном размножении растений (черешки, корневища, отводки маточного растения и т.д.) при загряднении их почвой с ФГ
4.	Инвазии запасющих органов			
	Дитиленхозы, мелойдогинозы, накобоз свеклы, моркови, картофеля, дитиленхоз лука, чеснока	Трансмиссивный	Животные при поедании корнеплодов, луковиц, клубней, корневищ, корней	Вывоз навоза на поля без компостирования, остатков после переработки

Продолжение таблицы 5.3

1	2	3	4	5
	Паратиленхоз сельдеря, гетеродероз, накобоз свеклы, глободероз картофеля	Контактно-трансмиссивный (факультативный)	Животные при поедании корнеплодов, луковиц, клубней, корневищ, загрязненных на поверхности почвой с ФГ	При промышленных сельскохозяйственных переработках, при хранении и транспортировке; вывоз навоза на поля без компостирования
	Дитиленхозы лука, чеснока, картофеля, мелойдогиноз картофеля	Контактно-миграционный	Наличие пленочной воды	При нарушении условий хранения, транспортировки
5.		Инвазии корней		
	Ротиленхулоз, мелойдогиноз, гетеродероз	Почвенно-воздушный	Ветер в пустынях и полупустынях	Ветер при ветровой эрозии и при наличии черного пара
	Паратиленхоз, геликотиленхоз, мелойдогиноз, гетеродероз	Контактно-трансмиссивный почвенный	Животные на поверхности ног и тела	Люди на обуви, сельскохозяйственный инвентарь, техника, транспорт
	Лонтидороз, пратиленхоз, гиришманиеллоз, афеленхойдоз, дитиленхоз риса	Водный	Вода (дождевая, талая, речная)	Вода при поливе, мелиорация, ирригация
	Субангиноз злаковых трав, мелойдогиноз, гетеродероз, глободероз	Трансмиссивный неспецифический	Животные при поедании корней	Вывоз навоза на поля без компостирования, остатков после переработки корней
	Все фитотельминтозы	Эмиграционный (горизонтальный)	Наличие пленочной воды в среде	Полив, сохранение влаги в почве

Окончание таблицы 5.3

1	2	3	4	5
6.	Инвазии проростков, рассады, саженцев			
	Практиленхозы, мелойдогинозы овощных, технических, субтропических культур, дитиленхоз лука, чеснока	Почвенно-мультипликативный (горизонтально-вертикальный)	Зараженная почва после выращивания материнского растения, семена рядом с материнским растением	Использование почвы, торфа, грунта, навоза, зараженных ФГ для выращивания рассады или саженцев; посев семян в зараженную ФГ почву рассадинок, парников, теплиц
	Практиленхоз, дитиленхоз, гетеродероз, паратилленхоз, мелойдогиноз, тилленхулоз, афетенхондоз	Почвенно-мультипликативный (горизонтально-вертикальный)	При вегетативном размножении (усы, листовые зародыши, отводки, отпрыски, луковички)	Посадка в зараженную почву усов, черенков, корневищ, кусочков клубней, посадочного материала, полученного методом биотехнологии
	Практиленхоз клевера, дитиленхоз озимого ячменя, пшеницы, кукурузы – после зерновых; мелойдогиноз льна – после клевера; мелойдогиноз хлопчатника – после люцерны	Почвенный	Сохранение нематод в сильно зараженной почве после выращивания выносливых растений-хозяев	Поражение и гибель проростков сельскохозяйственных культур после выращивания выносливых культур

* – экспериментально механизм сохранения и передачи не подтвержден;
ФГ – фитогельминты.

разитов риса, мы выявили единичные экземпляры нематод *Hirschmanniella* sp., *Xiphinema* sp., *Ditylenchus* sp., *Helicotylenchus* sp. [74].

Проведенный Ш.Х. Хурамовым [133] анализ водных проб из реки Амударья показал, что в 1 м³ воды были обнаружены от 5-ти до 52-х фитопаразитических нематод родов *Meloidogyne*, *Pratylenchus*, *Helicotylenchus*, *Xiphinema* и др. В воде, стекающей с плантаций овощных культур, пораженных мелойдогинозом, содержалось от 765-ти до 1870-ти личинок галловых нематод. Во время ливневых дождей (зимой и весной) в горах Средней Азии образуются селевые потоки. Анализ воды селевых потоков показал, что в 250-ти литрах содержалось от 3-х до 18-ти фитопаразитических нематод родов *Longidorus*, *Xiphinema*, *Helicotylenchus*, *Pratylenchus*, *Paratylenchus* и др. [132].

На полях, расположенных на территории пойм рек, формируются очаги гетеродерозов (*H. cruciferae*, *H. carotae*, *H. schachtii*, *H. glycines*) капусты, моркови, клевера [47, 49, 73, 91, 163, 247].

Во Владимирской области на острове в центре водохранилища были обнаружены цисты картофельной нематоды (методом биотеста), клеверной и злаковой нематоды, а также растения, пораженные тысячелистниковой и осоковой ангвинами. Эти наблюдения демонстрируют эффективность водного МСП [143].

Фитопаразитических нематод вместе с почвой могут переносить на ногах животные и люди. Присутствие животных (кошек и собак) на территории теплиц может способствовать распространению мелойдогин в защищенном грунте. Трое животных из 6-ти имели на лапах почву с личинками галловых нематод. На обуви сотрудников теплиц также обнаружили личинок галловых нематод [168].

В образцах почвы, собранных с копыт крупного и мелкого рогатого скота, обнаружены фитопаразитические нематоды *Aphelenchoides* spp., *Tylenchorhynchus dubius*, *Rotylenchus* sp., *Helicotylenchus* sp. и личинки галловых нематод *Meloidogyne* spp. в горных районах Средней Азии [132].

Животные, птицы, насекомые, связанные пищевыми цепями с растениями-хозяевами, являются транспортными средствами или переносчиками возбудителей фитогельминтозов и расселяют их в ареалах растений-хозяев. Установлено, что личинки пшеничной нематоды, стеблевые нематоды клевера, цисты картофельной нематоды, личинки галловых нематод и другие фитогельминты могут проходить через пищеварительную систему животных, вместе с фекалиями попадать в биотопы и заражать растения [13, 14, 15, 45].

В наших опытах изучали влияние искусственного желудочного сока (7 мл соляной кислоты и 7 г медицинского пепсина в 1000 мл воды) при 40°C в течение 18-ти часов на выживаемость и инвазионность двух видов фитогельминтов: золотистая картофельная нематода (цисты, личинки, яйца) и рисовый афеленхоид (в семенах и в культуре). Все виды нематод выдержали искусственное переваривание, хотя число выживших было очень небольшим (2,1–0,05%). Выжившие нематоды сохранили инвазионную способность, что подтвердили биотесты. Более выносливыми оказались яйца, личинки в цистах и семенах.

С целью установления возможности прохождения через пищеварительную систему теплокровных животных клубневой нематоды *D. destructor* были проведены опыты. Экспериментальным животным (домашняя свинья, овца, собака, куры, мыши) в два этапа, по 72 часа каждый, трехкратно (по одному разу в сутки) скармливали приманку – куски хлеба массой 15 г, пропитанные 1 мл суспензии *D. destructor*, содержащей особей клубневой нематоды в количестве не менее 200 особей на 1 мл дистиллированной воды. Через 24 часа после каждого скармливания у опытных животных отбирали образцы фекалий массой 25 г, из которых выделяли нематод модифицированным методом Бермана. Другую часть среднего образца оставляли для проведения биотеста с растениями-индикаторами (люпин многолистный *Lupinus polyphyllus*) [15]. Вороночный метод выделения нематод из фекалиев и помета опытных животных не обнаружил подвижных дитиленхов. Растения-индикаторы (*Lupinus polyphyllus*), выращенные на субстрате, содержащем фекалии опытных животных, были заражены *D. destructor* в количестве от 87-ми до 362-х экземпляров в 25 г растительного материала. Было установлено, что особи клубневой нематоды не проходят через желудочно-кишечный тракт домашних свиней, овец, собак, кур, мышей, но сохраняют жизнеспособность стадии яйца или, возможно, яиц внутри самок нематод.

Природные факторы передачи в агробиоценозах часто заменяются на антропогенные. Перенос ветром почвы и растительных остатков с фитогельминтами заменяется распространением с помощью транспортных средств, сельскохозяйственной техники, тары и т.д. При некоторых инвазиях (глободероз, дитиленхоз картофеля) процесс распространения связан не с одним, а со многими факторами передачи [106, 110, 143].

Пути передачи возбудителя инвазии – это комплекс факторов, участвующих в передаче возбудителя в конкретных условиях. Передача может происходить через почву, воду, органические удобрения, различные предметы, при участии живых переносчиков и транспортных средств, при непосредственном соприкосновении с зараженным растением-источником возбудителя инвазии [152].

Анализ механизмов сохранения и передачи возбудителей фитогельминтозов показывает, что их можно подразделить на 4 типа. К хронологическому типу (то есть построенному в порядке последовательности событий во времени) механизма передачи, осуществляемому из года в год, относятся те, при которых возбудитель фитогельминтоза в стадии сохранения ожидает в почве или другом субстрате прорастания семени или почек растения-хозяина в течение короткого (дителинхоз картофеля, бидероз зерновых) или продолжительного времени (глободероз картофеля, дителинхоз лука, чеснока). К этому типу относятся эмиграционный, почвенно-контактно-миграционный, псевдосеменной механизмы сохранения и передачи. Хронологический тип отличается от горизонтального типа механизма сохранения и передачи возбудителей фитогельминтозов тем, что сохранение во времени и расселение в пространстве имеют свои особенности. Хотя в обоих типах возбудители выходят во внешнюю среду, но при горизонтальных МСП имеются переносчики или транспортные средства (см. табл. 5.1).

В отличие от этих двух типов, вертикальный тип механизма сохранения и передачи возбудителя происходит без участия элементов внешней среды – от родительских растений к потомству через семена, клубни, усы и другие органы вегетативного размножения [32, 67, 154].

Кроме этих типов механизма передачи существует еще горизонтально-вертикальный, или почвенно-мультипликативный, который характерен для рассады, саженцев и проростков. Этот тип наблюдается в рассадниках, где рассаду и саженцы выращивают на зараженной почве [88, 168], а затем растения пересаживают на незараженные площади. В результате наблюдаются эпифитотии мелодгиноза овощных, технических, декоративных растений в защищенном и открытом грунте.

Таким образом, МСП инвазии – эволюционно сложившаяся биологическая приспособленность каждого возбудителя фитогельминтоза к определенным путям перемещения от источников возбудителя инвазии

к незараженным восприимчивым растениям, что обуславливает новые очаги фитогельминтоза и непрерывность эпифитотического процесса во времени и пространстве. С позиций учения о механизме сохранения и передачи инвазии мы можем находить конкретные карантинные и фитосанитарные нарушения, повлекшие за собой интенсификацию эпифитотического процесса и возникновение эпифитотий фитогельминтозов. Предупреждение этих нарушений или их устранение гарантированно обеспечит успех в борьбе с массовыми фитогельминтозами.

6. ОСОБЕННОСТИ МЕХАНИЗМОВ СОХРАНЕНИЯ И ПЕРЕДАЧИ ВОЗБУДИТЕЛЕЙ ФИТОГЕЛЬМИНТОЗОВ

Особый путь требует необычного механизма передвижения.

Правило механики

Пребывание возбудителя фитогельминтоза на (в) тех или иных элементах внешней среды обуславливает также и механизм воссоединения паразита с новым растением-хозяином. При попадании возбудителя инвазии в почву механизм сохранения и передачи будет почвенным (паратилехоз клевера, геликотилехоз томата, мелойдогиноз льна). Если фитогельминты попали в воду, инвазирование произойдет через воду (гиршманниеллоз и дитилехоз риса).

Когда возбудитель попадает к переносчику, то заражение нового растения произойдет при его питании (жуки-усачи при бурсафеленхозе сосны, пальмовый долгоносик при радинафеленхозе кокосовой пальмы). При трансмиссивном МСП травоядные животные, поедая инвазированные растения или их органы, пассивно переносят возбудителей фитогельминтозов (дитилехоз клевера, люцерны; парангвиноз пырея), которые вместе с фекалиями попадают на новые пастбища. Отсюда следует, что механизм воссоединения во многом зависит от элементов среды, где находится возбудитель фитогельминтоза (рис. 6.1). В степных районах фактором передачи является ветер, разносящий сухие листья и стебли с возбудителями дитилехоза и ангвиноза дикорастущих и сорных растений. На песчаных почвах растения с галлами на корнях также может разносить ветер.

Рис. 6.1. Эпифитотический процесс при трансмиссивных фитогельминтозах

Первая и третья фазы МСП возбудителя инвазии относительно кратковременны, а вторая фаза – разъединения, когда фитогельминты пребывают или перемещаются в среде – разнообразна по продолжительности и содержанию. Путь этот различен при разных фитогельминтозах и МСП: при эмиграционном механизме передачи (лонгидороз, мелойдогиноз зерновых, триходороз кукурузы) он составляет не более 0,5–0,7 м; при почвенном – более 5 км; при семенном – более 10 км (табл. 6.1).

Семенной и псевдосеменной МСП характерны для многих возбудителей фитогельминтозов (см. табл. 5.3). В состоянии анабиоза фитогельминты сохраняются в семенах, на поверхности семян, в растительных остатках и специализированных образованиях – галлах. Семенной МСП типичен для афеленхоидоза риса и арахиса, дитиленхоза люцерны, лука, клевера, ворсянки, дыни, конских бобов, одуванчика, осота. Афеленхоидоз риса вызывает значительное снижение урожая и ухудшение качества зерна во многих зонах рисосеяния [148]. В отдельные годы поражения посевов этой болезнью принимают характер эпифитотии. Возбудитель афеленхоидоза – рисовая листовая нематода *Aphelenchoides besseyi*, Christie, 1942. Цикл развития – 8–15 дней. Продолжительность жизни рисового афеленхоида – 30–50 дней. Оптимальная температура для развития – 23–30°C; оптимальная влажность воздуха – 70–100%. В зерне, при нормальных условиях хранения, нематода остается жизнеспособной до 3-х лет. При посеве зараженных семян, по мере их произрастания, фитогельминты оживают и мигрируют в надземную часть проростка. Внедрившись, они устремляются к точке роста стебля, где начинают питаться и размножаться. Затем фитогельминты мигрируют по стеблям в пазухи листьев, откуда переползают в формирующиеся боковые побеги. За вегетационный период может быть 8–13 генераций рисовой листовой нематоды [74].

Растения-хозяева – рис, земляника, а также просо куриное, щетинник и другие сорняки. Рисовый афеленхоид – возбудитель опасного заболевания риса, называемого беловершинностью. Признаки заболевания проявляются в фазе кущения: молодые листья закручиваются в спираль, сморщиваются, очень часто верхние конусы листьев (3–8 см) белеют и постепенно засыхают. Наиболее подвержены поражению верхний лист и метелка. Деформация, скручивание кроющего листа затрудняют выход метелок, поэтому они недоразвиты и пустозерны. Семена щуплые, больные растения низкорослые, с тонкими стеблями и непоникающими метелками (рис. 6.2, 6.3).

Таблица 6.1

Примеры типов механизмов сохранения и передачи возбудителей фитогельминтозов

Фитогельминтоз	Вид фитогельминта	Места питания, локализация	Факторы передачи		Механизм сохранения и передачи	Максимальное расстояние распространения, км
			Природные	Антропогенные		
1		3	4	5	6	7
Афеленхозидоз риса	<i>A. besseyi</i>	Точка роста, стебель, лист, метелка, зерновка*	Птицы	Перевозка и посев зараженных семян	Семенной	5–10
Ангиноз пшеницы	<i>A. tritici</i>	Точка роста, стебель, лист, колос*	Птицы, грызуны	То же, с галлами	Псевдоосеменной специфический	5–10
Дитиленхоз люцерны	<i>D. dipsaci</i>	Точка роста, стебель*, лист, цветоложе*	Травоядные животные	То же, семена с зараженными растительными остатками	Псевдоосеменной неспецифический	10
Гетеродероз сахарной свеклы	<i>H. schachtii</i>	Корни*	Травоядные животные, грызуны	Семена, затрясанные почвой с цистами	Почвенный контактно-осеменной	10
Дитиленхоз клевера	<i>D. dipsaci</i>	Почки, листья, стебли*, семена	Травоядные животные	Навоз, семена	Трансмиссионно-осеменной	5–10
Дитиленхоз риса	<i>D. angustus</i>	Стебли*, листья*	Перемещение с дождевыми водами	Перемещение с ирригационными водами	Водный	0,5
Ангиноз осоки	<i>A. caricis</i>	Листья*	Перемещение галлов с весенними водами по берегам рек и заболоченным местам, травоядные животные	Перенос галлов с водой, с фекалиями	Водный, трансмиссионно-неспецифический	1

Окончание таблицы 6.1

1	2	3	4	5	6	7
Пунктодероз знаков	<i>P. punctata</i>	Корни*	Разнос цист на за- ливных лугах	Перемещение с по- ливными водами	Водный	1
Мелойдогиноз томата	<i>M. incognita</i>	То же	Перемещение яиц и личинок с талы- ми водами	Гидропонный спо- соб выращивания	Водный	0,1
Мелойдогиноз сельскохозяйст- венных культур	<i>Meloidogyne spp.</i>	Корневая система*	Перемещение ветром почвы с личинками	Перенос личинок с почвой техникой	Почвенный, пы- левой	10
Мелойдогиноз овощных культур	То же	Корни*	Перемещение ветром растений с зараженными корнями	Перемещение тех- никой зараженных корней	Ветровой	5–10
Парагитленхоз кормовых трав	<i>P. prosectus</i>	Корни, ризосфера*	Перемещение почвы с немато- дами на копытах животных	Сельскохозяй- ственная техника	Почвенный контактно-транс- миссионный	5
Мелойдогиноз овощных культур	<i>Meloidogyne spp.</i>	Корни*	Сохранение в почве	Посев семян в рассады с зара- женной почвой	Почвенный мульт- пликативный	Более 5
Мелойдогиноз калл	<i>M. javanica</i> , <i>M. incognita</i> , <i>M. parva</i>	Корни*, корне- вища*	Сохранение в посадочном мате- риале	Посадка корневищ в зараженную по- чву при вегетатив- ном размножении	То же	5

* специфическая локализация фитогельминтов.

Рис. 6.2. Афеленхоидоз (*Aphelenchoides besseyi*) молодых и созревших растений риса (справа – пораженные растения)

Рис. 6.3. Разная степень поражения афеленхоидозом метелок риса

При выявлении посевов, зараженных рисовым афеленхоидом, необходимо помнить, что симптомы беловершинности наиболее выражены в фазах выметывания, восковой или полной спелости риса, а фитогельминтоз носит часто очаговый характер.

В зараженных семенах рисовый афеленхоид представлен, главным образом, взрослыми особями и личинками IV возраста. До 90%

нематод, находящихся в зерне риса, сосредоточено на внутренней стенке чешуйки, и около 10% – на зерновке. В одном семени число нематод колеблется от 4-х до 100 экз. [53].

Рисовая листовая нематода распространяется на большие расстояния птицами, поедающими зараженные семена риса, и с семенным материалом. Другой фактор передачи – вода рисовых систем, в которую нематоды попадают из пораженных растений [143].

Псевдосеменной специфический механизм передачи типичен для возбудителей ангвинозов пшеницы и злаковых трав, которые вместо семян формируют галлы и сохраняются внутри них. Пурпурная ангвина *Anguina agrostis* заражает многие виды злаковых трав: полевицу, овсяницу, тимopheевку степную, вейник [186, 229]. Вместо семян в метелках формируются сигаровидные галлы пурпурного цвета, темнеющие при полном созревании. Галлы содержат массу личинок (от 800 до 32 000). В России пурпурная ангвина зарегистрирована на злаковых травах лугов и пастбищ от Ленинградской области до Камчатки и Курильских островов. Она обнаружена во многих странах Европы, Америки и в Новой Зеландии. Хотя нематоды не летают, они используют «живой» транспорт – птиц и животных. Галлы ангвин часто имеют черную, красноватую, пурпурную, желтую окраску, которая привлекает птиц, склевывающих семена злаков и галлы [47, 48, 91, 93].

Другой типичный галлообразующий эндопаразит семян – пшеничная ангвина *A. tritici*. Каждая самка пшеничной нематоды откладывает 2000–2500 яиц. Из них выходят личинки, которые живут в галлах. Личинки второй стадии длиной около 1 мм, устойчивы к засухе и низким температурам, наиболее активны во влажной почве. Они ползают в поисках корней растений, главным образом, пшеницы. Молодые развивающиеся растения пшеницы должны быть покрыты пленкой влаги для того, чтобы очень активные личинки нематод могли перебраться из почвы в верхние части растений [129, 131]. Из почвы по растению личинки проникают в пазухи листьев, вследствие чего растение становится укороченным, первые листья скручиваются и часто не могут освободиться из влагалища, растение искривляется.

При формировании колоса личинки переселяются в цветочные почки, разрушают ложе цветка, поэтому вместо зерна образуется галл, который состоит из оболочки зерна с личинками нематод. Галлы в начале желтоватые, затем становятся бурыми (рис. 6.4, 6.5). Они несколько меньше пшеничного зерна. Осенью, к моменту уборки хле-

бов, каждый галл наполнен инвазионными личинками второй стадии в количестве от 8 тыс. до 17 тыс.

Рис. 6.4. Колосья, пораженные пшеничной нематодой (а, в – поражение; б – нормальный колос)

Рис. 6.5. Колос пшеницы, пораженный пшеничной нематодой, и галлы

В галлах личинки сохраняют жизнеспособность многие годы. Галлы, попадая в почву, разрушаются, а личинки выползают и нападают на растения. Растения-хозяева: пшеница (яровая и озимая), ячмень, рожь, овес, полуполба. Пораженные растения пшеницы имеют укороченные стебли, скрученные листья. Часто листья не выходят из листовых влагалищ, в результате чего происходит искривление стебля. Колосья, зараженные галлами, короче и шире здоровых, распушенные из-за искривления остей. Из колосьев, вместо зерен, развиваются галлы. Только что образовавшиеся галлы блестящие и зеленые; при созревании колоса, они становятся коричневыми у пшеницы и светло-желтыми у ржи, ячменя и других злаков. Галлы обычно вызревают несколько позже зерен. Весь колос иногда может содержать только одни галлы [53, 130]. Псевдосеменной неспецифический МСП характерен для возбудителей фитогельминтозов, которые сохраняются и распространяются с растительными остатками в семенном материале. Возбудители дитиленхоза клевера, люцерны, риса, афеленхоидоза хризантемы, сохранившиеся в состоянии анабиоза в растительных примесях семян, попадают вместе с семенным материалом в новые районы. При дождливой погоде

и нарушении технологии уборки семян свеклы, сои, клевера, зерновых культур может произойти загрязнение семян почвой с цистами соевой, свекловичной, клеверной, овсяной гетеродер [58, 68, 215]. Псевдосеменной контактно-почвенный механизм передачи этих фитогельминтов имеет существенное значение при интродукции указанных культур в новые регионы. Очаги этих фитогельминтозов обычно обнаруживают только через 7–10 лет после заноса.

На родине картофеля (горы Анды Южной Америки) растения цветут и формируют ягоды, семена которых распространяются водой, ветром, животными. Картофельные глободеры, которые паразитируют на корнях и клубнях, в дикой природе могут только случайно напасть на новые плантации картофеля, выросшего из семян. С введением картофеля в культуру, человек стал размножать его с помощью клубней. Поэтому при вегетативном размножении картофеля для картофельных глободер были созданы условия для перемещения во времени и пространстве с помощью человека. Золотистая картофельная нематода (ЗКН) обнаружена во всех странах, где выращивают картофель.

Необходимо отметить, что при размножении клубнями сохраняется восприимчивость к ЗКН. Другой хозяин ЗКН – томат, размножается семенами, поэтому картофельные глободеры не последовали за его распространением по миру. При выращивании томата на зараженной ЗКН почве было установлено, что на многих сортах и гибридах томата ЗКН размножалась. Однако на других сортах и гибридах она не развивалась. Это свидетельствует, что при размножении томата семенами в некоторых линиях томата имеются гены устойчивости, которые передаются с семенами.

Во Владимирской области в деревне Уляхино на острове в центре водохранилища были обнаружены цисты ЗКН, клеверной, злаковой цистообразующих нематод, а также растения, пораженные тысячелистниковой и осоковой ангвинами. Эти наблюдения демонстрируют эффективность водного МСП [143].

Фитогельминтов вместе с почвой могут переносить животные и люди. Присутствие животных (кошек и собак) на территории теплиц может способствовать распространению мелойдогин. Трое животных из 6 имели на лапах почву с личинками галловых нематод, что подтвердил метод биотеста. На обуви сотрудников теплиц также обнаружили почву с личинками мелойдогин [168].

В образцах почвы, собранных с копыт мелкого и крупного скота в горных районах Средней Азии, обнаружены нематоды *Aphelenchoides* spp., *Tylenchorhynchus dubius*, *Rotylenchus* sp., *Helicotylenchus* sp. и личинки галловых нематод [132].

Животные, птицы, насекомые, связанными пищевыми цепями с растениями – хозяевами, являются часто транспортными средствами или переносчиками возбудителей фитогельминтозов и расселяют их в ареалах растений-хозяев. Установлено, что личинки пшеничной нематоды, стеблевые нематоды клевера и люцерны, личинки и яйца в цистах, личинки галловых нематод и другие фитогельминты могут проходить через пищеварительную систему животных, вместе с фекалиями попадать в новые биотопы и заражать растения [13,14,15,46, 188]. Для этих фитогельминтов характерны инвазионные процессы в растениях и их локализация в зависимости от пищевой специализации травоядных животных. Кроме того, на МСП влияют биоценологические и антропогенные факторы. Поедание инвазированных частей органов, семян травоядными животными и птицами способствует разъединению фитогельминта и растения-хозяина. Такое же влияние оказывают уборка урожая и его переработка. Очевидно, эпифитотический процесс, развивающийся в связи с освоением возбудителей нового механизма сохранения и передачи, обусловлен, в первую очередь, адаптацией к факторам передачи возбудителей и является, по существу, результатом эволюции видов. В МСП есть стадия разъединения фитогельминтов с растением-хозяином из-за его гибели, загнивания его органов, окончания вегетации. Механизм разделения включает миграцию фитогельминтов из растения и стадии сохранения в отмерших тканях – яйца, личинки, яйцевые мешки, цисты, специальные образования в тканях растений – галлы [143].

Механизм сохранения во времени характеризуется выживанием возбудителей фитогельминтозов в растениях, почве, растительных остатках, посевном и посадочном материалах и адаптированностью к окружающей среде. Перемещение возбудителей фитогельминтозов в пространстве происходит пятью способами: анемохорией, гидрохорией, зоохорией, антропохорией и миграцией подвижных стадий фитогельминтов [132, 209, 210].

Механизм воссоединения характеризуется приспособленностью фитогельминтов к растениям-хозяевам: синхронностью жизненных циклов, использованием трофических, топических и других типов связей в биоценозах, привлечением диффузатами корней и т.д.

Проникновение фитогельминтов в органы и ткани нового растения-хозяина, имеющие соприкосновение с элементами внешней среды (почвой, водой, растительными остатками, навозом, фекалиями, органическими субстратами и т.д.), происходит за счет движения тела, воздействия стилета, ферментов, с нарушением или без нарушения целостности клеток, покровов и тканей растений [17].

Свойство дискретности, характерное для природных явлений и процессов, мы обнаруживаем и в механизме сохранения и передачи, где каждый конкретный элемент эпифитотического процесса определяется растением-хозяином и фитогельминтом, который во время объединения не дробится, а воспринимается как целое (растение – фитогельминты). В период разъединения они дискретны, и только механизм сохранения и передачи их воссоединяет и формирует всеединство эпифитотического процесса во времени и пространстве. В процессе эволюции паразитов в первую очередь развивается возможность размножения их в организме растения-хозяина, существования определенное время в этой среде обитания, локализации и появления специфического механизма сохранения и передачи [154].

МСП, которые обеспечивают возбудителям фитогельминтозов не случайное, а закономерное протекание эпифитотического процесса, выражают целую совокупность биологических приспособлений и состояний, претерпеваемых фитогельминтами при перемещении от инвазированного растения к новому восприимчивому растению. В табл. 6.1 представлены примеры разных МСП, в зависимости от фитогельминтоза, культуры, локализации, факторов передачи. В отличие от возбудителей вирусных, бактериальных и грибных болезней, для фитогельминтов характерен специфический механизм передачи – эмиграционный. За счет самостоятельного движения фитогельминты выходят из источника инвазии и, при наличии пленочной воды в почве и среде, проползают через них, чтобы заразить новое растение. Эмиграционный МСП характерен для всех возбудителей фитогельминтозов [152].

Производным эмиграционного МСП является миграционный, для которого характерна миграция фитогельминтов в органы и части растений, которые используются для вегетативного размножения (дитиленхоз земляники, флокса, радофлез банана). В этом случае фитогельминты мигрируют в зоны роста клеток и инвазируют клубни, столоны, черенки, усы, листья. Когда они используются для вегетативного размножения, их роль в эпифитотическом процессе двой-

ственна. С одной стороны, они являются фактором передачи в МСП, а с другой – источником инвазии, поскольку являются живым инвазированным растением. В случае, когда органы вегетативного размножения соприкасаются с почвой, зараженной фитогельминтами, МСП называется почвенным контактно-миграционным (гетеродероз свеклы, хмеля, тиленхулез цитрусовых, глободероз картофеля) [143].

Возбудители фитогельминтозов в процессе длительной эволюции приобрели определенную органотропность – специфическую локализацию в растении и специфический патогенез, то есть развитие болезни, связанное с реакцией организма, перемещением паразита внутри клеток и тканей организма, так как далеко не всегда сразу паразит внедряется в ткань или орган. При ангвинозе пшеницы, например, прежде чем возбудитель попадает в колос, он внедряется в росток, мигрирует в точку роста стебля и при образовании колоса формирует галл вместо зерна (см. табл. 6.1).

Специфическая локализация возбудителя фитогельминтоза в растении играет важную роль и определяет способ выведения фитогельминтов из растения в различные элементы среды, обуславливающие пребывание и перемещение возбудителя инвазии во внешней среде. Так, при многих корневых инвазиях возбудитель попадает в почву, поэтому именно почва имеет решающее значение в процессе передачи возбудителей корневых фитогельминтозов (например, бидероз зерновых, гетеродероз сахарной свеклы, мелойдогиноз технических культур) [150].

Накопленные к настоящему времени факты свидетельствуют о необходимости пересмотра традиционно сложившихся взглядов на фазу пребывания паразитов в окружающей среде как на период, в течение которого популяции паразита обречены на гибель либо на пассивное переживание в состоянии анабиоза. Приходится признать, что эта фаза является столь же закономерным элементом МСП, как и фаза обитания в организме хозяина.

Со стороны паразита появляются соответствующие приспособления (уравновешивающие вредное воздействие среды) – цисты, яйцевые мешки, диапауза, инвазионные личинки. Одна часть популяции может находиться в растениях, а другая в окружающей среде (в почве, грунте, воде, животных и т.д.) В зависимости от МСП численность нематод может изменяться и в растениях, и окружающей среде.

Прежде всего обращает на себя внимание, что именно среди возбудителей корневых и почвенных инвазий встречаются паразиты, ближайший цикл которых включает обязательный длительный процесс развития (от яйца до инвазионной личинки) в почве. Инвазионные личинки, в свою очередь, могут без растения-хозяина сохранять жизнеспособность месяцами. Фитогельминты способны к относительно длительному выживанию во внешней среде. Яйца, личинки, взрослые особи могут выживать от нескольких недель до многих месяцев при благоприятных (положительная температура, оптимальная влажность) и неблагоприятных (отрицательная температура, засуха) условиях. Яйца, личинки, оотеки южной галловой нематоды погибают в галлах и почве при температуре -10°C , а те же стадии северной галловой нематоды сохраняются в почве в этих условиях. Промерзание почвы сохраняет плотность популяций золотистой картофельной нематоды в почве, а температура почвы выше 0°C способствует снижению численности яиц, личинок и цист за счет активизации их врагов – дождевых червей, хищных нематод, грибов и других антагонистов нематод [206, 212, 221, 223].

Образование специализированных стадий и состояний, способных к неопределенно долгому сохранению в почве (анабиоз, диапауза яиц и личинок, яйцевые мешки (оотеки), цисты), дает возможность дожидаться появления растений-хозяев [225, 227].

Среди возбудителей почковых, листовых и стеблевых инвазий есть виды (pp. *Aphelenchoides*, *Ditylenchus*), способные питаться на мицелии грибов и сохраняться в почве до появления растений-хозяев.

Многие виды паразитов могут поддерживать жизнеспособность и размножаться на растениях, не являющихся хорошими растениями-хозяевами (сорняки, промежуточные культуры в севооборотах). Многие виды мелойдогин, глободер, корневых эктопаразитов, дитилленхов являются полифагами и могут размножаться на многих видах растений из разных семейств. Разумеется, потенциал размножения на таких растениях весьма невысок по сравнению с темпами размножения в типичных растениях-хозяевах [219, 221, 222].

Чем интенсивнее эпифитотический процесс (ЭП) при фитогельминтозах (ФГЗ) на сельскохозяйственную культуру (снижение урожайности, продуктивности), тем более активна направленная на его нейтрализацию и профилактику система мероприятий [146, 149].

7. ЭПИФИТОТИОЛОГИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ ФИТОГЕЛЬМИНТОЗОВ

Новое есть хорошо перегруппированное старое.

Афоризм

Для упорядочения сведений о болезнях и эпифитотиях, и разработки методов прогноза, профилактики и уничтожения очагов предпринимаются попытки их классифицировать по определенным признакам [3, 138, 171]. Не останавливаясь на характеристиках этих классификаций, отметим, что для фитогельминтозов только начата их разработка [143]. Необходимость в рациональной и негромоздкой классификации нематодных болезней ощущается очень остро, поскольку трудно оперировать обширным материалом, охватывающим однородные (фитогельминтозы), но не тождественные (различия между нематодными болезнями) явления, когда они не приведены в какую-либо определенную систему. Эпифитотиологический подход дает возможность объяснить причину возникновения эпифитотий фитогельминтозов, вскрыть внутренние связи между разными группами и на основе этого систематизировать их в соответствии с требованиями фитогельминтологии [35, 39, 75, 87, 89, 92, 107, 120].

В основу эпифитотиологической классификации фитогельминтозов положены следующие принципы.

1. Эпифитотический процесс – непрерывный, цепной процесс возникновения и массового распространения фитогельминтозов сельскохозяйственных культур, развивающийся при наличии источника инвазии, механизма сохранения и передачи, восприимчивых растений. Его непрерывность обуславливается чередованием пребывания фитогельминтов в растении-хозяине (источник инвазии) и выходом их во внешнюю среду. МСП возбудителя инвазии – эволюционно сложившаяся биологическая приспособленность каждого вида фитогельминтов к определенным путям перемещения от источников возбудителя инвазии к восприимчивым растениям. Восприимчивость к фитогельминту растений, определяемая генетическими особенностями и условиями окружающей среды, влияющими на их устойчивость, является потенциальной основой для массового развития фитогельминтоза в агроэкосистемах [142].

2. Фитогельминты паразитируют не только в растениях определенных видов, родов, семейств, но и в определенных их тканях и

органах. Становление их паразитизма в процессе эволюции связано, по-видимому, с локализацией возбудителей фитогельминтозов в корневой системе растений. Отдельные виды фитогельминтов впоследствии стали инвазировать другие органы [83, 84].

3. Специфичная локализация и характер инвазионного процесса обуславливают характер МСП. Чем ограниченнее круг растений-хозяев, тем теснее должна быть связь возбудителя фитогельминтоза с месторасположением его пищевых ресурсов или же тем совершеннее и(или) разнообразнее должны быть факторы передачи [152].

4. В процессе сопряженной эволюции на уровне паразитарной системы «фитогельминт – растение-хозяин» сформировались различные МСП и пути их реализации. Природные факторы передачи осуществляют передачу (перенос) возбудителей нематодных болезней во времени и пространстве и являются основой МСП при переходе паразитарной системы из биогеоценоза в агроэкосистему [154].

5. Антропогенные факторы передачи, основанные на природных факторах передачи, сложились, по-видимому, в центрах происхождения поражаемых культур [156].

6. Насекомые, птицы и другие животные, связанные пищевыми цепями с растениями-хозяевами, могут быть транспортным средством или переносчиками возбудителей фитогельминтозов, и расселять их в ареалах растений-хозяев [143].

7. Для жизненных циклов, онтогенезов, путей расселения растения-хозяина и возбудителя фитогельминтоза часто характерны их соответствие и(или) синхронизация во времени. Название эпифитотиологических групп инвазий дано по специфической локализации фитогельминтов с указанием специфических МСП для возбудителей нематодных болезней [155].

Выделение эпифитотиологических групп проведено по принципу иерархии: от более сложных МСП к менее сложным.

Далее представлена эпифитотиологическая классификация инвазионных болезней (фитогельминтозов) растений.

1. Инвазии репродуктивных органов.

1.1. МСП семенной: дитиленхоз конских бобов, одуванчика, осота; афеленхоидоз риса, арахиса.

1.2. МСП псевдосеменной, специфический и неспецифический (галлы с семенами, зараженный растительный материал с семенами):

ангвинозы пшеницы, мятлика, полевицы и других мятликовых, дитиленхоз лука, люцерны, риса; афеленхоидоз хризантемы.

- 1.3. МСП трансмиссивный (птицы, животные, поедающие зараженные семена и галлы): афеленхоидоз риса, ангвинозы злаковых трав.
- 1.4. МСП контактно-почвенный (загрязнение семян почвой с фитогельминтами): гетеродероз свеклы, сои, люцерны, клевера, зерновых.

2. Инвазии стеблей и листьев.

- 2.1. МСП специфический трансмиссивный (специфические насекомые-переносчики): бурсафеленхоз сосны, радинафеленхоз кокосовой пальмы; возможно – афеленхоидоз смородины, земляники, радофолоз банана, а также микогельминтозы шампиньона.
- 2.2. МСП неспецифический трансмиссивный (животные, поедающие надземные части растений): дитиленхоз клевера, люцерны, ангвиноз полевицы, овсяницы, парангвиноз пырея, ангвиноз тростника.
- 2.3. МСП водный: ангвиноз осоки, дитиленхоз риса.
- 2.4. МСП воздушно-водный (вода и ветер, разносящие зараженные сухие листья и стебли): ангвиноз осок, дитиленхоз резака, осока, радинафеленхоз кокосовой пальмы (морем).

3. Инвазии органов вегетативного размножения.

- 3.1. МСП миграционный (проникновение фитогельминтов в точку роста органов вегетативного размножения): дитиленхоз земляники, чеснока, флокса, хмеля; афеленхоидоз земляники, мяты, фиалки; дитиленхоз (клубневая нематода) ириса, тюльпана; мелойдогиноз, радофолоз, пратиленхоз банана, сладкого картофеля; скутеллонемоз картофеля, ямса, маниоки; мелойдогиноз калл, гвоздик, бегоний, кактусов, клематиса; афеленхоидозы глоксинии, узамбарской фиалки, пратиленхоз картофеля.
- 3.2. МСП почвенный контактно-миграционный (соприкосновение органов вегетативного размножения с почвой, зараженной фитогельминтами, загрязнение посадочного материала, инвазия при посадке): геликотиленхоз, пратиленхоз, ротиленхулоз сахарного тростника; триходороз картофеля; паратиленхоз ревения, мяты перечной; геликотиленхоз банана; тиленхулоз

цитрусовых; гетеродероз хмеля; кактодероз; мелойдогиноз, ротиленхулоз, пратиленхоз банана.

4. Инвазии запасающих органов растений.

4.1. МСП неспецифический трансмиссивный (животные при поедании растений): дитиленхоз лука, картофеля; мелойдогинозы моркови, свеклы, картофеля; нактобоз сахарной свеклы, картофеля; дитиленхозы свеклы, моркови, петрушки, сельдерея.

4.2. МСП контактно-трансмиссивный (животные при поедании корнеплодов, луковиц, корневищ, клубней, загрязненных почвой с фитогельминтами): глободероз картофеля, гетеродероз, мелойдогиноз свеклы, моркови, паратиленхоз сельдерея.

4.3. МСП контактно-миграционный (при наличии пленочной воды нематоды переползают в луковицы, клубни и т.д.): дитиленхоз чеснока, нарциссов, картофеля; мелойдогиноз картофеля; афеленхоидоз лилий, нарциссов.

5. Инвазии корней.

5.1. МСП эмиграционный (при наличии в среде пленочной воды – передвижение и инвазирование корней фитогельминтами): фитогельминтозы корней – мелойдогинозы, гетеродероз, паратиленхоз, радофолоз, геликотиленхоз, пратиленхоз, туленхулоз, лонгидороз зерновых и бобовых культур.

5.2. МСП почвенный (нематоды находятся в почве).

5.2.1. Пылевой (в состоянии анабиоза фитогельминтов вместе с почвой разносит ветер): ротиленхоз, мелойдогиноз хлопчатника; гетеродероз зерновых; мелойдогиноз арахиса.

5.2.2. Контактно-трансмиссивный (вместе с почвой фитогельминтов разносят животные на поверхности тела, человек на обуви, сельскохозяйственная техника, транспорт): гетеродероз клевера и других бобовых трав; паратиленхоз, пратиленхоз, криконемот пастбищных трав; пунктодероз злаков; паратиленхоз инжира.

5.3. МСП водный (перенос фитогельминтов дождевой, талой, поливной, речной водой): мелойдогиноз, пратиленхоз, гиришманниеллоз, гетеродероз риса; мелойдогиноз гуаявы и других субтропических плодовых, пратиленхозы табака, кукурузы, розы, винограда; лонгидороз сахарной свеклы; ксифинемоз винограда; пунктодероз злаков.

- 5.4. МСП контактно-трансмиссивный (животные при поедании корней): гетеродероз, накоббоз, мелойдогиноз свеклы, моркови; субангвинозы мятлики и других кормовых злаков.
6. Инвазии рассады, саженцев, проростков.
- 6.1. МСП почвенно-мультипликативный (посев семян, посадка черенков, корневищ, посадочного материала в зараженную почву, грунт с последующей посадкой на поля, плантации, насаждения, теплицы, оранжереи): мелойдогинозы овощных, технических, субтропических культур, пратиленхозы, тиленхулоз, радофолоз цитрусовых; афеленхонидозы хризантемы, папоротников, риса; дитиленхоз риса; гетеродероз свеклы, капусты; пратиленхозы земляники, смородины, малины, кофе, перца черного, грейпфрута.
- 6.2. МСП почвенный контактно-миграционный (сохранение фитогельминтов в почве после выращивания выносливых растений-хозяев, инвазирование, поражение и гибель проростков сельскохозяйственных культур): дитиленхозы проростков овса (после озимой ржи), озимого ячменя (после зерновых), томата, огурца, гороха (после лука, чеснока); мелойдогинозы проростков льна (после клевера), хлопчатника (после люцерны), огурца (после томатов); паратиленхоз табака (после трав); пратиленхоз клевера (после зерновых).

Приведенная классификация массовых фитогельминтозов дает возможность системного анализа эпифитотического процесса, касающегося каждого конкретного фитогельминтоза, детализированного сведениями о механизмах сохранения и передачи, об отношениях их к основным местам локализации, средствах передвижения в пространстве и переживания во времени. Она позволяет судить об особенностях эпифитотического процесса как форме существования видов и паразитарной системе «фитогельминт – растение-хозяин» в природе в агроэкосистемах (см. табл. 5.3, 6.1).

На рис. 7.1 и 7.2 представлены схемы эпифитотического процесса при массовых фитогельминтозах. Если для бурсафеленхоза сосны в эпифитотическом процессе главным МСП является специфический трансмиссивный, а другие не имеют практического значения, то для эпифитотического процесса при мелойдогинозе томата характерны все типы МСП для инвазий корней [6, 57]. В первом случае (см. рис. 7.1) эпифитотия бурсафеленхоза сосны зависит от специфических пе-

ИИ – источник инвазии; РХ – растение-хозяин; ВР – восприимчивое растение; СН – сосновая стволовая нематода; МП – механизм передачи.

Рис. 7.1. Схема эпифитотического процесса при бурсафеленхозе сосны

ИИ – источник инвазии; РХ – растение-хозяин; ВР – восприимчивое растение; МП – механизм передачи; ГН – галловые нематоды; П – поля.

Рис. 7.2. Схема эпифитотического процесса при мелойдогинозе томата

реносчиков – жуков-усачей. Во втором случае (см. рис. 7.2) массовое поражение мелойдогинозом зависит от эффективности разных механизмов передачи возбудителей и, соответственно, затрудняет борьбу с этим опасным заболеванием [168].

Схемы, построенные на основе эпифитотиологической классификации для конкретного фитогельминтоза, помогут найти слабые звенья эпифитотического процесса и разработать эффективные мероприятия, направленные на предупреждение эпифитотий фитогельминтозов. Предполагаемая классификация фитогельминтозов растений может подвергаться уточнению с учетом данных о массовом проявлении заболеваний, вызванных фитогельминтами на тех или иных растениях-хозяевах, а также в зависимости от изученности характера и степени сложности МСП возбудителей нематодных болезней [147].

8. ВОСПРИИМЧИВОСТЬ РАСТЕНИЯ-ХОЗЯИНА – ТРЕТЬЕ ЗВЕНО ЭПИФИТОТИЧЕСКОГО ПРОЦЕССА ПРИ ФИТОГЕЛЬМИНТОЗАХ

То, что может заразиться, заразится.

Закон Паркинсона

Виноват не микроб, а культура, в которую он попадает.

Луи Пастер

Одним из важнейших факторов, способствующих эпифитотии, является восприимчивость к паразиту растения-хозяина, определяемая генетическими особенностями последнего и условиями окружающей среды, влияющими на его устойчивость [18, 20, 36, 51, 94]. Эпифитотиология изучает массовые болезни растений, поэтому свое внимание обращает не на отдельное растение-хозяина, а на популяции растений-хозяев.

В литературе [19, 23, 48, 55, 67, 68, 77, 100, 104] понятия растение-хозяин, восприимчивость, устойчивость, толерантность трактуются по-разному. Фитогельминтологи нередко сталкиваются с тем, что одни и те же понятия обозначаются разными терминами, и наоборот – один и тот же термин употребляется в разном смысле. Одним из путей устранения таких нежелательных затруднений в работе является

использование системного анализа, с помощью которого термины, применяемые специалистами, получают точные определения, и устанавливается их взаимосвязь [65, 94, 122]. Исходя из этих соображений, мы решили проанализировать термины, часто используемые в фитогельминтологии: растение-хозяин, инвазируемое, иммунное, восприимчивое, устойчивое, чувствительное, толерантное растение [143].

8.1. Многообразие взаимодействий возбудителя инвазии и растений

Взаимоотношения популяции фитогельминта и популяции растения или сельскохозяйственной культуры можно рассматривать с позиций хозяин или нехозяин фитогельминта. Этот первый уровень характеризует влияние популяции растения на плотность популяции фитогельминта после выращивания или роста этого вида. С точки зрения эпифитотиологии фитогельминтозов, популяции и виды растений можно разделить на две группы (рис. 8.1).

Рис. 8.1. Схема реакции растения (линии, сорта, вида) на инвазию фитогельминта

В растениях-нехозяевах фитогельминты не размножаются, и плотность популяции в среде снижается после их выращивания. Фитогельминты могут инвазировать растения-хозяева, закончить цикл развития, размножиться, и плотность популяции фитогельминта обычно возрастает. С точки зрения эпифитотиолога растения-хозяева подразделяются на специфические и резервуарные.

Специфическое растение-хозяин – обязательное звено эпифитотического процесса при массовом фитогельминтозе. В нем возбудители фитогельминтоза имеют специфическую локализацию, могут осуществлять механизм сохранения и передачи, размножаться и вызывать типичные симптомы.

Резервуарное (от лат. «reservare» – сохранять, сберегать) растение-хозяин – необязательное звено эпифитотического процесса при массовом фитогельминтозе другого вида растения, оно может поддерживать эпифитотический процесс в отсутствие специфического растения-хозяина. Чаще всего резервуарными растениями-хозяевами могут быть сорные, дикорастущие растения, а также другие сельскохозяйственные культуры. Способность паразитических нематод существовать в небольших количествах на сорняках или малоприспособленных в качестве хозяев культурных растениях помогает им сохранять популяцию до появления растений-хозяев.

Широкая полифагия известна для многих фитогельминтов, в том числе для возбудителей мелойдогиноза, дитиленхоза, пратиленхоза, афеленхоидоза, паратиленхоза и др. [30, 48, 183]. Полигостальность (многохозяинность) фитогельминтов имеет важное значение в сохранении фитогельминтов и затрудняет борьбу с ними с помощью севооборотов [61, 75, 80, 104, 124, 165, 173].

С точки зрения эпифитотиологии рассмотрим термин «ловчие растения». Х. Деккер [30] относит к ним поражаемые виды растений, которые убирают или уничтожают перед завершением цикла развития нематод или перед их размножением. Впервые термин предложил Кюн в 1881 г., когда в борьбе со свекловичной нематодой использовал рапс. После того как личинки свекловичной нематоды инвазировали корни и начали свое развитие, рапс запахали. Этим приемом удалось снизить зараженность почвы личинками свекловичной гетеродеры перед возделыванием основной культуры. Ловчие растения используют главным образом в борьбе с седентарными фитогельминтами [36, 78, 159].

Следует отметить, что, если по какой-либо причине упущен правильный срок уничтожения, эффект действия ловчих растений будет противоположным – плотность популяции фитогельминта в почве возрастет. Поэтому этот прием требует к себе постоянного внимания и высокой квалификации исполнителей [101, 168].

Растения-нехозяева подразделяются на враждебные растения, растения-провокаторы и нейтральные растения (когда отсутствует взаимодействие паразита и растения).

Враждебные, или антагонистические, растения снижают плотность популяции фитогельминта в почве за счет выделения или путем высвобождения из разлагающихся растений веществ, которые убивают или инактивируют (блокируют активность) нематод. Несколько видов растений, например, тагетес, аспарагус, спаржа, выделяют в почву вещества, токсичные для корневых и почвенных фитогельминтов [30, 80, 88, 165, 203].

Наши исследования (В.В. Котова и др., 1994) показали, что враждебные растения обладают нематотическими (убивающими фитогельминтов) и немастатическими (нематоды восстанавливали активность после снятия ингибирующего влияния препарата) свойствами. Водные настои календулы лекарственной, тысячелистника обыкновенного, ромашки аптечной, пижмы обыкновенной, полыни горькой обладали немастатической активностью. Наибольшая нематотическая активность (биологическая эффективность 100%) обнаружена у настоев чеснока, зелени одуванчика лекарственного, зелени и корневищ хрена обыкновенного и у сока водяного кресса в концентрациях от 2 до 10%.

Растения-провокаторы обладают другими свойствами, снижающими плотность популяций фитогельминтов в почве. Одни растения-провокаторы (например, озимая рожь, Melissa, алтей лекарственный) выделяют вещества, вызывающие выход фитогельминтов (золотистая картофельная нематода) из диапаузы или стадии переживания. Другие стимулируют деятельность иных антагонистов фитогельминтов в почве (табл. 8.1). Так, после запахивания люцерны снизилась численность мелойдогин в почве. Это воздействие люцерны объясняют размножением хищных грибов на разлагающихся органических остатках с довольно высоким содержанием азота [61, 88, 122].

Для характеристики растений-провокаторов, враждебных и нейтральных контролем служит черный пар: в отсутствие растений регистрируют снижение численности фитогельминтов в почве за счет

Таблица 8.1

**Влияние на плотность популяций золотистой картофельной нематоды
в почве под влиянием растений разных типов воздействия**

Растение	Число личинок и яиц в 100 см почвы		Снижение (–) или увеличение (+) плотности популяции, %	Характеристика растений
	весной	осенью		
Бархатцы (тагетес)	11900 ± 1680	6440 ± 773	–46	Враждебное
Валерьяна	17420 ± 2610	18720 ± 2621	0	Нейтральное
Зверобой	16120 ± 2360	16000 ± 2240	0	- // -
Девясил	24220 ± 3633	10660 ± 1450	–56	Враждебное
Ноготки (календула)	13520 ± 1758	12220 ± 1589	–10	Нейтральное
Фенхель	14420 ± 1876	12740 ± 1528	–12	- // -
Картофель (устойчивый сорт)	6380 ± 766	3380 ± 372	–47	Устойчивое
Озимая рожь	15510 ± 2016	10750 ± 1540	–35	Провокатор
Томат	6850 ± 822	9240 ± 1201	+ 35	Резерватор
Картофель (восприимчивый сорт)	6560 ± 923	16120 ± 2475	+ 145	Восприимчивое
Черный пар (контроль)	15510 ± 2016	9460 ± 1419	–39	Отсутствие растений

активизации почвенных антагонистов (грибы, бактерии, актиномицеты, хищные нематоды, кольчатые черви, клещи и т.д.) [165].

Системный анализ можно провести и для характеристики растения на инвазию фитогельминтов [143]. На представленной схеме взаимоотношения растения и определенного вида (расы, патотипа или популяции) фитогельминта рассмотрены на трех уровнях (см. рис. 8.1).

На первом уровне этих взаимоотношений, который характеризует тип поведения растения (клона, линии, сорта, вида) в отношении фитогельминта, они могут быть подразделены или на иммунные, или на инвазируемые. К иммунным относят растения тех видов, родов, семейств, которые в процессе филогенеза не вступали во взаимоотношения с этим фитогельминтом, поэтому не могут быть растениями-хозяевами для него (например, картофель – свекловичная нематода, сахарная свекла – золотистая картофельная нематода).

Инвазируемые растения являются растениями-хозяевами фитогельминтов и могут быть ими инвазированы, но по типу поведения

фитогельминтов они подразделяются на восприимчивые и устойчивые. Устойчивость растения к фитогельминту возникает при сопряженной эволюции фитогельминта и растения-хозяина, поэтому исходный материал для селекции на устойчивость надо искать на совместной родине хозяина и фитогельминта [55, 94, 169]. Для устойчивых растений характерна реакция сверхчувствительности или совокупность свойств, которые можно выявить анатомическими, гистопатологическими, физиологическими, биохимическими и генетическими исследованиями. В них наблюдают гибель фитогельминтов в стадии личинок, возрастание относительной численности самцов и снижение коэффициента размножения до минимума. На этом уровне линии, сорта, гибриды, виды можно подразделять на высокоустойчивые (фитогельминты не заканчивают своего развития), среднеустойчивые, умеренно устойчивые (коэффициент размножения меньше 1), слабо- или умеренно восприимчивые (коэффициент размножения больше 1), средневосприимчивые, сильновосприимчивые (коэффициент размножения достигает максимума). При сравнительном испытании линий, сортов, видов должны быть два сорта-стандарта (сильноустойчивый и сильновосприимчивый), которые будут служить эталоном при оценке изучаемых растений [94, 120, 169].

На третьем уровне растения характеризуют с точки зрения типа патологической реакции на инвазию. Восприимчивые и устойчивые растения по этому критерию подразделяют на две группы: выносливые (толерантные) и невыносливые. Восприимчивые толерантные растения могут выдерживать паразитирование и размножение фитогельминта за счет опережающего роста или развития, способности к быстрой регенерации пораженных тканей и органов (толерантные сорта сахарной свеклы к свекловичной нематоде). Выносливость линий, сортов устанавливают статистически, сравнивая продуктивность растений на инвазионном фоне и без него при оптимальных условиях для роста растений. Устойчивые сорта, так же как восприимчивые, могут быть и толерантными, и невыносливыми. Нематодоустойчивые сорта картофеля Кристалл, Кардинал, Спекула из-за некрозов, возникающих вследствие реакций сверхчувствительности в корнях при внедрении личинок цистообразующей золотистой картофельной нематоды, отстают в росте и продуктивности по сравнению с неинвазированными растениями, поэтому их можно назвать невыносливыми на инвазионном фоне выше экономического порога вредоносности [143, 170].

Толерантность (выносливость) зерновых культур к гетероде-розу понижается в основном в следующем порядке: овес, пшеница, ячмень. В то же время, восприимчивость возрастает в обратном порядке. Большинство нематодоустойчивых сортов овса невыносливы к гетероде-розу, а у ячменя выведены устойчивые и толерантные сорта [231]. Их толерантность объясняется большей скоростью роста корневой системы и снижением числа овсяной нематоды на 1 см корня, а также способностью компенсировать вредоносность фитогельминтов другими частями корневой системы. С точки зрения практики желательно иметь устойчивые толерантные сорта. Они будут снижать плотность популяции фитогельминта в почве, и на инвазированной почве не будет снижения продуктивности растений [94, 116].

Реакция растения на инвазию фитогельминтов может изменяться от толерантности к чувствительности: повреждение клеток и тканей, обусловленное проникновением и питанием фитогельминтов, незаметно, за исключением изменений отдельных клеток; изменение небольшого количества клеток, появление ранок, язв, некрозов, изменение окраски органов растения; угнетение меристематической активности, образование циноцитов, синцитиев, различная степень гиперплазии и гипертрофии, формирование галлов, утолщение, деформация и т.д.; проявление типичных симптомов фитогельминтоза и статистически достоверное снижение продуктивности [169, 182].

Эволюционно более прогрессивным признано выживание через возникновение механизмов устойчивости и толерантности, так как при этом растения постоянно сохраняют активность в борьбе за существование. В эпифитотиологическом плане обе эти формы ведут к процветанию вида растения. Устойчивость – это уход растения от взаимодействия с фитогельминтом, толерантность – это компромиссная реакция растения на паразитирование фитогельминта [37, 116].

Я.Е. Ван дер Планк [19, 20] предложил различать два типа устойчивости растений-хозяев – вертикальную и горизонтальную.

Растения-хозяева с вертикальной устойчивостью не позволяют патогенному агенту вживляться в них, поэтому эпифитотический процесс не может развиваться, пока не появится новая раса или патотип патогенного агента, обладающие способностью преодолевать эту устойчивость, и растение-хозяин затем снова становится восприимчивым.

Растения-хозяева с горизонтальной устойчивостью, возможно, будут инвазированы, но скорость, с которой заболевание и эпифито-

тический процесс будут развиваться, зависит от уровня резистентности и условий окружающей среды. Восприимчивые растения-хозяева, не имеющие гена устойчивости против патогенного агента, представляют собой идеальный субстрат для вживления и развития новых инвазий, а при наличии вирулентного патогенного агента и благоприятных условий окружающей среды – способствуют развитию эпифитотических заболеваний [243].

Гены устойчивости появляются сначала у растений-хозяев в процессе эволюции и могут позднее использоваться для селекционных программ. Гены вирулентности появляются у патогенных агентов после возникновения отдельных генов резистентности у растений-хозяев, и каждый из них является специфическим и предназначен для преодоления соответствующих генов устойчивости. Как только новый ген вирулентности, который атакует существующий ген резистентности, появляется, сразу же устойчивость растения-хозяина снижается. Затем селекционеры растений интродуцируют в растение другой ген устойчивости, который расширяет устойчивость растения-хозяина за пределы действия нового гена вирулентности патогенного агента. Этот процесс в результате дает устойчивый сорт, который будет существовать до тех пор, пока другой ген вирулентности не появится в патогенном агенте [94].

Концепция «ген-на-ген» была подтверждена для нематодостойчивых сортов только в растениях с вертикальным (моногенным и олигогенным) типом устойчивости к определенному заболеванию. Селекционеры применяют концепцию «ген-на-ген» каждый раз, когда они инкорпорируют новый ген устойчивости в желательный сорт растений, который становится восприимчивым к новой расе патогенного агента [80, 94, 225].

Большинство проявлений устойчивости к фитопаразитическим нематодам связывают с реакцией сверхчувствительности. Это местная защитная реакция растений, проявляющаяся в быстрой гибели инфицированных клеток вместе с проникшим в них паразитом. Она может возникать в момент внедрения и миграции нематод – так называемая «классическая» реакция сверхчувствительности. Ее первые проявления выражаются в возрастании плотности цитоплазмы, распаде органелл, митохондрий и пластид, увеличении эндоплазматического ретикулума по мере развития реакции. Иногда она может возникать позже, проявляться после образования в корнях моди-

фицированных клеток. Реакция сверхчувствительности, однако, не может объяснить все случаи устойчивости растений. Проникая в корни устойчивых растений, часть фитогельминтов может индуцировать образование модифицированных клеток. Наряду с нормально развитыми модифицированными клетками в устойчивых растениях можно обнаружить эти клетки меньших размеров. Они, как правило, имеют утолщенные клеточные стенки, быстро вакуолизируются и разрушаются. Вблизи головы нематоды в клеточных стенках корней устойчивых растений происходит отложение лигнина [200, 215, 219].

При изучении устойчивости культур к определенным видам нематод следует особое внимание обращать на проявление реакции сверхчувствительности и изменения в модифицированных клетках и вокруг них [224].

Существует соотношение между уровнем специализации фитогельминтов и наличием устойчивости у сортов культурных растений. Резистентность растений обнаруживается, главным образом, к высокоспециализированным паразитическим нематодам, таким как *Globodera*, *Heterodera*, *Meloidogyne*, *Rotylenchulus*, *Tylenchulus*, *Ditylenchus*. Эти нематоды имеют постоянную эндопаразитическую взаимосвязь со своими растениями-хозяевами, хотя бы на определенный период их жизненного цикла. В этой группе устойчивость данного сорта или гибрида может возникнуть к видам фитогельминтов различных родов, к отдельным видам из того же рода или единичным патотипам. Устойчивость к таким специализированным эндопаразитическим формам ограничена обычно рамками одной культуры. Устойчивые гены обнаруживают у одного или нескольких сортов, или клонов культуры. В некоторых культурах, повреждаемых в отдельных случаях эндопаразитическими нематодами, гены устойчивости пока не обнаружены [169].

К фитогельминтам-полифагам, которые паразитируют на многих растениях-хозяевах, сортовая нематодоустойчивость у культур обычно не развивается (например, к мигрирующим эндопаразитам *Pratylenchus* и *Aphelenchoides*). Устойчивость к эктопаразитическим нематодам корней (например, рода *Longidorus*, *Paratrichodorus*, *Trichodorus*, *Xiphinema*) не зарегистрирована в сортах и селекционных линиях [67, 96]. Эта закономерность была подтверждена и для других корневых эктопаразитических нематод [17, 54, 99].

При полевых испытаниях 9-ти сортов красного клевера, люцерны посевной, люцерны серповидной, белого клевера и эспарцета на

восприимчивость их к эктопаразитическим нематодам *P. projectus* и *T. dubius* установлено, что все испытанные растения восприимчивы к указанным нематодам, но степень их восприимчивости различна и зависит от вида нематод, сортовых и видовых особенностей культур. Люцерна посевная, люцерна серповидная и эспарцет слабовосприимчивы к паратиленхам и тиленхоринхам. Белый клевер и сорт красного клевера Гибридный поздний проявили слабую восприимчивость к нематодам *P. projectus* и снижали плотность популяций паратиленхов и тиленхоринхов в почве в 3–15 раз [143].

Эктопаразитические нематоды, питающиеся молодыми корнями, не очень требовательны к пище, для них характерен широкий диапазон растений-хозяев. Отбор на устойчивость растений к этим эктопаразитам не возникал. Происходило это, вероятно, потому, что давление отбора со стороны паразита низкое, а у растения-хозяина образуется выносливость (рис. 8.2).

Рис. 8.2. Схема защитных реакций растений в противодействии паразитированию мигрирующих и седентарных фитогельминтов

С другой стороны, горизонтальная устойчивость придает не полную, но длительную защиту. Она состоит из физиологических процессов растения-хозяина, которые действуют в качестве механизмов защиты и находятся за пределами способностей патогенного агента изменять их, то есть за пределами возможностей их изменчивости [20].

Горизонтальная устойчивость повсеместно существует в диких и культурных растениях, но наивысший потенциал имеет в диких растениях, а наиболее низкий потенциал – в «улучшенных» сортах. Она действует против всех рас патогенного агента, включая и наиболее патогенные из них. Фактически, чем более патогенные расы присутствуют в окружении, тем более выраженная селекция на общую устойчивость имеет место в растении-хозяине. Горизонтальная устойчивость разрушается при отсутствии патогенного агента, потому что не существует давления агентов, обуславливающих отбор по устойчивости. Во многих случаях горизонтальная (полигенная) устойчивость является важной частью устойчивости, проявляемой растениями, обладающими вертикальной (специфической) устойчивостью, но она перекрывается последней [19, 90, 174].

Выраженную горизонтальную устойчивость можно инкорпорировать в культивируемые сельскохозяйственные культуры путем перекрестного скрещивания существующих, генетически различных сортов. Чем шире генетическая база культуры, тем выше ее горизонтальная устойчивость и тем меньше необходимость в обычно временной и переходящей вертикальной устойчивости [19, 94, 183].

Оценивать горизонтальную устойчивость можно как слабую, среднюю и высокую, а вертикальную – по принципу «да-нет». Горизонтальная устойчивость, как правило, недостаточна, чтобы сдерживать развитие болезни ниже порога вредоносности [146, 200, 210]. В большинстве случаев от полифагов растения защищены горизонтальной устойчивостью, а от монофагов – вертикальной [36, 80, 247].

Эпифитотическое заболевание растений может произойти в теплице, на небольшом поле, участке. Но эпифитотия в общем подразумевает развитие и быстрое распространение возбудителя фитогельминтоза на определенном виде сельскохозяйственной культуры, выращиваемой на большой площади [3, 18, 138]. Первой предпосылкой эпифитотического процесса является большая площадь, засеянная одной, генетически более или менее однородной, сельскохозяйственной культурой, при близком расположении полей и растений.

Второй предпосылкой эпифитотии является наличие или появление вирулентного патотипа или расы фитогельминта в какой-либо точке внутри или рядом с культивируемыми растениями-хозяевами [20, 171]. Чем больше восприимчив сорт, чем больше он занимает площадей, чем благоприятнее условия для роста и развития фитогельминта, тем выше его коэффициент размножения. Следовательно, только восприимчивый сорт в состоянии обеспечить массовое накопление заразного начала. Это дает основание рассматривать сильно восприимчивые сорта как потенциальные очаги инвазии, откуда она при благоприятных условиях распространяется [158, 168].

8.2. Восприимчивость растений-хозяев фитогельминтов

Некоторые фитогельминты (паратилехи, почковидная нематода) могут сохраняться в почве и ризосфере растений, которые не являются их растениями-хозяевами, но часто регистрируются в полевых обследованиях. Выход личинок из яиц и их миграция в корни, где они не размножаются, тоже приводят к ошибочному определению хозяев. Весной в очаге свекловичной нематоды мы отобрали пробы корней культурных и сорных растений. В отмытых от почвы корнях 22-х видов растений вороночным методом мы обнаружили личинки свекловичной нематоды. Последующие исследования показали, что развития личинок в корнях не происходило. Кроме того, при полевых обследованиях в корневые образцы попадают корни сорняков, которые могут быть инвазированы фитогельминтами. Поэтому при составлении списка растений-хозяев необходимо указывать критерии определения статуса растения-хозяина [143].

Таким образом, если оценить гостальную специфичность по фактической встречаемости фитогельминтов, то помимо биологических фактов необходимо учитывать и другие. Растения-хозяева могут быть случайными (инвазия при нетипичных условиях окружающей среды), экспериментальными (зарегистрированы при экспериментальном заражении, но в природе не встречаются) и даже устойчивыми (популяции, клоны, сорта появились в процессе эволюции или целенаправленной селекции).

Поэтому установить оптимальные пределы явлений, объединяемых понятием «растение-хозяин» фитогельминта, нелегко. Какие же наиболее существенные выводы можно сделать из приведенных фактов и выявленных закономерностей?

Во-первых, гостальная специфичность не является обязательным и неизменным видовым признаком ни паразита, ни хозяина, а изменяется в широких пределах, в зависимости от их наследственных и приобретенных в процессе индивидуального развития свойств.

Во-вторых, очевидна пластичность вида фитогельминта и растения, проявляющаяся в результате естественного или искусственного отбора наследуемых признаков за счет генофонда даже незначительной части популяции.

В-третьих, пределы изменчивости гостальной специфичности могут быть ограничены, с одной стороны, отбором наследственно однотипных растений-хозяев (восприимчивые или устойчивые сорта, гибриды с выращиванием их в стабильных, оптимальных условиях), с другой – появлением вирулентных рас, патотипов, однородных по генотипу.

Наконец, в-четвертых, при возникновении МСП появляется опасность перехода возбудителей фитогельминтозов к паразитированию у новых растений-хозяев.

Растениями-резерваторами возбудителей массовых фитогельминтозов сельскохозяйственных культур могут быть представители дикорастущей, культурной флоры, сорняки. Необходимо подчеркнуть, что мы характеризуем эти растения через анализ массовых фитогельминтозов. В естественной среде эти растения могут быть источниками инвазии других фитогельминтозов.

Дитиленхозы одуванчика лекарственного, осота розового, резака довольно широко распространены в природе. Они поражают эти растения в местах естественного произрастания, и при переходе их в агроценозы в виде сорных растений формируют очаги дитиленхозов, которые вызывают три разных вида дитиленхов [77, 108]. В этом случае они являются источниками инвазии и растениями-хозяевами. М.А. Матвеева [67] описала поражение молодых растений одуванчика лекарственного и осота розового дитиленхозом, вызванным земляничной расой стеблевой нематоды *D. dipsaci*. Взрослые растения от дитиленхоза не страдали. В этом случае эти растения являются растениями-резерваторами земляничной расы стеблевой нематоды.

Кроме растений, резерваторами могут быть грибы. Клубневая, рисовая стеблевая нематоды, земляничный, рисовый, хризантемный афеленхоиды, сосновая древесная нематода и некоторые другие фитогельминты могут питаться и размножаться на грибах родов *Alternaria*, *Fusarium*, *Helminthosporium* и др., в том числе на фитопатогенных гри-

бах. Для указанных видов фитогельминтов довольно сложно установить круг растений-хозяев и резерваторов, поскольку они могут поддерживать свою численность на грибах, поражающих разные виды растений [7, 100, 167].

Проведенные исследования показали, что клубневая нематода *D. destructor* была обнаружена в стержневом корне и корневой шейке клевера лугового, одуванчика лекарственного и мать-и-мачехи, пораженных некрозом, вызванных грибами *Fusarium*, *Rhizoctoria* и др. В то же время, в корнях молодых растений, отмытых и очищенных от ткани, пораженной некрозом, клубневой нематоды не было обнаружено. Поэтому для определения растений-хозяев этих видов фитогельминтов необходимо экспериментальное заражение в контролируемых условиях. Для рисовой листовой нематоды зарегистрировано довольно большое число растений-хозяев. Однако при экспериментальном заражении 36-ти видов растений, семена которых предварительно были промыты сулемой, а вегетативные органы размножения растений обеззаражены термически или обработаны фунгицидами, только в рисе, землянике и мятте рисовая листовая нематода размножалась [143].

Сезонность фитогельминтоза также связана с особенностями МСП возбудителей и резко выражена в тех случаях, когда передача возможна лишь в определенное время года. Например, дитиленхозы ростков (овса, кукурузы, томата, гречихи и др.) проявляются весной при почвенном МСП. Стеблевые нематоды, которые сохранились в почве, инвазируют ростки и вызывают дитиленхозы. При почвенно-мультипликативном МСП наблюдается сильное поражение мелойдогинозом растений огурца, и даже их гибель в теплицах в марте и апреле, когда растения, инвазированные в рассадной теплице, не выдерживают инвазии. Другие растения инвазируются при контактно-трансмиссивном МСП, позднее – через предметы ухода за растениями, тару, сельскохозяйственную технику и обувь тепличниц [168]. Массовое поражение мелойдогинозом проявляется в мае, июне. При миграционном механизме передачи, который характерен для дитиленхоза картофеля, вызываемого клубневой нематодой, фитогельминтоз проявляется осенью на клубнях и достигает максимума развития весной в хранилищах. Для того, чтобы возникла и распространилась какая-то нематодная болезнь, недостаточно наличия фитогельминта и возможностей его передачи. Эпифитотический процесс будет развиваться лишь в том случае, если имеются восприимчивые растения. Восприимчивое рас-

тение – последний элемент (звено) в механизме сохранения и передачи инвазии, во многом определяющий дальнейший ее ход.

Таким образом, с точки зрения эпифитотиологии в список растений-хозяев возбудителя фитогельминтоза должны быть внесены те виды восприимчивых растений, которые закономерно включаются в эпифитотические цепи и обеспечивают неопределенно долго существование фитогельминта в популяциях истинных растений-хозяев. Те виды растений, в которых фитогельминт размножается, но которые не имеют существенного значения в эпифитотическом процессе, могут быть отнесены к группе случайных растений-хозяев.

9. ЭВОЛЮЦИЯ ЭПИФИТОТИЧЕСКОГО ПРОЦЕССА ПРИ ФИТОГЕЛЬМИНТОЗАХ

*Действительность – это не только ручей, который струится
у нас перед глазами, но и его первопричина, невидимый источник,
скрытый глубоко под землей.*

Х. Ортега-и-Гассет

9.1. Эволюционные экологические тактики возбудителей фитогельминтозов

Эпифитотический процесс при массовых фитогельминтозах является оптимальным, то есть процесс развития эпифитотии в пространстве и времени удовлетворяет принципу максимальной простоты – минимума затрачиваемого материала и энергии. В любом случае, в эволюционном процессе закрепляется определенное соотношение между совершенством функций и «ценой», которую приходится за такое совершенство платить. Экологи по этому признаку выделяют два типа популяций – оппортунистические и равновесные. Первые характеризуются г-стратегией, а вторые – к-стратегией [8, 29, 124].

Оппортунистические популяции фитогельминтов характеризуются максимальным вкладом вещества и энергии в размножение с целью усиленного и ускоренного продуцирования потомства. Для них

характерны высокий биопотенциал и, часто, партеногенетическое размножение. В эволюционном процессе одна такая «недорогая» конструкция при смене условий обитания не усложняется, а просто заменяется другой, сходной по сложности. Слегка отличающиеся друг от друга популяции одного вида «соревнуются» между собой за право представлять в следующем поколении особенности своего строения. Эволюция этих видов отдает предпочтение тем популяциям, которые получают преимущество немедленно [78, 79]. Тем самым достижимым является ближайший локальный максимум приспособленности, получаемый за счет мелких мутаций. Это характерно для эктопаразитических корневых нематод родов *Paratylenchus*, *Pratylenchus*, *Helicotylenchus*, *Rotylenchus* и др.

Популяции фитогельминтов, существующие в природе, гетерогенны. Их генетическая неоднородность делает возможным существование смешанных популяций и различных рас, содержащих как родительские расы, так и их гибриды, а также гибриды от обратного скрещивания гибридов с родительскими формами. Это обстоятельство расширяет адаптивные возможности популяции, в частности, способствует расширению круга растений-хозяев нематод. Возникшая таким образом экологическая разобщенность приводит к образованию биологических рас и ведет к дальнейшей дифференциации вида [56, 83, 100, 155]. Например, в теплицах встречаются 4 вида галловых нематод, несколько рас мелойдогин, а также агрессивные популяции, которые поражают мелойдогиноустойчивые сорта и гибриды томата [168].

Равновесные популяции фитогельминтов характеризуются направленностью отбора на преодоление внутривидовой конкуренции и повышение собственной выживаемости. Их численность может быть меньше, но энергетически они расточительнее, что проявляется в их вредоносности для растений. Картофельные глободеры имеют одно поколение, но их потомство имеет несколько факторов надежности, которые помогают личинкам сохраняться в почве продолжительное время [191, 192].

Подразделение популяций на два типа носит относительный характер. Обычно виды фитогельминтов, вследствие определенного компромисса между признаками, обладают промежуточными свойствами между крайними вариантами. Это объясняется тем, что среда, в которой живут и находятся фитогельминты, воздействует на них множеством постоянно изменяющихся факторов. Жизнь в такой из-

менчивой среде неизбежно требует от нематод гибких приспособительных реакций – каждое движение нематоды в почве, тканях растения уникально, внедрение их в растение, питание и размножение, выход из растения требуют для каждого вида фитогельминта индивидуального подхода [6, 8, 114, 240].

Для возбудителей фитогельминтозов как облигатных паразитов определенных видов растений-хозяев регулирующий механизм эволюции идет через размножение и смертность к естественному отбору особей, гарантирующих размножение и жизнеспособность популяций как паразита, так и хозяина. При этом как хозяин, так и фитогельминт оказывают влияние на эволюцию друг друга [42, 68]. Виды гетеродер, паразитирующие на покрытосеменных растениях, находящихся на более низкой ступени филогенетического развития, характеризуются более широким спектром растений-хозяев и более низкой степенью трофической приспособленности по сравнению с видами, паразитирующими на растениях, находящихся на более высокой ступени филогенетического развития [55, 79, 228]. Паразиты последних отличаются высокой степенью трофической приспособленности, выражающейся приуроченностью нематод лишь к одному или немногим родственным видам растений. Согласно этим представлениям, эволюция цистообразующих нематод – гетеродерид – в общих чертах совпадает с эволюцией их хозяев – покрытосеменных растений [55].

Сопреженная эволюция цистообразующих нематод с определенными группами растений-хозяев приводит к развитию видовых комплексов. Примером служит группа *Heterodera* (*Bidera*), которая отличается узкими гомогенными спектрами растений-хозяев и является специфическими паразитами злаковых. Типичный представитель рода – овсяная цистообразующая нематода, которая размножается на зерновых культурах (пшеница, овес, ячмень, полба, озимая рожь, кукуруза, сорго, просо) и на многих однолетних и многолетних злаковых травах [48, 237].

Примером узкой степени специализированности на растениях семейства зонтичных служит также морковная цистообразующая нематода. К растениям-хозяевам этой нематоды относятся морковь культурная и дикая, а также морковница *Dancus pulcherrimus*. При такой узкой специализации морковная нематода широко распространена в зонах выращивания моркови в странах Европы, в Индии, на Кипре, в отдельных штатах США [48, 130]. Возникает вопрос – как

эта нематода распространяется, какой МСП она используют? Специфические трофические связи возбудителей фитогельминтозов относительно постоянны, генетически детерминированы. Они обуславливают непрерывность циркуляции возбудителей по схеме «источник возбудителя инвазии – факторы передачи возбудителя – восприимчивые здоровые растения», а следовательно, и непрерывность эпифитотического процесса [3, 143].

С точки зрения эволюции паразитарной системы «популяция фитогельминта – популяция растения», для семенного МСП необходимо учитывать следующие обстоятельства:

- мелкие семена не могут быть заражены, поскольку проростки погибнут из-за инвазии паразитов;
- зараженность фитогельминтами крупных семян позволяет ростку выдержать инвазию фитогельминтов;
- в зараженном семени не должно быть менее 4–5-ти особей двуполых видов нематод;
- при заражении более 5-ти фитогельминтами на одно семя росток должен характеризоваться быстрым ростом и толерантностью к инвазии;
- скорость размножения фитогельминтов не должна превышать скорость роста проростка.

Зараженность семян риса рисовой листовой нематодой колеблется от нескольких экземпляров до 100 нематод. Если семя заражено более 10-ю нематодами, то росток обычно погибает. В этом случае фитогельминты покидают росток или семя, ищут новое растение-хозяина или погибают. Последний вариант в семенном МСП имеет значение при уборке вручную. Такую сильную зараженность семян наблюдали при анализе зараженного коллекционного материала риса [91]. При уборке комбайном большинство сильнозараженных семян, которые обычно более легкие и мелкие, с половой и соломой попадают в почву. На следующий год при посеве риса, при сохранении нематод в растительном материале, они могут инвазировать растения. Поэтому при анализе семенного риса высших репродукций в хозяйствах не наблюдалась такая же сильная зараженность, как в экспериментах или в зараженном коллекционном материале [74].

При формировании эпифитотического процесса при фитогельминтозах с семенным МСП в процессе эволюции отбирались пара-

зитарные системы с растениями, имеющими крупные семена (дитиленхоз конских бобов, афеленхидоз арахиса) или отличающимися быстрым ростом (афеленхидоз риса). Другое направление в эволюции паразитарных систем – это формирующие галлы, похожие на семена; зараженные растительные остатки, сопровождающие семена (ангвинозы злаков, дитиленхозы бобовых, лука) [48, 53, 219].

В данном отношении инвазии, вызываемые фитогельминтами, резко отличаются от инфекций. При инфекциях число единиц возбудителя в пораженном организме может в миллионы и миллиарды раз превышать число поступивших особей. При фитогельминтозах, как правило, число имагинальных особей не может превышать число инвазионных личинок, поступивших в организм извне (глободеры, имеющие одно поколение), или в несколько, в сотни, максимум – в десятки тысяч раз больше (афеленхиды, мелойдогины, норовая нематода, для которых характерно несколько поколений) [174, 216, 217]. Вследствие этого число яиц и личинок, образующихся в зараженном организме, хотя и может быть значительным, но ограничено – оно находится в определенном соответствии с числом взрослых особей.

Выделение возбудителей фитогельминтозов (инвазионного начала) во внешнюю среду осуществляется разными путями: у большинства фитогельминтов с неполным превращением за счет эмиграции из растений взрослых и личиночных стадий, стадий переживания – яиц и инвазионных личинок, с семенами, посадочным материалом, остатками растений. Фитогельминты могут смываться с растений водой, переноситься насекомыми, травоядными животными, поедающими инвазированные растения и их запасающие органы, которые могут их пассивно распространять с фекалиями. Седентарные фитогельминты выделяют в среду яйца в яйцевых мешках или в цистах (цистообразующие нематоды), в которых формируются инвазионные личинки с выходом или без выхода из яиц. У мелойдогин в почву мигрируют инвазионные личинки [83, 143].

Тактика размножения паразитов, как и других биологических видов, коррелятивно связана с тактикой их выживания. Массовое размножение в первой фазе жизненного цикла в организме биологических хозяев обусловлено их высокой массовой гибелью во второй фазе жизненного цикла во внешней среде. В фитогельминтологии вторая фаза жизненного цикла паразитов не рассматривается как самостоятельная, поэтому остается практически не изученной, хотя

именно в этот период они наиболее уязвимы, а применение мер борьбы дает максимальный эффект [167, 168].

Вторая фаза жизненного цикла обусловлена естественной смертностью растений, в связи с чем возбудитель вынужден был приспособиться в процессе эволюции к перемещению от одних растений к другим из года в год или в течение сезона [3, 143]. Без этого исключена сама возможность существования фитогельминтов. С этой целью фитогельминты могут взаимодействовать с растением-хозяином и окружающей средой следующим образом:

- перемещаться в ней вместе с растением-хозяином и его диаспорами;
- сохраняться в ней (в среде) до того времени, когда появится растение-хозяин;
- использовать факторы среды с целью перемещения в пространстве и нахождения растения-хозяина в пространстве и времени;
- использовать иные механизмы передачи и, возможно, эпифитотические процессы, вплоть до освоения новых растений-хозяев, факторов передачи с высвобождением скрытых механизмов для поглощения вещества, энергии, информации.

Кроме того, эпифитотический процесс может обеспечиваться и посредством изменений биохимических, иммунологических и биофизических характеристик самого фитогельминта или растения-хозяина.

При любом МСП на популяцию фитогельминта, переходящего от источника инвазии к растению, действует эффект «горлышка бутылки», или «воронки». Этот эффект заключается в том, что нового растения-хозяина достигает не вся дочерняя популяция, а лишь ее незначительная часть [29, 30, 124]. Для развития инвазионного процесса достаточно одной (партеногенетическое размножение) или 3–5 (половое размножение) нематод. Обычно вся родительская популяция погибает. Дальнейшее существование популяции фитогельминта обеспечивается малой частью дочерней популяции, которая, используя МСП, попадает в организм нового растения-хозяина. Элиминация большинства особей родительской популяции и сохранение единичных дочерних особей приводит, с одной стороны, к стабилизации свойств фитогельминта, а с другой – создает предпосылки для действия мощного эволюционного фактора, генетического дрейфа [79].

Рассматривая генетический эффект стабилизации свойств фитогельминта при эпифитотическом процессе, следует учитывать

условия формирования родительской и дочерней популяций и их состав. Родительская популяция происходит от фитогельминтов, внедрившихся в организм растения-хозяина и вызывающих инвазионный процесс, а дочерняя образуется за счет размножения, а также мутаций или комбинаций (гибридизация). Поскольку мутации относятся к числу редких процессов, то мутанты, если они не имеют значительных селективных преимуществ, остаются в популяции в меньшинстве. Поэтому МСП фитогельминтов в небольшой численности создает предпосылки для перехода нематод без мутаций. Генетически неизменные фитогельминты преимущественно передаются не только при одном переходе от источника инвазии к восприимчивому растению, но и при последующей цепочке эпифитотического процесса. Что касается фитогельминтов с мутациями, то вероятность их передачи относительно мала. Эти фитогельминты не достигают нового растения-хозяина и гибнут, не оставляя потомства. Это приводит к стабилизации генома популяции фитогельминта [4, 8, 155].

Данный механизм чрезвычайно эффективно освобождает популяции фитогельминтов от большинства особей с мутациями, поддерживая, наряду со стабилизирующим отбором, постоянство основных свойств фитогельминтов. Картофельные глободеры, занесенные из Южной Америки в Европу, за период более 100 лет практически не изменили своих свойств [237].

Генетическим дрейфом называют генетические изменения в популяции, которые вызваны скорее случайностью, чем отбором [79]. У фитогельминтов, при их передаче от источника инвазии к восприимчивому растению, проявляет свое действие так называемый принцип основателя. Это явление включается в понятие «генетический дрейф». Под принципом основателя понимается случайное возникновение новой популяции из нескольких первоначальных основателей, которые могли иметь мутации или быть гибридами и полиплоидами. Они отделились от основной популяции в силу тех или иных причин (случайное попадание в новое местообитание при водной, ветровой, трансмиссивной передачах). Обычно популяция основателей отличается по своему генофонду от родительской. Генетическая индивидуальность отделившихся популяций определяется не формирующим действием отбора, а случайностью и изоляцией [8, 224].

У фитогельминтов принцип основателя может проявить свое действие в тех случаях, когда генетически измененные особи (мутанты, гибриды, полиплоиды) передаются в новые места обитания. При вне-

дрении в растения, которые не являются хозяевами для основной популяции фитогельминта, эти особи начинают размножаться и приобретают генетическую индивидуальность. Перешедший к новому хозяину мутант, гибрид, полиплоид образует свою изолированную популяцию. Это способствует появлению новой расы, патотипа, подвида, вида фитогельминта с новыми свойствами по сравнению с родительским видом, и может вызвать эпифитотию фитогельминтоза на новом растении-хозяине. Так, нетипичная (полиплоидная) раса стеблевой нематоды вызывает фитогельминтоз на конских бобах со специфической локализацией и МСП (семенной). Зарегистрирована популяция клеверной цистообразующей нематоды, которая размножается на сахарной свекле, и свекловичной гетеродеры, которая паразитирует на томате [79, 215].

Обобщая вышесказанное, можно наметить 6 основных источников возникновения возбудителей фитогельминтозов сельскохозяйственных культур [43]:

- 1) естественные или природные биоценозы (переход мелойдогин и ксифинем с дикого винограда на культурный);
- 2) от предков сельскохозяйственных культур (свекловичная цистообразующая нематода с маревых на сахарную свеклу);
- 3) от сорняков и растений, растущих на границе полей, участков (хмелевая цистообразующая нематода с крапивы на хмель);
- 4) переход с дикорастущей растительности (земляничная нематода с лапчатки гусиной на землянику);
- 5) сохранение в почве после уничтожения естественных биоценозов и переход на культурные растения (клеверная цистообразующая нематода при распашке пастбищ на бобовые);
- 6) переход с одной сельскохозяйственной культуры на другую (пырейная парангвина с пырея на пшеницу).

Каждому виду растения-хозяина присуща своя среда обитания, обусловленная географическими, климатическими, ландшафтными и иными условиями. У него своя зона произрастания, в пределах которой условия изменяются от оптимальных до критических. Развитие растений и эпифитотический процесс зависят от многих абиотических и биотических факторов, определяемых средой. Эпифитотический процесс при фитогельминтозах возникает и функционирует в экосистеме как взаимодействие двух ее составных, закономерно необходимых подсистем: природной и антропогенной [146].

Начальные и заключительные стадии эволюции эпифитотического процесса при фитогельминтозе проходят в разной экологической обстановке. Вначале, в период освоения определенного биогеоценоза, паразитарная система сталкивается с видовым многообразием, конкуренцией и другими проявлениями межвидовых отношений, что приводит к освоению новых местообитаний и МСП возбудителей. В заключительной стадии, когда паразитарная система попадает в агроэкосистему, идет упрощение, используются уже имеющиеся факторы надежности, МСП, усиливается специализация. Самое большое, что может сделать естественный отбор – благоприятствовать эпифитотическому процессу при определенном фитогельминтозе [147].

Способность преодолевать преграды, колонизировать новые территории и адаптироваться к новым экологическим условиям зависит часто от МСП возбудителей фитогельминтозов. Различия в способностях к расселению влияют на структуру популяций различных видов фитогельминтов и их растений-хозяев. Это становится особенно очевидным, когда у какого-либо вида фитогельминта внезапно изменяются способности к расселению. Стеблевая нематода с одуванчика лекарственного вместе с семенами разносится ветром на большие расстояния, поэтому широко распространена в природе [48, 108]. При попадании в гидропонные теплицы личинок галловых нематод наблюдаются эпифитотии мелойдогиноза, возбудители которого используют водный МСП [168].

Кроме того, распределение очагов фитогельминтозов в ареалах фитогельминтов зависит от гостальности вида [23]. Полигостальные виды фитогельминтов (многие виды лонгидорид, криконематод, ксифинем, геликотиленхов) широко распространены, но очаги массовых фитогельминтозов определенных растений довольно редки и обусловлены часто влиянием экологических факторов [42, 54, 62, 75, 78, 102]. Поэтому границы очагов этих фитогельминтозов обусловлены сложным комплексом взаимосвязей фитогельминта (зависимость от плотности популяции) и растения-хозяина (однолетние и многолетние) с природными (засушливые годы или регионы) и антропогенными (монокультура, плодосмен) факторами. Очаги фитогельминтозов чаще всего наблюдаются на обрабатываемых землях и в искусственных насаждениях. Описаны очаги фитогельминтозов, вызываемые полигостальными видами паразитических нематод в отдельных регионах: пратиленхоз бобовых, лонгидороз зерновых в Челябинской об-

ласти, мелойдогиноз (северная галловая нематода) льна, земляники в Нечерноземной зоне (НЧЗ) [48, 64, 96, 129].

Многие специализированные виды паразитических нематод могут вызвать эпифитотии фитогельминтозов. Очаги глободероза картофеля, гетеродероза сои, люцерны, дитиленхоза конских бобов, флокса, афеленхоидоза и дитиленхоза риса, тиленхулоза цитрусовых, радофолёза банана и др. зарегистрированы во многих странах [30, 47, 191, 203, 215]. Эпифитотии этих фитогельминтозов проявляются в следующих условиях:

- вслед за интродукцией чужеземных культурных растений проникают их патогенные нематоды (карантинные виды фитогельминтов), которые не встречаются в новых местообитаниях, связанных с ними антагонистов и врагов;
- частичная или полная монокультура приводит к резкому снижению разнообразия видового состава по сравнению с биоценозами и резкому возрастанию численности одного или нескольких узкоспециализированных фитогельминтов;
- широкое распространение одного или нескольких сортов, гибридов культуры, генетически близких, приводит к массовому размножению отдельных видов фитогельминтов;
- природные факторы передачи возбудителей фитогельминтозов в агробиоценозах преобразуются в антропогенные и способствуют эпифитотическому процессу.

Фитогельминты (например, яблоневая глободера, паразитирующая на корнях яблони), изолированные полями, дорогами от других нематод того же вида, составляют отдельную популяцию, которая может занимать относительно небольшую площадь. В то же время, пурпурная ангина, паразитирующая на злаковых травах, широко распространена в природе за счет распространения семян и галлов птицами. Поэтому популяции ангин занимают большие площади [48].

Служба защиты растений Индии сообщила о широкой распространенности и вредоносности пшеничной ангины в 10-ти штатах. Флотационный метод борьбы с этим фитогельминтом известен давно, но в условиях Индии он неэффективен, и новые очаги заболевания продолжают появляться на полях крестьян. Предполагается, что решению этой проблемы помогут нематодоустойчивые сорта [170]. Из истории изучения пшеничной нематоды в России известно, что она

была широко распространена на полях крестьян в начале прошлого века. Кроме семян с галлами, распространению болезни способствовали птицы, которые питались зернами и галлами [49, 120, 129]. В Узбекистане выявлена пшеничная нематода в нескольких зерносеющих хозяйствах [131]. В советское время она не была обнаружена, хотя в республике активно работали ученики фитогельминтолога А.Т. Тулеганова [61, 75, 132]. При изменении технологии выращивания пшеницы в горных районах Узбекистана возникли очаги ангвиноза.

Кроме трансмиссивного МСП возбудителей фитогельминтозов, в природе распространен миграционный МСП, который характерен для инвазий органов вегетативного размножения. Фитогельминты мигрируют в точки роста, которые, при отдалении от материнского растения, оказываются инвазированными (рис. 9.1).

Источник: [126].

Рис. 9.1. Афеленхоидоз (*Aphelenchoides rizdemabosi*) хризантемы

При вегетативном размножении корневыми черенками (мелойдогиноз малины, пратилехоз аралии), клубневидными корнями (дитилехоз георгина), клубнями (мелойдогиноз картофеля, скutelлонемоз сладкого картофеля), корневищами (ангвиноз пырея ползучего, гетеродероз мяты), клубнелуковицами (дитилехоз гладиолуса), луковичами (дитилехоз лука, чеснока), видоизмененными стеблями (мелойдогиноз герани, глободероз тысячелистника), отпрысками (мелойдогиноз агавы), усами (дитилехоз земляники) происходило широкое распространение возбудителей фитогельминтозов в Европе и Америке [1, 28, 30, 48, 53, 66, 67, 75, 86, 88].

Земляничная листовая нематода появилась на плантациях земляники в Англии, что связано с отсутствием нематодологического контроля за посадочным материалом, при выращивании которого в теплицах не проявились симптомы афеленхоидоза. Обработка горячей водой, нематотицидами и использование метода культуры верхушечной (апикальной) меристемы земляники не дали полного подавления инвазии в посадочном материале. Даже последний прием, который был достаточно эффективен в подавлении вирусных, бактериальных и грибных болезней, оказался безуспешным. Земляничные нематоды или их яйца легко вводились в участки ткани размером 1 мм, из которых фитогельминты мигрировали в незараженные культуры тканей. Поэтому была рекомендована и внедрена комплексная методика: после обработки горячей водой и алдикарбом маточные растения и их отводки изолировали, и в дальнейшем они служили объектами для метода культуры тканей и получения здоровых растений [7, 143, 209].

Этот пример получения здорового посадочного материала при вегетативном размножении показывает, что даже методы биотехнологии не дают 100%-й эффективности. Он подтверждает вывод Т.В. Покровской [88] о том, что агрономы заблуждаются, когда считают возможным высаживать почти полностью обеззараженный тем или иным способом посадочный материал. На первый взгляд, результаты неплохие: материал обеззаражен на 98%. Что такое 2% инвазированного материала в масштабе производства? Для закладки производственной плантации земляники на одном гектаре нужно высадить 56 тыс. растений, для выращивания лука на репку требуется 30 тыс. штук выборка (севка), на одном гектаре высаживают от 20-ти до 60 тыс. штук рассады томатов. Соответственно, 2% растений составляет: 1120 штук рассады земляники, 600 луковиц, 400–1200 штук рассады томатов. Но если допустить, что на поле, участок, в теплицу высаживают только 0,5% зараженных растений, то все равно на незараженной площади появляются источники инвазии и возникают очаги опасного фитогельминтоза. Даже если в одном растении земляники из многих тысяч сохраняют жизнеспособность 4–5 стеблевых нематод, то этого количества достаточно, чтобы образовался очаг дитиленхоза.

В большинстве случаев в природе более 99% яиц и личинок фитогельминтов погибают, а многие из тех, которым удалось выжить, погибают до того, как они могут сами дать начало новому потомству.

Поэтому те виды фитогельминтов, которые имеют высокую плодовитость (мелойдогины, ангвины, гетеродеры), в то же время, имеют высокую смертность в период до инвазирования новых (здоровых) растений. Для этих фитогельминтов характерен экспоненциальный рост популяции, связанный, прежде всего, с их географической экспансией или размножением в упрощенных агроэкосистемах [208, 215].

В борьбе с этими фитогельминтами применяют истребительные мероприятия. Фумигация почвы часто создает иллюзию исчезновения фитогельминтов, поскольку нередко наблюдается экспоненциальное уменьшение численности (обратное экспоненциальному росту), когда плотность популяции уменьшается на 99%. Однако, если мы имеем дело с фитогельминтами, существует большая вероятность, что их популяция восстановится.

Рассмотрим с этих позиций пример фитогельминтоза с трансмиссивным МСП. В 100 г растительной ткани клевера лугового, пораженного дитиленхозом, в среднем обнаружено 5 тыс. особей дитиленхов. Корова съедает в очаге дитиленхоза 5 кг зеленой массы клевера, переходит на другое поле, где растет неинвазированный клевер, и оставляет помёт, в котором после переваривания сохранилось от 0,1 до 0,01% стеблевых нематод. На другом поле может оказаться от 25-ти до 250-ти экз. При попадании такого количества нематод на одно место рядом с восприимчивыми растениями возникнет очаг дитиленхоза на поле многолетнего клевера лугового.

Напомним, что между первым заражением, особенно когда численность фитогельминта мала, и проявлением дитиленхоза пройдет довольно много времени (2–3 года) [73, 77, 88]. Это относится к дитиленхозам, мелойдогинозам, гетеродерозам и ко многим другим фитогельминтозам. Когда специалисты обнаруживают массовое поражение сельскохозяйственной культуры, они не могут его связать с причиной возникновения первого очага фитогельминтоза. Поэтому первые источники инвазии имеют очень важное значение с эпифитотиологической точки зрения, но они обычно остаются пропущенными.

Фитогельминты эволюционно приспособились к образу жизни и питанию животных, которые в МСП выполняют роль транспортного средства, и, соответственно, «выработали» свои жизненные циклы, пути проникновения, размножения, локализации в органах растений-хозяев [9, 31, 135]. Сосновая нематода размножается в смоляных ходах сосны и, перемещаясь по этим ходам, заселяет ксилему. Пора-

женные деревья становятся хлоротичными и приблизительно через три года отмирают вследствие разрушения эпителия смоляных ходов фитогельминтами и симбионтами-бактериями. Отмирающие деревья представляют собой хороший субстрат для питания и размножения жуков-усачей – *Monochamus* sp. При выходе усачей из стволов нематоды мигрируют под надкрыльями и в стигмы груди жуков. Жуки летят на молодые побеги здоровых деревьев. При питании на них фитогельминты покидают жуков и проникают в ветки через открытые ранки [6, 57, 226]. Таким образом, согласованность действий сосновых нематод и транспортного средства – жуков-усачей – поддерживает эпифитотический процесс, который основан на трофических, форических (транспортировка одних организмов другими) и топических (изменение физических, химических свойств среды) связях.

Аналогичная эпифитотологическая ситуация складывается на тропических островах на плантациях кокосовых пальм, в стволах которых пальмовая нематода *Rhadinaphelenchus cocophilus* вызывает болезнь под названием «красное кольцо». Трансмиссивный МСП осуществляет пальмовый долгоносик *Rhynchophorus palmarum*, размер которого колеблется от 3-х до 6-ти см. Личинки всех возрастов питаются в тканях ствола пальмы, в зоне размножения фитогельминтов. Перед вылетом взрослых жуков из ствола пальмы нематоды скапливаются в яйцевом де. Когда жуки откладывают яйца в ткань ствола, нематоды попадают в ствол пальмы и начинают размножаться в новом растении-хозяине. Их численность в пальмах достигает астрономических значений [53, 226].

Таким образом, эпифитотический процесс при фитогельминтозах стволов деревьев осуществляется специфическими переносчиками-насекомыми, взаимоотношения которых с нематодами можно отнести к симбиотическим.

Примером неспецифической трансмиссивной передачи является колорадский жук, который весной питается на дитиленхозных клубнях, сохранившихся в почве после зимы. В экскрементах таких жуков были обнаружены живые дитиленхи. Этот фактор передачи имеет второстепенное значение в эпифитотическом процессе при дитиленхозе картофеля [167].

Неспецифическими факторами передачи фитогельминтов могут быть животные, которые на ногах, вместе с прилипшей почвой, переносят многие виды возбудителей фитогельминтозов (мелойдогины, глободеры, гетеродеры, паратиленхи и т.д.) [30, 62, 63, 132, 133, 148].

На примере специфических трансмиссивных МСП при бурсафеленхозе сосны и радинафеленхозе пальмы можно проанализировать факторы передачи при других фитогельминтозах стеблей и листьев. Для дитиленхоза клевера лугового (рис. 9.2), возбудитель которого локализуется в листьях, стеблях и почках, фактором передачи в пространстве могут быть травоядные животные, поскольку известно, что часть дитиленхов может проходить через пищеварительную систему, сохранив жизнеспособность [77, 80, 129, 140, 167, 203].

Источник: [129].

Рис. 9.2. Дитиленхоз (*Ditylenchus dipsaci*) клевера лугового

Птицы, которые питаются семенами злаковых трав и способствуют их распространению, едят и галлы, вызываемые пурпурной нематодой *Anguina agrostis*. Ангвиноз, вызываемый этой нематодой, зарегистрирован в Европе, Азии, Северной Америке и Новой Зеландии [48, 130, 229].

Пространственная структура очагов фитогельминтозов чаще всего зависит от структуры популяции растения-хозяина и животного-переносчика. Эпифитотический процесс прекратится, если из него «выпадет» одно из звеньев [3, 150].

Современный эпифитотический процесс при той или иной инвазии и ее возбудителя как биологического вида зачастую складывался вследствие длительной сопряженной эволюции паразито-хозяйинных отношений между популяциями фитогельминта, растений-хозяев и животных-переносчиков или транспортных средств (носителей). В

большинстве случаев отбор направлен на достижение определенного равновесия между популяциями растения-хозяина, фитогельминта, животного-консумента растения и, одновременно, переносчика или транспортного средства возбудителя фитогельминтоза [15, 144].

Истинные или главные носители и переносчики представлены одним видом или группой видов животных, к которым как растение-хозяин, так и фитогельминты адаптированы в филогенезе. У фитогельминтов в процессе эволюции выработались специальные приспособительные механизмы (термо- и кислотостойкость, непроницаемость кутикулы, галлы, цисты, сотеки и т.д.) [17, 46, 143, 188, 244].

Лимитирующим условием эпифитотиологического анализа эпифитотических процессов с трансмиссивным МСП является дефицит знаний о животных, соединенных пищевыми связями с растениями, о их роли в распространении семян растений и воздействии на биоценозы.

Таким образом, рассматривая эпифитотиологическое значение экологических тактик возбудителей фитогельминтозов и паразитарных систем «популяция фитогельминта – популяция растения-хозяина» в биогеоценозе и агробиоценозе, мы сталкиваемся как с результатами эволюции, так и с путями их взаимодействия с современным окружением, в том числе с антропогенными факторами.

9.2. Интеграция паразитосистем «РХ=ФГ» с травоядными животными

А.А. Парамонов писал, что «биология фитогельминтов, выраженная более или менее типично, связана, несомненно, с тем, что растение пассивно участвует в цепях питания, характеризующих данный биоценоз. Такова важная причина того, что пути к смене хозяев закрыты» [83, с. 375]. В случае сопряженной эволюции видов высших растений, их фитопаразитов и травоядных животных, птиц появляется возможность заселять новые биогеоценозы, используя животных как транспортное средство для прошедших через пищеварительную систему семян и галлов, цист с личинками, самок с яйцевыми мешками, специализированных фитогельминтов.

А.А. Парамонов [83] показал, что фитогельминты резко отличны от зоогельминтов. Многие признаки фитогельминтов абсолютно альтернативны соответствующим признакам нематод-зоогельминтов. Попробуем использованную А.А. Парамоновым таблицу «Сравни-

тельная характеристика нематод зоо- и фитогельминтов» [83, с. 274] применить для характеристики фитогельминтов, не связанных с травоядными животными, и связанных в процессе эволюции с травоядными животными и птицами (табл. 9.1).

Таблица 9.1

Сравнительная характеристика фитогельминтов мигрирующих и седентарных, галлообразователей

Фитогельминты	
Не связанные с травоядными животными	Связанные в процессе эволюции с травоядными животными и птицами
Отбора на крупный размер тела нет	Отбор на относительно крупные размеры
Монодельфная простая половая система	Монодельфная усложненная половая система
Дидельфная половая система	Дидельфная половая система с мощным развитием женских половых трубок
Количество яиц на одну самку небольшое, яйца некрупные	Количество яиц на одну самку значительное, яйца крупные
Эктопаразитические виды многочисленны, эндопаразитические немногочисленны	Эндопаразитические и цистообразующие виды многочисленны
Способность к инвазии всех стадий	Способность к инвазии личинок II, III или IV возраста
Полигостальность	Полигостальность для корневых галлообразователей, в меньшей степени развита для полостных галлообразователей
Отбора на термостойкость нет	Повышение термокислотоустойчивости
Большинство видов использует почву как стацию существования и переживания от яиц до взрослых особей	Половозрелые особи и их потомство не выходят в почву, за исключением цистообразующих нематод
Факторы надежности, способствующие сохранению в неблагоприятных условиях: яйца, инвазионные личинки II, IV возраста, в меньшей степени диапауза, анабиоз	Факторы надежности: крупные яйца, многочисленное потомство, инвазионные личинки II, III, IV возраста в зависимости от вида седентарного паразита оотеки, цисты, галлы диапауза, анабиоз

Фитогельминты, которые слабо связаны или не связаны с травоядными животными, являются эктопаразитическими корневыми нематодами (сем. *Hoplolaimidae*, *Dolichodoridae*, *Tylenchorhynchidae*, *Belonolaimidae*, *Pratylenchidae*, *Criconematidae*, *Paratylenchidae*, *Longidoridae*, *Trichodoridae*). Практически все стадии этих фитогель-

минтов подвижные, поэтому мы их называем мигрирующими фитогельминтами.

Фитогельминты, которые тесно связаны с травоядными животными и птицами через своих растениев-хозяев, подразделяются на седентарные (сем. *Heteroderidae*, *Nacobbidae*) и специализированные галлообразователи (сем. *Anguinidae* и *Meloidoginidae*). У паразитов чрезвычайно велика гибель яиц и личинок, которые лишь в результате редкого счастливого случая попадают в подходящего для них хозяина. В результате отбора плодовых особей достигнуты максимально мыслимые для животных количества половых клеток [79, 176].

Данные таблицы показывают, что характеристика фитогельминтов, связанных с травоядными животными, несомненно, специфична и напоминает о некоторых свойствах зоогельминтов. Они, по сравнению с мигрирующими фитогельминтами, отличаются увеличением размеров тела самок, более мощным развитием женских половых трубок, большими размерами яиц, скоррелированными с большим их числом на одну самку, полигостильностью для корневых фитогельминтов и способностью к анабиозу в галлах для галлообразователей надземных органов.

Длина тела самок ангвин превышает в 2–5 раз длину тела мигрирующих фитогельминтов. Объем тела самок галловых и цистообразующих нематод превышает в 120–2100 раз объем тела подвижных корневых паразитических нематод [83, 217, 247]. Для ангвин, мелойдогин, гетеродерид характерно увеличение размера яиц в 1,5–4 раза по сравнению с фитопаразитами рода *Pratylenchus*, *Paratylenchus*, *Criconema*, *Criconemoides*, *Hemicycliophora*, что позволяет личинкам, вышедших из крупных яиц, более длительный период искать растение-хозяина.

Для мигрирующих видов фитопаразитических нематод характерна монодельфная простая половая система. Их продуктивность не превышает 60–200 яиц. Для ангвин усложняется монодельфная половая система, которая позволяет увеличить продуктивность (производство) яиц: *A. tritici*, *A. agrortis* – до 2500 яиц на самку, а у нематод *A. ritzimabosi* – 35 яиц, *P. penetraus* – 70 яиц, *D. dipsaci* – 207–496 яиц [52, 143, 187, 231].

У седентарных видов галловых и цистообразующих нематод дидельфная половая система способствовала возрастанию яйцевой продуктивности (*Meloidogyne* sp. – до 2880 яиц в яйцевом мешке,

G. rostochiensis – до 1200 яиц в цисте, *H. schachtii* – до 600 яиц в цисте). У корневых мигрирующих нематод, имеющих дидельфную половую систему, плодовитость самок значительно меньше (нематоды родов *Pratylenchoides*, *Tylenchorhynchus*, *Radopholus*, *Hirschmanniella*, *Hoplolaimus* – меньше 100 яиц на самку) [30, 84, 216, 227].

У мигрирующих фитопаразитических нематод (*Aphelenchoides*, *Ditylenchus*, *Paratylenchus*, *Pratylenchus*, *Tylenchorhynchus*, *Helicotylenchus*, *Rotylenchus*, *Criconema*) плодовитость обычно невысокая (35–200 яиц), что обусловлено, по-видимому, способностью этих фитогельминтов длительно питаться и размножаться на(в) одном и том же растении, перемещаясь внутри или снаружи органов растения. При конкуренции или загнивании органа эти фитогельминты мигрируют в почву или на другие растения. У этих фитогельминтов невысокая плодовитость связана с уменьшением внутривидовой конкуренции, продолжительностью индивидуальной жизни, типа онтогенеза, и противостоянию неблагоприятным условиям среды [84, 206, 234, 241]. У фитогельминтов родов *Anguina*, *Meloidogyne*, *Heterodera*, *Globodera* относительно высокий уровень плодовитости обусловлен способностью образовывать полостные галлы, корневые галлы с самками и яйцевыми мешками и цисты, предохраняющие потомство при поедании растений травоядными животными. При этом повышается элиминация большей части популяций фитогельминтов при прохождении через пищеварительную систему животных и птиц. Вероятно, эти отношения и привели к усилению отбора на относительно высокую плодовитость, на увеличение размеров тела самок, на гиперморфозы, столь характерные для нематод-зоопаразитов, так как крупные размеры тела у последних, несомненно, коррелируют с высокой плодовитостью [83, 176, 208].

Кроме повышения плодовитости, у галлообразователей гиперморфоз (нарушения соотношений со средой становятся более ограниченными, а организм более специализированным) проявится в повышении термостойкости, устойчивости к воздействию химических веществ, к осмотическому давлению, кислотности среды [83, 176].

Если фитогельминты вместе с растительной массой попадают в условия пищеварительной системы, в которой их истребляемость очень велика и не имеет избирательного характера, то есть в случае большой общей элиминации, то естественный отбор будет направ-

лен на максимальную плодовитость, так как лишь особо плодовитые особи будут иметь шансы оставить после себя хотя бы немногочисленное потомство, достигающего зрелого состояния [176]. Если самка мелойдогин сидит в крупном галле (сингалле), отека с яйцами остается погруженной в ткань сингалла, то вероятность прохождения через пищеварительную систему свиньи возрастает.

Как известно, температура тела травоядных животных составляет 38–40°C, птиц – 40–42°C. Поэтому фитогельминты, проходящие через пищеварительную систему, должны были повышать свою термостойкость. В борьбе с фитогельминтами используют термическое обеззараживание. Проблема возникла в связи с термической «акклиматизацией» фитопаразитических нематод. Термостойкость стеблевой нематоды нарциссов за 30 лет возросла почти в 40 раз по продолжительности подавления при температуре 43,3°C. Это свидетельствует, что на физиологическом и генетическом уровне нематоды могут противостоять ранее эффективным режимам обеззараживания [69, 231].

Термостойкие личинки пшеничной ангийны и пурпурной нематоды в высушенных галлах в состоянии переносить трехчасовой прогрев при 100°C, но при предварительном замачивании гибнут за полчаса при 53–54°C [69]. Для сравнения, корневые мигрирующие нематоды родов *Helicotylenchus*, *Paratylenchus*, *Hoplolaimus*, *Tylenchorhynchus* гибнут в течении 24-х часов при 32°C [69, 217].

Для обеззараживания посадочного материала от галловых нематод применяют следующие параметры: от ложной галловой нематоды – 43,3°C в течении 240 минут; от северной галловой нематоды – 45,5°C на 60 мин., от яванской галловой нематоды – 47,5°C на 120 мин [69, 217]. Эти показатели свидетельствуют, что личинки и яйца галловых нематод могут выдержать температуру от 38 до 42°C при прохождении через пищеварительный тракт животных и птиц.

Цистообразующие нематоды также достаточно термостойки: личинки в цистах свекловичной цистообразующей нематоды выдерживают 52°C в течении 15-ти минут; личинки в цистах картофельной цистообразующей нематоды живут при 47,8°C в течении 30-ти минут; табачной цистообразующей нематоды – при 42°C в течение 24-х часов; соевая цистообразующая нематода – при 48–49°C в течении 30-ти минут [69, 217].

Клеверная раса стеблевой нематоды *D. dipsaci*, которая проходит через пищеварительный тракт травоядных животных, имеет лучшую термостойкость в высушенном состоянии. Только 17,3% стеблевых нематод в свежих листьях клевера выдерживало прогрев при 44°C в течении 3-х часов, а в сухих – 100% дитиленхов выдерживали нагревание. Клубневая нематода *D. destructor* выдерживала нагревание клубней картофеля при 43°C в течении 7-ми часов [30, 43, 77].

Рисовая листовая нематода, которая сохраняется в семенах риса и вместе с семенами распространяется воробьями и другими зерноядными птицами, выдерживает прогревание семян при 50–52°C в течении 15-ти минут [72, 31].

Фитогельминты *D. dipsaci*, *A. tritici*, *A. agrostis* выдерживали от 10 до 22,5 атм осмотического давления раствора. Мигрирующие корневые нематоды *Pratylenchus* spp. значительно хуже выдерживали высушивание и повышение осмотического давления [216, 217, 225].

Корневые эндопаразитические нематоды *Pratylenchus coffeae* и *Scutellonema bradys* погибают при термическом обеззараживании при 45°C в течении 40-ка минут. Эктопаразиты корней нематоды родов *Pratylenchus*, *Helicotylenchus* погибают при 46,5°C в течении 30-ти минут. Эти параметры термической обработки значительно слабее, чем для седентарных фитогельминтов [217, 247].

Мигрирующие фитогельминты и нематоды *T. dubius* могли выдерживать кислотность раствора от 4,5 до 8,0 рН. В то же время, личинки южной и яванской галловой нематоды выдерживали кислотность 3,0–10,6 рН. Личинки золотистой картофельной нематоды вылуплялись из яиц при рН 1–6,5 [192, 216].

Таким образом, в процессе сопряженной эволюции галлообразователей, цистообразующих, стеблевых нематод и травоядных животных, у этих нематод повышалась термостойкость, они могут переносить осмотическое давление и кислотность среды.

Надежность и мобильность системы «растение-хозяин – фитогельминт» (РХ=ФГ), как известно, взаимосвязаны. Надежность растения-хозяина и фитогельминта заключается в способности поддерживать и сохранять постоянство и устойчивость основных характеристик на протяжении длительного времени. В качестве признаков надежности партнеров можно отметить жизнеспособность, выживаемость, способность к самосохранению, длительность сроков

существования видов. Среди дикорастущих видов растений вегетативное размножение очень распространено. Оно просто, надежно и, к тому же, обеспечивает быстрое расселение вида на ограниченном пространстве, но не может обеспечить расселение на больших пространствах. Семена растений имеют в своем распоряжении все те остроумные способы распространения (анемохория, гидрохория, зоохория), которые были выработаны в процессе эволюции, поэтому расстояния здесь измеряются не метрами, а километрами и даже сотнями километров [28]. Семя, образуясь в результате полового процесса, включает в себе возможность возникновения новых признаков у потомства. Семена имеют и другое преимущество: свойственный им период покоя помогает пережить неблагоприятные сезоны года (зима, засушливое лето, заморозки весной). Упаковка внутри семени – самый надежный способ для будущего растения, позволяющий ему сохранить себя от перепада температур, влажности, при прохождении через пищеварительный тракт животных и птиц, от нахождения в морской воде и т.д. Большинство семян долго сохраняет всхожесть, что дает возможность создания семенных запасов в почве и неодновременного прорастания семян. Присутствие в биогеоценозах однолетников, двулетников и многолетников, растений ксерофитов, мезо- и гидрофитов дает возможность создать многообразие травяного покрова [3, 6, 11, 28, 124, 175, 183, 204].

Луговой и пастбищный травостой – основной источник веществ и энергии для гетеротрофных организмов, в том числе пасущихся животных и птиц. Число видов травянистых растений составляет около 4 тыс., среди них преобладают злаки и сложноцветные, на которых паразитируют галлообразователи – ангвины (рис. 9.3). Злаки устойчивы к выпасу, они способны отрастить после поправки зеленую массу и эффективно перерабатывать азот, калий, фосфор из фекалий травоядных животных. Под влиянием умеренного выпаса крупного рогатого скота численность злаковых растений возрастает [28, 29, 124].

Перечисленные признаки злаковых и других трав помогают выдерживать пресс [11, 28, 124] травоядных животных, которые также воздействуют на второй член эпифитосистемы – фитогельминтов. Они, в свою очередь, сформировали свои факторы надежности, способствующие распространению вида и его сохранению в неблагоприятных условиях (анабиоз, запас питательных веществ, стадии

Рис. 9.3. Ангиноз (*A. varcobica*) маралиего корня
Rhaponticum integrifolia и
 ангиноз (*A. graminis*) на овсянице красной *Festuca rubra*

переживания яйца, яйцевые мешки, цисты, личинки II, IV возраста, миграция, полифагия, пусковой механизм перехода нематод из стадии переживания под воздействием корневых выделений растений, температуры, влажности и т.д.) [143].

Мобильность паразитсистемы зависит от третьего члена системы – от птиц или млекопитающих, травоядных животных. С их помощью паразитосистемы перемещаются в пространстве.

Паразитосистемы «РХ=ФГ» представляют собой сложные экологические системы «растение-хозяин – фитогельминт – травоядное животное» (РХ=ФГ=ТЖ), надежность и мобильность которых определены всем ходом и направленностью их эволюции. Широкое распространение этой триединой системы демонстрирует эффективность естественного отбора (полевица – *A. agrostis* – перелетные зерноядные птицы; пырей – пырейная ангвина – овцы; мятлики – корневая злаковая нематода – грызуны) (табл. 9.2).

Таблица 9.2

Биологическая, экологическая, эпифитотииологическая характеристики нематод сем. Anguinidae

Название	Галлы						Размер семян	Число поколений	Плодовитость самок	Растения-хозяева	Токсичность для животных	Распространенность
	Форма	Цвет	Длина, мм	Ширина, мм	Время сохранения	Температура выдерживания						
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Пурпурная ангина <i>A. agrostes</i>	Ситово-розрайной формы зерновки	От пурпурного до синего	4–5	0,5–1,0	4 года	15 мин при 52°C	В несколько раз меньше галлов, 1 мм	1	1250–2000	Полвица тонкая и другие, овсяница красная	Токсичен	Европа, США, Канада, Новая Зеландия
Пшеничная ангина <i>A. tritici</i>	Уменьшенное зерно	Цвет зерна	3–6	2–3	28 лет	50°C 1 час	В 3–4 раза крупнее галлов	1	2500	Пшеница, рожь	Токсичен	На континентах
Злаковая ангина <i>A. graminis</i>	Галлы на листьях пурпурные	Синего, темно-синего, желтого, коричневого, фиолетового	2–5	1–2				1	1200	Овсяница овечья и др. овсяницы		Европа
Листовая ангина <i>A. (H) graminophila</i>	На листьях, вытянутые	Красноватого, темно-красного, коричневого, могут быть черного	10–15	2–3				2–3	100–500	Вейник незападенный, полевые		Европа, США, Канада, Сахалин

Окончание таблицы 9.2

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13
Пырейная ангина <i>A. agrosti</i>	Оваль- ные в ос- новании стебля или сбоку мелкие	Светло- зеленого, темно-желтого, коричневого	10–20	8–15				2	2000– 800	Вейник незаве- щенный, полевые цы		Евро- пейская часть России
Осоковая ангина <i>A. caricis</i>	Палоч- ковид- ная, верете- новид- ная	Желто- зеленый, оливковый с коричневой бороздкой	5–50	1–2			Галлы похо- жи на метелку семян	1	59	Осока черная и др.		Северо- запад евро- пейской части России, Эстония, Латвия
Тысячелист- никовая ангина <i>A.(M) millefolii</i>	Верете- новид- ный на цен- траль- ной жилке	Светло-зеле- ный	10–25	3–15				2	300– 1500	Тысяче- листни- ки		Европа
Корневая ангина <i>A.(S) radicola</i>	Изо- гнутой, верете- новид- ной, крючко- ватые	Молодые-бе- лого, серого, желтого	5–10	3–4				2–3		Мят- лики, пырей, канаре- ечник		Европа, СПА, Канада

Важным условием обеспечения надежности эпифитосистем является вхождение в коалиции. Способность образовывать коалиции, то есть такие объединения, где члены совместно осуществляют функции, которые каждый член в отдельности осуществить не может – одно из фундаментальных свойств живых организмов. Надежность и устойчивость членов возрастает. Эпифитосистемы входят в системы коалиционных. Характерное свидетельство сказанного – эпифитосистема возбудителя бурсафеленхоидоза сосны. В коалицию входят популяция сосны черной *Pinus nigra*, популяция сосновой стволовой нематоды *Bursaphelenchus xylophilus*, популяция переносчика – усачи рода *Monochamus* [6]. Кроме того, в древесине сосны в местах питания нематод и жуков присутствуют симбиотические бактерии и грибы.

Участие переносчика или травоядного организма в кругообороте возбудителей трансмиссивных ФГЗ значительно усложняет задачу, стоящую перед эпифитотилогом. Вместо взаимодействия двух популяций, РХ и ФГ, он имеет перед собой коалицию трех и более популяций, включая виды травоядных животных (птиц, жвачных животных, грызунов), которые питаются разными частями растения-хозяина. При этом нередко на каждом этапе роста и развития растения-хозяина и, соответственно, популяции ФГ, с которыми взаимодействуют разные виды травоядных животных, коровы и лошади едят верхние части растений, овцы съедают их до корней, грызуны поедают оставшуюся часть растений, птицы склевывают семена и галлы. Гуси и утки, поедая листья и семена осоки обыкновенной вместе с галлами осоковой нематоды *Anguina caricis*, могут распространять семена осоки и галлы осоковой нематоды (рис. 9.4).

Основным фактором, поддерживающим целостность коалиции «РХ=ФГ=ТЖ», то есть интегрирующим фактором, служат, главным образом, пищевые взаимоотношения между популяциями растения-хозяина (хозяев), фитопаразита и травоядных животных. Движущими силами, регулирующим структуру коалиции, а следовательно, эволюцию входящих видов и эволюцию коалиции «РХ=ФГ=ТЖ», являются здесь и внутренние взаимоотношения между видами (элементами) коалиции.

Механизм поддержания равновесия в коалиции «РХ=ФГ=ТЖ» имеет характер замкнутого цикла с отрицательной обратной связью. Увеличение численности популяций фитопаразита или травоядных

Источник: [115].

Рис. 9.4. Ангвиноз (*A. caricis*)
осоки обыкновенной

животных приведет к усиленному потреблению ресурсов популяции растений-хозяев, что приведет к сокращению популяций растений. В результате численность популяций фитопаразитов и травоядных животных сократится, а это, в свою очередь, приведет к восстановлению численности популяций растений-хозяев и, соответственно, кормовой базы для животных. Это пример простейшего цикла регуляций.

9.3. Переход паразитосистем в эпифитосистемы ФГЗ

Одним из существующих вопросов сопряженной эволюции растений-хозяев и их фитопаразитических нематод с травоядными млекопитающими и птицами, которые постоянно или временами питаются разными частями или органами растений, является понимание роли биосистемы. Ее можно представить в виде схемы «ФГ=РХ=ТЖ».

Под ФГ принимаются популяция фитопаразитической нематоды, которая связана паразитически, эпифитотиологически, экологически, жизненным циклом с популяциями растения-хозяина (РХ).

Под ТЖ понимаются популяции травоядных млекопитающих животных (грызуны, парнокопытные, непарнокопытные), которые

питаются органами растений (листья, стебли, цветы, семена, плоды, корни, корнеплоды, луковицы и др.), и могут поедать фитогельминтов вместе с растительной тканью.

Часто взаимосвязанные популяции фитопаразитических нематод и популяций растений-хозяев называют паразитосистемами [78, 80, 100, 143].

Система есть составное целое, способное выполнять определенную функцию (или функции), доступные только системе как целому, но не ее разрозненным компонентам. Каждая система имеет свою структуру, схему функционирования, свои внутренние и внешние отношения с подсистемами (компонентами). Между ними и системой в целом проявляются внешние отношения к окружающим факторам [51, 79, 107, 136, 170]. Основная функция биосистем – самосохранение и воспроизведение. Последняя функция является показателем формирования и существования биосистем [4, 87, 107].

Биосистемы паразитарные соответствуют определению систем и подразделяются на подсистему растения-хозяина и подсистему фитогельминта. Эти подсистемы делятся на виды, расы, популяции. Такие паразитосистемы характерны для всех фитогельминтозов [143].

В то же время, существуют паразитосистемы, которые вызывают массовую болезнь растений-хозяев или эпифитотию фитогельминтоза (например, глободероз картофеля, гетеродерозы сои, сахарной свеклы, мелойдогинозы овощных культур и др.). В этом случае с точки зрения эпифитотиологии паразитосистема рассматривается как эпифитосистема, которая воспроизводится во времени и пространстве. У этих фитогельминтов с растениями-хозяевами произошло тесное физическое, физиологическое, биохимическое и экологическое взаимодействие: сформировались гигантские клетки, синцитии, галлы разной структуры, расположенные от корневой системы до цветов и семян. Эти взаимоотношения складывались исторически в процессе коэволюции обоих партнеров и системы в целом.

Как известно, для существования в природе любому фитопаразиту необходимо последовательное перемещение от одного организма (источника инвазии) к другому (восприимчивому) организму. Это перемещение реализуется в пространстве и времени посредством механизма сохранения и передачи возбудителя фитогельминтозов. Для многих фитогельминтозов (дитиленхозы, гетеродерозы, мелой-

догинозы, ангинозы) одним из основных МСП является трансмиссивный, то есть с помощью животных. Поэтому животные, как компоненты МСП, входят в эпифитосистему как подсистема [143].

Популяции растения-хозяина, являясь частью биоценоза, находятся под воздействием фитофагов (от бизона до колорадского жука). Вопрос, как травоядные животные влияют на эпифитосистему, остается открытым.

С одной стороны, популяции ФГ «растворяются» в популяции РХ. При поедании травоядными животными растительной массы с ФГ сокращается их численность в биогеоценозе. Поедание галлов травоядными животными и птицами способствует устранению определенной части популяции ФГ, что не дает проявляться перенаселенности, со всеми вытекающими отсюда последствиями. Если бы все галлы, которые формирует пурпурная нематода *A. agrostis* остались на почве, то численность их личинок весной превысила бы 1 млн на 1 м². Это привело бы к гибели проростков полевицы и овсяницы.

С другой стороны, травоядные животные и птицы, как участники эпифитосистемы, распространяют семена растений и покоящиеся стадии фитогельминтов, способствуют расширению площадей видов растений-хозяев и очагов фитогельминтозов. В результате они обеспечивают воспроизводство эпифитосистем в природных биогеоценозах. В агробиоценозах их роль часто заменяет антропогенная деятельность человека.

Одним из важнейших разделов экологии эпифитосистем и травоядных животных является фенология растения-хозяина, паразита и травоядных животных, изучающая взаимодействие годовой зависимости развития популяции растения-хозяина, фитопаразита и травоядных животных и сезонности их взаимоотношений.

Это важно для природно-очаговых фитогельминтозов (ФГЗ). Именно к этим эпифитосистемам подключены виды растений и животных, поддерживающих эпифитотический процесс (ЭП) при фитогельминтозах. Эпифитосистема может быть связана с определенной территорией или с несколькими биогеоценозами, но она охватывает лишь те компоненты, которые фактически участвуют в МСП и ЭП. ЭП при ФГЗ может пронизывать несколько биогеоценозов, иногда далеко отстоящих друг от друга, но связанных с помощью животных и птиц.

В эпизоотологии стренгулятоза овец имеют значение кормовые растения. Личинки стренгулят мигрируют из почвы и заселяют надземные органы растений. Зараженность травы личинками стренгулят (*Ostertagia* spp., *Trichostrongylus* spp.) достигает максимума в июле и августе, когда овцы и ягнята начинают щипать траву [128].

К. Линней в книге «Философия ботаники» [60] писал, что при изучении растений лучше следовать природе, а именно, переходить от корня к стеблю, черешкам, листьям, цветоносам и цветкам.

На корнях и корнеплодах паразитируют многие седентарные (*Heterodera*, *Cactodera*, *Punctodera*, *Globodera*) нематоды и галлообразователи (*Subanguina radicola*, *Meloidogyne* spp.).

Случаи же, при которых круг растений-хозяев галлообразователей (*Meloidogyne* spp.) включает многие и, подчас, совершенно неродственные виды растений, являются примерами не истинной многоядности, а еще не объясненной корневой пищевой специализации (рис. 9.5). Одной из причин полигостальности мелойдогин, возможно, является избирательность травоядных животных (грызуны, кабаны, овцы), которые поедают корни, пораженные галлами мелойдогин, и распространяют личинки галловых нематод на территории биогеоценоза. Мышевидные грызуны поедают пораженные мелойдогинами корни сорняков, растущих около деревьев гуаявы, корни которой поражены мелойдогинозом. Мигрируя по плантации гуаявы, они способствуют заражению мелойдогинами непораженных деревьев [143].

Галлами, которые формируют субангвины на корнях злаковых трав, как северная галловая нематода на корнях моркови, свеклы и

Источник: [177].

Рис. 9.5. Клевер луговой, пораженный гетеродерозом (*H. trifolii*) (слева) и мелойдогинозом (*M. hapla*) (справа)

петрушки, могут питаться грызуны (мыши, полевки, зайцы, кролики, хомяки), которые способствуют расселению этих нематод (рис. 9.6). Грызуны и кабаны, поедая корни и корнеплоды, зараженные цистообразующими нематодами, распространяют цисты в биотопах, где растут растения-хозяева.

Источник: [130].

Рис. 9.6. Субангвиноз мятлика и вариации галлов, образованных нематодой *Subanguina radiculicola*

Овцы, поедая основания стеблей пырея и расположенные там галлы пырейной угрицы, распространяют эту ангвину на пастбищах.

Эпифитосистемы, в которые входят виды злаков и ангвин, характеризуются галлами на всех органах (корни, основания стебля, стебли, листья, цветы, семена) у разных видов злаковых. Э.И. Слепян [111] обосновал функционально-морфологическое сходство карпоидных галлов с семенами и плодами. У ряда видов ФГ, галлообразователей, формируются галлы, в которых происходит инкапсуляция возбудителей, и которые называют карпоидные, имеющие различного рода функционально-морфологические сходства с семенами или плодами.

Среди галлов имеются карпоидные галлы, обладающие морфологическими сходствами с распространяющимися посредством анемохории и эндозоохории семенами и плодами. Поэтому такие галлы, как и семена, служат целям расселения, но, в данном случае, конечно, не семян, а скрытых в галлах нематод.

Семя – это созревшая семяпочка, состоящая из зародыша, запаса питательных веществ и его защитных покровов [1, 28, 124]

Плод – орган, заключающий семена и способствующий их формированию, защите и расселению [60, 63, 105].

Галлы рода *Anguina* всегда относительно резко ограничены от прилегающих здоровых частей листа, стебля, и выглядят снаружи как явные вздутия или хорошо ограниченные утолщения, внутри которых находятся разные стадии развития ангвин. На злаках часто встречаются семенные галлы, вызванные различными видами рода *Anguina* (рис. 9.7). Личинки внедряются в зачатки цветов этих растений, в результате чего вместо нормальных цветов и семян образуются галлы, внутри которых находятся взрослые особи, личинки и яйца [30, 47].

К эндозоохорным диаспорам (семена, ягоды, плоды), которые распространяются животными, относят и галлы, вызываемые нематодами семейства Anguinadae. Галлы обладают или меньшими размерами (*A. tritici*) или большими (*A. agrostis*), чем семена растений-хозяев. Это обусловлено, по-видимому, тем, что птицы разных видов зерноядных предпочитают мелкие семена и галлы или крупные, окрашенные галлы и обусловлено совершенствованием способа диссеминации, в котором эндозоохория может иметь при этом решающее значение. Кроме того, пигментация галлов, их окраска часто бывает светло-зеленой, жёлтой, красноватой, оранжевой, пурпурной, коричневой, чёрной. Для птиц красный, пурпурный цвет играет роль сигнализатора и окрашенные галлы привлекают птиц или животных (грызунов) [111, 143]

Галлы поедают не только птицы, но и грызуны. Собственно, паренхима карпоидных патологических новообразований на листьях и стеблях используется в пищу в основном грызунами, которые питаются ею (рис. 9.7, рис. 9.8). Птицы поедают эту паренхиму в меньшей мере [111].

Конечно, на сигнализацию строения галлов оказывает влияние не только их эндозоохорное распространение, что, в свою очередь, дает возможность предполагать и иные причины. Как было показано, карпоидные галлы могут быть сопоставлены с плодами и семенами по значению в их образовании, соответственно, нематодами. Развитие ангвин и вызываемых ими карпоидных галлов следует считать признаком достаточно высокой специализации.

Естественно, что предполагаемый анализ функций эпифитосистем носит предварительный характер, и его результаты излагаются в общих чертах, так как наши сведения о взаимоотношениях растений, фитогельминтов и травоядных животных весьма ограничены.

Источник: [30, 48].

Рис. 9.7. Галлы в открытом и закрытом цветке полевицы, сформированные *A. agrostis*; галлы *Anguina tridomina* в метелке полевицы собачей *Agrostis canina*; галлы *A. proophila* и часть пораженной метелки мятлика *Poa relaxa*

Рис. 9.8. Ангиноз (*A. chartolepidis*) хартолеписа *Chartolepis* (1); Ангиноз (*A. picridis*) горчака розового *Acroptilonpiris picris* (2); ярко-красные галлообразные утолщения на листьях и черешках горца альпийского *Polygonum alpestre*, вызванные *A. polygone* (внизу)

9.4. Эволюция эпифитосистем ангвинозов

Для того, чтобы растение могло попасть в другое место произрастания, оно должно иметь более эффективное средство передвижения, чем те, которые в состоянии обеспечить вегетативный орган размножения. У злаков это было достигнуто путем превращения семян в агентов расселения. Семена идеально приспособлены для путешествий, они маленькие и легкие. Они могут перемещаться на шерсти животных, в желудке птиц, пищеварительной системе травоядных животных на значительное расстояние. Упав на землю, иногда за сотни километров от места своего происхождения, семя готово прорасти в новое растение, если окружающая среда благоприятствует этому [1, 11, 28].

Эволюция Цветковых, в том числе семейство Gramineae, связана с птицами и млекопитающими, играющими большую роль в распространении семян [8, 111]. Ч. Дарвин [175], изучая биоценологические связи животных и растений, показал, что эти контакты могут быть настолько глубокими, что скажутся на формировании растений. Он подробно разобрал вопрос о роли птиц в расселении семян растений, причем оперируя собственными наблюдениями, количественными подсчетами и опытами. Количественным данным Дарвин вообще придавал большое значение и широко ими пользовался. В связи с проблемой географического распространения и расселения он писал: «Живые птицы также должны считаться весьма деятельными агентами в разнесении семян. Твердые семена плодов проходят неповрежденными даже через органы пищеварения индейки. В течение двух месяцев я добыл в моем саду из экскрементов мелких птичек семена 12-ти видов, оказавшиеся неповрежденными, и некоторые из них, взятые для опыта, проросли. Но следующий факт имеет особенное значение: зоб птиц не выделяет желудочного сока и, как я знаю из опытов, не оказывает никакого вредного влияния на способность семян к прорастанию» [175, с. 372]. Дарвин обратил также внимание на возможность транспортировки семян, содержащихся в зобах и желудках зерноядных птиц, пойманных хищниками. Об этом свидетельствуют найденные им семена 12-ти видов растений в погадках сов и дневных хищников, оторванных спустя 12–20 часов после успешной охоты на мелких птиц, причем часть семян сохраняла всхожесть. В одном из опытов два семечка свекловицы дали ростки, пролежав в желудке птицы двое суток и 14 часов [175].

Ч. Дарвин сохранил свою склонность к точным количественным данным, обратившись к оценке другого способа орнитохории – переносу семян с землей, прилипшей к лапам птиц. С ноги вальдшнепа он снял и успешно прорастил семечко ситника. Комочек земли с ноги каменной куропатки сохранялся в коллекции в течение 3-х лет, после чего был измельчен и размочен. Из него, как сообщает Дарвин, проросло не менее 82-х растений – 12 однодольных и 70 двудольных, принадлежавших, по меньшей мере, к 3-м разным видам [175].

В своих трудах Ч. Дарвин показал, насколько сложны и разнообразны взаимодействия потребляемым и потребляющих организмов. Взаимные контакты хозяина и паразита в условиях наличия одного из видов какого-либо специфического выгодного приспособления (появления галлов), которого лишены другие виды фитонематод, поэтому располагающие меньшими шансами в жизненном соревновании.

Природа находит полезным любое наследуемое свойство особей, которое повышает их жизнеспособность и жизнестойкость, то есть их шанс на выживание в борьбе за жизнь [176]. Структура природы оказывается, таким образом, предельно простой: она определяется двумя системами интеграции – видовой (клетка, организм, популяция, вид) и биогеоценотический (пар и коалиций популяций, клонов, подвидов, видов) [4, 76].

Появление в процессе эволюции галлов, которые образуются в результате жизнедеятельности ангвин в разных органах различных видов растений, напоминает процесс конвергенции с семенами цветковых растений. Это означает, что, в результате взаимодействия фитопаразитов и растений, возникла структура со сходными признаками с семенами растений. Как у цветковых растений, так и галлообразующих нематод это было достигнуто путем превращения семян и, соответственно, галлов в агентов расселения (рис. 9.9).

Как и семена, галлы – это, прежде всего, покоящаяся структура, оборудованная так, что внутри прочной оболочки ангвины могут в безопасности переждать, пока не закончится зима или сухой сезон, и условия снова станут благоприятными для выхода из галл и инвазирования растений.

Галлы, как и семена, имеют в своем распоряжении все те же способы распространения, которые были выработаны в процессе эволюции: с помощью ветра, воды, животных и птиц.

Источник: [44].

Рис. 9.9. Ангвиноз полевицы

Нематоды в галлах при неблагоприятных условиях могут сохранять жизнеспособность десятки лет. Галл для нематод – надежная защита не только от холода, высокой температуры, кислотности и других неблагоприятных условий. В галле сохраняются личинки ангвин, которые появились в результате полового процесса, что включает в себе возможность возникновения новых признаков у потомства, за счет смешивания признаков родительских особей.

С одной стороны, половой процесс стабилизирует и сохраняет потомство видовых особенностей паразитических нематод, с другой стороны, в результате скрещивания разных популяций паразитических нематод появляются расы, подвиды и виды, которые осваивают другие органы растений, другие виды и биотопы.

Для фитопаразитических ангвин характерен биологический прогресс, который означает возрастание приспособленности их популяции к окружающей среде, что ведет к увеличению численности и более широкому распространению видов в пространстве (на 5-ти континентах) [84, 176, 237].

Многие эпифитосистемы, в том числе с участием галлообразователей (подсемейство Anguininae), можно с полным основанием считать входящими в коалицию с животными и другими организмами. Эти коалиции обладают свойствами постоянства и особой организованностью. С одной стороны, это постоянство своеобразия воздействия каждого из видов ангвин на органы и ткани растений-хозяев, а с другой – постоянство ответной реакции каждого из видов расте-

ний-хозяев. В результате формируются характерные галлы для каждой пары эпифитосистемы (табл. 9.3). Мобильность эпифитосистем осуществляют птицы и травоядные животные. Отдельные эпифитосистемы (пурпурная ангина и полевица) включили в свою коалицию зерноядных птиц, которые питаются семенами и галлами, что способствовало распространению на всей европейской части России.

Годичный цикл перелетных птиц случается таким образом, что половину этого срока они проводят в одном сезонном ареале, на зимовке, а в другую – в другом, на гнездовье. В местах, расположенных по пути следования, во время кратковременных и длительных остановок, каждый раз они кормятся и оставляют помет, в котором, вероятно, могут быть семена и фитопаразитические нематоды. Этот вопрос заслуживает того, чтобы изучением эпифитосистем занялись экологи, орнитологи, эпифитотиологи, нематологи.

Задача обнаружения мобильных животных для систем «РХ=ФГ» еще больше усложняется при наличии нескольких мигрирующих птиц (перелетные, кочующие) и травоядных животных (лоси, олени, косули, зайцы, грызуны, гуси, утки, глухари, тетерева и др.) [8, 9, 124]. Однако нельзя исключать возможность наличия оседлых птиц и животных, которые могут разносить семена и галлы в различные биотопы. Они также могут поддерживать природные очаги, в циркуляции которых будут вовлечены сочлены биоценоза.

Эволюция кооперации (коалиции) «РХ=ФГ=ТЖ=ПТ» приводит к противостоянию травоядным млекопитающим, которые, выедая цветы, колосья, семена и, соответственно, галлы ангин, приводят к деградации эпифитосистем. В процессе группового отбора развиваются черты «предусмотрительности» удерживающих компонентов членов эпифитосистемы от чрезвычайной эксплуатации. Чтобы ограничить поедаемость травы, семян и галлов травоядными животными, эпифитосистема вошла в коалицию с микроорганизмами *Rathayibacter toxicus*, которые вырабатывают токсины и вызывают необратимые изменения в центральной нервной системе травоядных млекопитающих [130]. Зараженное галлами *A. agrostis* сено токсично для крупного и мелкого рогатого скота, кроликов. Семенные галлы содержат бактерии рода *Rathayibacter* (*R. tritici*), которые вырабатывают токсины и могут привести к массовому падежу животных [47, 48, 130].

Вместе с сопряженной эволюцией эпифитосистемы «РХ=ФП=ТЖ» в биогеоценозе происходит замена привычного вида травоядного жи-

Таблица 9.3
Взаимосвязь формирования галлов антагин на растениях-хозяевах семейства Злаковые Gramineae при эволюционном взаимодействии семейств травоядных животных и зерноядных птиц

№ п/п	Вид антагинид	Растения-хозяева	Характеристика галлов	Семейства травоядных животных и зерноядных птиц
1	2	3	4	5
1	<i>A. agrostis</i>	Полевика тонкая <i>Agrostis tenuis</i>		Голубиные Columbidae; Курообразные Tetraonidae; Воробьиные Ploceidae
2	<i>A. agropyronifloris</i>	Пирей Смирта <i>Elytrigia</i>		Голубиные Columbidae; Курообразные Tetraonidae; Воробьиные Ploceidae
3	<i>A. funesta</i>	Плевел жесткий <i>Lolium rigidum</i>		Голубиные Columbidae; Курообразные Tetraonidae; Воробьиные Ploceidae
4	<i>A. tritici</i>	Пшеница <i>Triticum aestivum</i>		Мышиные Muridae; Воробьиные Ploceidae; Голубиные Columbidae
5	<i>Afr. hyartheniae</i>	Гипаррениа <i>Hyparrhenia</i> spp.		Воробьиные Ploceidae; Мышиные Muridae
6	<i>Afr. spermophaga</i>	Дикий сахарный тростник <i>Saccharum spontaneum</i>		Воробьиные Ploceidae; Мышиные Muridae
7	<i>Afr. wevelli</i>	Ерогностис <i>Eriogonostis curcula</i>		Воробьиные Ploceidae; Мышиные Muridae
8	<i>Afr. tumefaciens</i>	Свиноной пастбищный <i>Cynodon transvaalensis</i>		Бычьи Bovidae; Мышиные Muridae
9	<i>A. graminis</i>	Овсяница <i>Festuca rubra</i>		Лошадные Equidae; Бычьи Bovidae; Курообразные Tetraonidae
10	<i>A. cecidoplantes</i>	Пастбищная трава <i>Andropogon pertusus</i>		Лошадные Equidae; Бычьи Bovidae; Курообразные Tetraonidae

Окончание таблицы 9.3

1	2	3	4	5
11	<i>A. australis</i>	<i>Erharta longiflora</i>		Сумчатые Macrosporidae; Бычьи Beridae
12	<i>A. microlaenae</i>	Австралийская трава <i>Microlaena stroides</i>		Сумчатые Macrosporidae; Бычьи Beridae
13	<i>A. tridomina</i>	Полевницы <i>Agrostis</i> spp.		Бычьи Beridae; Лошадиные Nquidae; Воровые Ploseidae.
14	<i>A. graminophila</i>	Вейник незамеченный <i>Calagrostis neglecta</i> . полевницы <i>Agrostis</i> spp.		Мышьи Muridae; Курообразные Tetraonidae
15	<i>A. agropyri</i>	Пырей ползучий <i>Elytrigia repens</i>		Бычьи Beridae; Сурки и суслики Marmotinae
16	<i>A. paeifcae</i>	Мятлик. Роа annena		Бычьи Beridae
17	<i>S. radicolii</i>	Мятлик однолетний Роа anna. канареечник тростниковидный		Слепышовые Spalacidae; Мышьи Muridae

Обозначение:

- крупные, окрашенные, ситарообразные галлы; - галлы мельче зерен; - очень мелкие галлы; - галлы в соцветиях; - галлы на листьях; - галлы на стеблях; - галлы у основания стебля; - галлы на корнях.

вотного на другой вид, который в конкурентной борьбе вытеснил его. Однако, в силу своих особенностей, он плохо распространял семена РХ и галлов ФП. К каждому виду РХ или ФП приспосабливаются те или иные микроорганизмы, в том числе и «полезные» для эпифитосистемы. В галлах поселились бактерии *R. tritici*, *R. toxicus*, которые вызывали падеж травоядных млекопитающих. Эти животные перестали есть семена злаков и галлы, но их стали поедать травоядные птицы, которые стали «сеять» семена и галлы в типичные и другие биогеоценозы. В результате сопряженной эволюции эпифитосистема с включением токсичных микроорганизмов поднялась в своем развитии на более высокий уровень. Эти взаимодействия с зерноядными птицами (злаки = ангвины = бактерии = птицы), этот симбиоз позволяет такому сообществу широко распространяться на территории Земли.

В Южной Австралии другой вид ангвин, *A. funesta*, является переносчиком бактерий *R. toxicus*, которые формируют вместо семян галлы на растениях райграса однолетнего. Токсин (структурно подобный туникамицину), который вырабатывают бактерии, вызывает конвульсии и смерть коров и овец, пасущихся на пастбищах с пораженными растениями райграса. Многие другие травоядные животные (лошади, свиньи, кролики) показали уязвимость к этому токсину. Исследования, проведенные с другими видами ангвин, показали возможность переноса этих бактерий ангвинами, в том числе *A. tritici*, на пшеницу, полевицу, канареечник и другие виды злаковых [48, 91, 130].

Дорофеевой Л.В. (177) выявлено 7 новых ассоциаций актиномицетов семейства Microbacteriaceae и фитопатогенных галлообразующих нематод подсемейства Anguininae: *Agreia bicolorata* – *Heteroanguina graminophila*, *Leifsonia poae* – *Subanguina radiculicola*, *Rathayibacter festucae* – *Anguina graminis*, *Plantibacter cousiniae* – *Mesoanguina picridis*, *Plantibacter agrosticola* – *Anguina agrostis*, *Plantibacter elymi* – *Anguina agropyri*, *Curtobacterium calamagrosticola* – *Heteroanguina graminophila*.

Среди актиномицетов, ассоциированных с нематодами подсемейства Anguininae, высоко специализированными паразитами злаковых и сложноцветных растений, наиболее изученными являются коринеформные организмы семейства Microbacteriaceae (*Rathayibacter toxicus*, *R. tritici*, *R. iranicus*, *R. rathayi*), привлекавшие внимание исследователей в связи с решением практических задач фитопатологии и сельского хозяйства. Эти бактерии вызывают гуммоз пшеницы и пастбищных злаков. Кроме того, некоторые из них

синтезируют коринетоксин, высокотоксичный для животных. Бактерии переносятся на растения-хозяева нематодами рода *Anguina* (*A. funesta*, *A. tritici*, *Anguina* sp.) и могут заселять растительные галлы ангвин [130,177, 200 226].

Такие бактерии, по всей вероятности, можно рассматривать в качестве ассоциантов соответствующих нематод. Для них характерна специфичность компонентов фитопатогенных комплексов «актиномицет – нематода», поражающих сельскохозяйственные и дикорастущие растения.

Известно, что красная, желтая, оранжевая, коричневая окраска галлов и галлоподобных образований является для травоядных млекопитающих животных видимым признаком несъедобности. С другой стороны, пурпурная, красноватая, желтая, коричневая окраска галлов привлекает зерноядных птиц, которые их съедают. Таким образом, эпифитосистема галлообразователей злаков предпочитает птиц, как средство мобильности, а не травоядных животных. Виды полевицы, овсяницы широко распространены на территории стран СНГ, где климатические и почвенные условия позволяют произрастать этим злакам [11, 12]. Вместе с семенами растений-хозяев птицы переносили нематод в галлах в места роста полевицы и овсяницы и оставляли в помете семена и личинки, которые могли найти растущие растения.

Галлообразователи (*A. tritici*, *A. poophila*, *A. hyparrheniae*) формируют галлы, внешне похожие на семена злаков, но меньших размеров. В семене заключается зародыш растения, а в галлах – много нематод.

Если биосистема состоит из двух элементов, растений и травоядных животных, то рост растений будет лимитироваться и сдерживаться давлением этих травоядных, которые, в свою очередь, будут лимитированы пищей. Если добавляется еще одно звено – фитопаразит, то растения и фитопаразит попадают под лимитирующее влияние травоядных животных. В процессе совместной эволюции паразитосистемы внутри растения формируется галл, внутри которого сохраняются ФГ, которые совместно с галлами и семенами распространяются во времени и пространстве. Чтобы уменьшить давление травоядных на семена и галлы, добавилось четвертое звено (элемент) – бактерии *R. toxicus*, вырабатывающие токсины в галлах, которые вызывают падеж травоядных млекопитающих. Для птиц, которые расселяют семена и галлы в пространстве, токсины не опасны (рис. 9.10).

P – популяция злаковых растений; H – ангвины.

Рис. 9.10. Идеализированная логическая схема совместной эволюции семян злаковых и галлов ангвин под воздействием травоядных млекопитающих (ТМ), зерноядных птиц и симбиотических (повышающих пищевую ценность и привлекательность) бактерий (СБ), токсических для млекопитающих бактерий (ТБ) в галлах ангвин

Сопреженная эволюция эпифитосистемы ангиноза злаков (галлы вместо семян), включающие, кроме травоядных животных и птиц, симбиотических и токсичных для травоядных животных бактерий, может быть представлена в виде этапов.

1. Растения полевицы тонкой растут в биогеоценозе. Семена переносятся ветром и водой на небольшие расстояния.
2. В биогеоценоз (биотоп) с полевицей попадает фитопаразит *Anguina agrostis* и формируется паразитосистема $PX=FG$. Вместо части семян формируются галлы с ангвинами.
3. В биоценоз проникают грызуны (Гр.), которые питались травой и растаскивали семена и галлы по норам; весной семена прорастали, личинки ангвин из галлов мигрировали и заражали проростки полевицы. Эпифитосистема « $PX=FG=TЖ$ » стала занимать большую площадь в биогеоценозе.

4. В биогеоценозе поселяется другое травоядное животное (сайгак), который подъедает растения, и многие растения не успевают сформировать семена и, соответственно, галлы. Возможно, площадь, занимаемая эпифитосистемой «РХ=ФГ», увеличилась, но количество пораженных ангвинами растений уменьшилась.
5. В галлах поселяются бактерии (*Rathayibacter toxicus* и др.), за счет своей жизнедеятельности повышающие в галлах содержание питательных веществ (альбумины, цитокинины, проламины, глютелины), каротиноидов и других пигментов, которые изменили цвет галлов, увеличили их размер по сравнению с размерами семян, а также способствовали появлению токсических веществ для травоядных млекопитающих. В результате сохранившиеся растения полевицы с семенами и галлами не съедаются травоядными животными. Созревшие семена и галлы с ангвинами и бактериями попадают на почву, перезимовывают. Весной в проростки полевицы проникают личинки ангвин, на поверхность тела которых прикрепилась бактерия. В процессе сопряженной эволюции сформировалась коалиция «РХ=ФГ=ТБ».
6. В сформировавшую коалицию «РХ=ФГ=ТБ+Гр+Тж» входят зерноядные птицы, которые питаются семенами, окрашенными каротиноидами галлами с ангвинами и бактериями, и разносят их в пространстве.
7. В результате эта коалиция способствует широкому распространению эпифитосистемы «полевица = ангвины = бактерии» на обширные площади (Евразия, Северная Америка, Австралия), и переходу ангвин и бактерий на другие виды злаковых растений – овсяницу (*Festuca* spp.), мятлики (*Poa* spp.), райграс (*Lolium* spp.) и др.

По теории В.П. Сукачева (1967), основой биогеоценоза являются зеленые растения (1), они продуцируют основную массу живого вещества и энергии, которые используются самими растениями и по трофическим цепям передаются гетеротрофам. Полевица и ангвины сформировали эпифитосистему (2).

В какой мере понятие эпифитосистема, как часть, элемент биогеоценоза, является соответствующим реальным взаимоотношениям организмов? Кто входит в биогеоценоз – все ли организмы растительные, микроорганизмы и животные, сосуществующие вместе,

или можно говорить о фитоценозах, зооценозах, паразитоценозах, микробоценозах, чем они определяются, как их устанавливать и к какому биогеоценозу относить мигрирующие виды птиц и животных?

При рассмотрении сверхсложного биогеоценоза как экосистемы можно выделить отдельные «кирпичики», элементы, которые в процессе сопряженной эволюции интегрируются для новых взаимосвязанных структур и последующей дифференциации. Сформировавшаяся эпифитосистема «РХ=ФГ» последовательно, из общих форм организации, становится все больше специфичной. В нее входят новые организмы, расширяется иерархическая организованность создающейся коалиции, где новые, более сложные подсистемы сосуществуют со всем рядом предшествующих. При этом каждый член подсистемы является закономерной частью биогеоценоза, как необходимый элемент организованности созданной коалиции.

Эпифитосистемы «ФГ=РХ=ТЖ» с большим правом можно рассматривать как особый элемент (компонент) биогеоценозов, поскольку они подвергаются селективному воздействию со стороны окружающей среды. До появления человека эти эпифитосистемы были распространены по вертикальному профилю растительности в горах, на лугах, пастбищах, болотах, лесах, степях и пустынях. Для большинства растений-хозяев была характерна неоднородность их размещения, очаговость произрастания. Птицы и травоядные животные, для которых они были источниками пищи, соединяли их в пространстве. Специфичность галлообразующих нематод к определенному кругу растений-хозяев помогла сохранять стабильность видов.

Именно благодаря возможной территориальной изоляции популяций РХ, ФГ и мобильных переносчиков-животных друг от друга, на отдельных участках ареалов видов коалиции, на протяжении эволюционных процессов у организмов этих сообществ образуются уникальные аллели, генофонды, придающие им статус популяции, расы, подвиды и вида. В случае, когда птицы и травоядные млекопитающие соединяют участки, очаги эпифитосистем, и в ареалах растения-хозяина и фитогельминта поддерживается половой процесс, наблюдается постоянство видов РХ и ФГ. В отличие от других видов фитопаразитических нематод (*Meloidogyne*, *Paratylenchus*), у нематод подсемейства *Anguininae* всех видов присутствуют самцы, которые участвуют в половом размножении и поддержании видовых особенностей ангвин и дитиленхов.

Свойства возбудителя ФГЗ формируется по законам естественного отбора, в соответствии с особенностями биогеоценоза. Сопряженная эволюция ФП протекает совместно с эволюцией РХ и травоядных животных, птиц, жизнь которых зависит часто от наличия растений, их фенологии, состояния внешней среды, климатических изменений, МСП возбудителя ФГЗ, возникающими в связи с переменами в системе «РХ=ТП=ФГ=ТЖ». Сам набор ФГЗ, растений-хозяев, травоядных животных и птиц в конкретном биогеоценозе определяется исторически сложившимися межвидовыми соотношениями и особенностями коалиции РХ, ФГ и травоядных животных и птиц.

9.5. Роль человека в эволюции эпифитосистем ФГЗ

Одним из существующих вопросов сопряженной эволюции эпифитосистемы «РХ=ФГ=ТЖ» нужно считать проблему взаимоотношения этой системы с деятельностью человека.

Свойства возбудителя фитогельминтозов (галлообразователи, дитилинхозы, гетеродерозы, мелойдогинозы и др.) формируются по законам естественного отбора, в соответствии с особенностями биогеоценозов. В природе сопряженная эволюция фитопаразита протекает с эволюцией растения-хозяина (злаковые травы) и травоядными животными и птицами. С включением в эпифитосистему человека ее эффективность может возрасти, или она может прекратить свое существование. Е.С. Кирьянова [48] приводит карту распространенности в России пырейной угрицы *A. agropyri*. Зона распространения пырейной угрицы совпадает с зоной роста пырея ползучего *Elymus repens* и пастбищ овец на лугах и пастбищах в Европейской части России.

Овцы, численность которых составляла более 150 млн голов, с весны до осени паслись на пастбищах, где выщипывали злаки до корней. Они съедали с травой семена и галлы, которые располагались у корневой шейки, и осенью содержали от 30 до 150 тыс. личинок на один галл. По-видимому, большую часть личинок и семян переваривали овцы, но небольшая часть их с фекалиями попадала на другие луга и пастбища. Поэтому триединство злака, фитопаразита и овцы способствовало их широкому распространению в Европейской части России.

В США, вдоль тихоокеанского побережья, распространена ангвина *A. pacifica*, которая поражает полевицу собачью *Agrostis canina* и мятлик однолетний *Poa annua*, формируя галлы у корневой шейки,

так же, как и пырейная угрица [238]. Внимание она привлекла тем, что на полях для гольфа появились на травяном покрытии желтоватые пятна размером 5–20 см, что связано с высокой численностью ангвин, которых в природе съедали травоядные животные вместе с травой, чем уменьшали инвазионную нагрузку на растения злаков.

В 50-е годы прошлого столетия на полях многолетних трав и пастбищах в Нечерноземной зоне России широко была распространена красноклеверная раса стеблевой нематоды *D. dipsaci*. Растения, пораженные дитиленхозом, сильно отставали в росте, кустились, образовали утолщения, искривленные побеги, черешки листьев утолщались, особенно у основания, и все растение приобретало уродливый вид. Степень поражения полей клевера обычно возрастала ко второму и третьему годам выращивания клевера. В тот период применялась травопольная система земледелия. Клеверища сохранялись до 5–7 лет. После укуса в августе-сентябре на них паслись лошади, коровы, овцы, козы, которые поедая пораженные дитиленхозом растения и вместе с пометом, фекалиями распространяли стеблевых нематод на полях, лугах, пастбищах [110]. В 60-е годы прошлого столетия травопольная система земледелия была ликвидирована, все клеверища были распаханы, а вместо красного клевера выращивали кукурузу, подсолнечник, русские бобы, борщевик Сосновского, каузику и другие пропашные культуры. В результате красноклеверная раса стеблевой нематоды исчезла. В 70-е годы прошлого века поиски красноклеверной расы стеблевой нематоды в НЧЗ России на полях клевера не дали результатов [143]. Н.М. Пуца для своих исследований по выведению нематодоустойчивых сортов красного клевера получил культуру стеблевой нематоды от Э.Л. Кралля (Эстония) [167].

Человек вольно или невольно замещает роль травоядных животных в эпифитотическом процессе при фитогельминтозах. Птицы расселяют семена злаков и других растений по разным континентам, странам и биогеоценозам. Вместе с семенами они распространяют возбудителей фитогельминтозов (галлы с ангвинами, инвазированные дитиленхами, афеленхоидами семена риса, клевера, люцерны). В настоящее время человек сеет семена вместе с галлами (*A. tritici*, *A. agrostis*), инвазированные дитиленхами семена бобов, арахиса, лука, люцерны, дитиленхозные клубни, луковицы, корнеплоды, рассаду, а также семена, рассаду, растения, пораженные афеленхоидозом.

Деятельность человека заменяет в ЭП при ФГЗ в агробиогеноценозах роль фактора передачи фитопаразитических нематод, контролирует процессы, протекающие в эпифитосистемах, в той или иной форме подчиняя их своим интересам. Существование очагов ФГЗ часто зависит от эпифитотиологических знаний аграриев. При знании МСП возбудителя фитогельминтоза человек может обречь фитопаразитическую нематоду на гибель. Началом полного уничтожения пшеничной нематоды в СССР явилось введение в 1938 г. ГОСТа для семян зерновых культур, по которому семена пшеницы с примесью галлов ангвин запрещаются к высеву. Механическая очистка семенного материала способствовала уничтожению пшеничной нематоды на полях [47]. К.И. Скрябин приводил уничтожение пшеничной нематоды как пример девакации опасного фитопаразита растений [117].

Пшеничная нематода сохранилась в горных районах Индии, Афганистана, Узбекистана, Сербии на посевах полбы (*Triticum spelta*), потому что семена полбы механически очистить от галлов сложно, поскольку галлы по размерам едва отличаются от здоровых зерен [48, 133].

Темпы и уровни инвазии фитогельминтами сельскохозяйственных культур формируются под воздействием человека. При переходе эпифитосистемы из биогеноценоза в агробиогеноценоз ход ЭП при ФГЗ может резко меняться. Выращивание многих сельскохозяйственных культур в монокультуре способствовала возникновению и массовому проявлению эпифитотий гетеродерозов сахарной свеклы, зерновых культур, сои, капусты, люцерны, глободерозу картофеля, мелойдогенозу хлопчатника, овощных культур, табака.

С другой стороны, внедрение противонематодных севооборотов и нематодоустойчивых сортов и гибридов сельскохозяйственных культур привело к замедлению развития эпифитотий и значительно снижению численности фитопаразитических нематод (*Globodera* spp., *Heterodera filipjevi*, *H. glycines*, *H. schachtii*, *Meloidogyne* spp.) [37, 102, 120]. Система выращивания сельскохозяйственных культур во многих случаях оказывает решающее влияние на возможность возникновения и развития эпифитотий ФГЗ [52, 104, 173].

Влияние человека и его хозяйственной деятельности на развитие фитогельминтов составляет одну из самых мощных форм экологического воздействия. Освоение под сельскохозяйственные культуры целинных земель, вырубка и раскорчевка с этой целью леса, осушение болот, орошение засушливых степей и пустынь и т.п. в значительной

степени изменяют состав фауны нематод. Одни виды при этом вытесняются и исчезают, другие, наоборот, получают особо благоприятные условия для жизни и размножения [6, 27, 40, 50, 114].

В заселении новых площадей паразитическими нематодами виновником часто является человек, хозяйственная деятельность которого способствует пассивному расселению этих патогенов. Паразитические нематоды, которые попадают в новые районы, находят восприимчивых хозяев, и при благоприятных условиях (абиотических), а также при отсутствии специализированных врагов, достигают значительной численности и становятся высокопатогенными (клубневая и стеблевые нематоды) [69, 80, 146].

Большое влияние на состав и численность нематод оказывают различные агроэкологические мероприятия: чередование и состав культур, обработка почвы, уничтожение сорняков, применение пестицидов, удобрений и др. Использование антропогенных факторов в практике сельского хозяйства без учета их воздействия на численность фитогельминтов может привести к резкому возрастанию популяций тех или иных видов и проявлению их вредоносности. В то же время, эти факторы, при обоснованном их использовании, могут в значительной мере сокращать численность нематод и снижать потери урожая [2, 36, 156, 247].

Влияние антропогенного воздействия на эпифитосистему «картофель = золотистая картофельная нематода (ЗКН)» можно проследить с момента завоза клубней картофеля из Южной Америки в Испанию в 1565 г. [10]. В последующие столетия он распространился в Европе как продовольственная культура. Со второй половины XVIII века его стали широко возделывать на полях России. К концу XIX века картофелем было занято более 1,5 млн га [106]. ЗКН (*G. rostochiensis*) впервые была обнаружена на корнях картофеля в 1881 г. Ю. Кюном (J. Kuhn) [32]. В последующие годы она была обнаружена в Германии, Шотландии, Великобритании, Франции, Испании и др. Родина ЗКН находится в горной области Анд в Южной Америке. Ученые предполагают, что цисты ЗКН вместе с клубнями картофеля попали в Великобританию в середине XIX века [216, 230, 241]. В последующие годы семенные клубни с цистами ЗКН распространялись человеком по странам Европы, Азии, Африки, Австралии. В настоящее время ЗКН встречается на посадках картофеля от Финляндии до Филиппин [22, 38]. В России она с помощью человека начала распространяться в се-

редине XX века. В настоящее время ЗКН обнаружена в 65-ти регионах. Площади, занимаемые в России ЗКН, продолжают расширяться и, вероятно, вид еще не достиг своего потенциального ареала [44, 143].

По сравнению с европейскими странами, в России распространение ЗКН связано с личными подсобными хозяйствами (ЛПХ). Большинство сельского населения страны имеют огороды, на которых выращивает картофель. Владельцы огородов обмениваются посадочным материалом с цистами ЗКН. Многолетние выращивания картофеля и томата на одних и тех площадях в очагах ЗКН приводят к эпифитотиям глободероза картофеля [44, 101]. На полях хозяйств, где выращивают семенной, продовольственный, технический картофель, регулярно проводят отбор почвенных образцов и их фитогельминтологический анализ. На зараженных ЗКН полях картофель не выращивают, а проводят систему мероприятий по ликвидации очагов ЗКН [101, 143]. В то же время, сохраняется вероятность заноса на поля цист из ЛПХ, что представляется довольно опасным для семеноводческих хозяйств и селекционных институтов.

При непосредственном участии человека произошло распространение сельскохозяйственных культур с родины их происхождения на новые территории, где отсутствуют их вредители и фитопатогены. По истечению короткого или продолжительного времени человек помог попасть на новые территории также и вредным организмам с родины культуры [17, 22, 44, 132, 148].

Свекловичная цистообразующая нематода сначала покорила свекловичные плантации Германии, потом Украины, Казахстана, Киргизии, а сейчас и свекловичные поля России. Соевая цистообразующая нематода, вслед за соей, из Китая попала с помощью человека в США. На полях сои она распространилась в 25-ти штатах США. Южная галловая нематода с помощью человека широко распространилась в теплицах многих северных стран [49, 53, 156].

Стеблевая нематода, которая вызывает дитиленхоз тюльпанов в Нидерландах, широко распространилась среди любителей тюльпанов. По-видимому, тюльпановую расу стеблевой нематоды завезли с луковицами оригинальных диких тюльпанов из степей Казахстана [30, 102, 167].

Норовая нематода *Radopholus similis*, которая имеет большое экономическое значение для бананопроизводящих стран, поражает корни и ризому банана. Многие сорта банана не дают семян и размножаются вегетативно. По-видимому, норовая нематода, вместе с ризомами

банана, распространилась с родины бананов Индии в регионы, где их выращивают. Она причиняет вред не только плантациям банана, но и широко распространилась в оранжереях многих стран [22, 53, 143].

Начальные и заключительные стадии эволюции эпифитосистем ФГЗ проходят в разной экологической обстановке: в начале – в биогеоценозе, где проявляется видовое многообразие растений-хозяев, травоядных животных, их связь с другими видами, взаимодействие и конкуренция, коалиции и антагонизм, что приводит к формированию жизнеспособной эпифитосистемы, которая воспроизводится во времени и пространстве. В заключительной стадии, в агроэкосистемах, роль животных и птиц в эпифитосистемах ФГЗ замещает человек, который не только распространяет и увеличивает площади выращивания растения-хозяина, но и способствует распространению специфических фитогельминтов во времени и пространстве.

9.6. Эпифитотический процесс при дитиленхозах

Со времени описания Ю. Кюном стеблевой нематоды в качестве возбудителя болезни ворсянки (известной уже около 8-ми веков) прошло более 160-ти лет. Трудно найти травянистые растения, которые не страдали от стеблевых нематод, не имеющих, к тому же, себе равных по экологической пластичности среди фитонематод. Весьма ощутимы для мирового и отечественного земледелия потери растительной продукции от этих фитопаразитов [32, 52, 68].

Со времени обоснования рода *Ditylenchus* до наших дней было описано более 80-ти видов, но только 35 из них соответствуют современному диагнозу рода. В качестве типового вида назван *D. dipsaci* (Kuhn, 1857), Filipjev, 1936. Однако число видов постоянно растет, так как в ряде стран открываются новые. Среди видов этого рода различают как хорошо изученные, так и просто однократно обнаруженные и нечетко описанные формы [77, 167].

В настоящее время нематоды рода *Ditylenchus* переживают типичный биологический прогресс, выражающийся не только в числе видов, но, в еще большей мере, в их многосторонней экологической дифференцировке (Парамонов, 1970). Род интересен наличием представителей различных экологических групп. В его пределах встречаются миксохилофаги, миксохилофаги с чертами специализации, фитогельминты специфического патогенного эффекта, окончательно

эмансипировавшиеся от гифомицетов (дитиленхи возникли как фитическое следствие микохилофагии) [83, 84].

К серьезным фитопатогенам из числа видов рода *Ditylenchus* относят виды *D. dipsaci*, *D. destructor*, *D. angustus*, *D. gigae*. В то же время, у стеблевой нематоды *D. dipsaci* известно более 30-ти рас, которые вызывают дитиленхозы растений зерновых, кормовых, овощных, технических, ягодных, декоративных культур. Стеблевые нематоды имеют большое экономическое значение как в нашей стране, так и во всем мире, нанося большие потери сельскохозяйственным и декоративным культурам [48, 77, 91].

Эпифитотический процесс при дитиленхозе ворсянки возделываемой *Dipsacus sativus* (L). Стеблевая нематода *D. dipsaci* была описана Кюном в 1857 г., когда он выделил ее из цветочных головок ворсовальной шишки. Ворсянка – одна из самых древних культур. Ее начали выращивать в Средиземноморье задолго до нашей эры. Использовалось растение, как и сейчас, в основном для ворсования сукна. У этого растения очень длинные и острые кроющие листья цветков. Кроме того, они согнуты вдоль по средней жилке и имеют отогнутую вниз клювовидную верхушку. К созреванию соплодия кроющие листья цветков не опадают, а наоборот, разрастаются, и при этом становятся упругими и очень прочными [1, 28].

Имеется несколько видов ворсянки, но в культуре обычно используется ворсянка посевная. Это двулетник высотой до 2 м. В первый год растение образует розетку крупных листьев длиной до 60 см, а на второй – цветочный стебель [106].

В настоящее время ворсянка из разряда технических культур перешла в цветочно-декоративные. Ни один аранжировщик сухих букетов и композиций не забудет включить «шишку» ворсянки в букет.

На сильно пораженных дитиленхозом растениях вдоль главных жилок листьев развиваются обесцвеченные зоны, листья часто сильно скручиваются, и постепенно погибают. Слабо зараженные растения не отличаются от незараженных, симптомы дитиленхоза проявляются слабо. На второй год у этих растений появляются уродливые шишки, которые в два раза короче и напоминают по форме мяч [32, 77].

Ворсянковая раса *D. dipsaci* широко распространена в Европе. Зарегистрирована на многих зерновых и зернобобовых культурах, землянике садовой [17, 48].

Источником инвазии является зараженное стеблевой нематодой восприимчивое растение ворсянки, в котором живут, питаются и заканчивают свой цикл развития нематоды. Зараженные растения могут быть дикорастущими или декоративными. Для возбудителя дитиленхоза ворсянки характерно наличие нескольких МСП: эмиграционный, водный, трансмиссивный, семенной, почвенно-мультипликативный [167].

Ворсянка защитила свои соплодия мощной защитой от поедания животными. Птицы могут выклевывать содержимое соплодий вместе с семенами и стеблевыми нематодами и распространять на незараженные площади.

Эпифитотический процесс при дитиленхозе лука и чеснока. Широкое распространение восприимчивых к заболеванию сортов, культивируемых часто в монокультуре, отсутствие фитогельминтологического контроля над посадочным материалом, благоприятные климатические условия (прохладный, влажный климат), большая насыщенность (свыше 25%) полей севооборотов этими культурами способствуют эпифитотии дитиленхоза в специализированных и личных подсобных хозяйствах [77, 130, 216].

Непрерывность эпифитотического процесса обусловлена чередованием пребывания дитиленхов в растении-хозяине с выходом их во внешнюю среду. Эпифитотический процесс состоит из 3-х обязательных звеньев: инвазированное растение, являющееся источником инвазии, передача инвазии из зараженного растения в здоровое и, наконец, восприимчивое растение, в которое проникает возбудитель дитиленхоза, и которое, в свою очередь, становится источником инвазии для следующего цикла. Источником инвазии является зараженное стеблевой нематодой восприимчивое растение, в котором живут и заканчивают свой цикл развития дитиленхи (рис. 9.11). Зараженные растения могут быть однолетними (мокрица, горец, подмаренник цепкий, бодяк полевой, паслен черный, мыльнянка лекарственная, горох, фасоль, бобы, шпинат и др.) и многолетними (лук, чеснок, сельдерей, петрушка, цикорий и др.) [67, 108].

Лук и чеснок поражают многие специализированные и полигостальные расы стеблевой нематоды. В луке-севке и в луковицах успешно размножилось большое число рас и популяций *Ditylenchus dipsaci*. В большинстве районов мира луковые популяции стеблевой нематоды представляют опасность для гороха, фасоли, бобов, сельде-

Рис. 9.11. Дитиленхоз
(*Ditylenchus dipsaci*) лука
и чеснока

рея, шпината, петрушки, цикория, редиса, репе – для томата, картофеля, кукурузы, баклажан, клевера красного, огурцов, кабачков, тыквы, дыни [32, 48, 53, 68].

Лук репчатый – трехлетнее растение. Наиболее восприимчив к стеблевой нематоде лук первого года выращивания (рис. 9.12). Выжившие зараженные растения лука являются источником инвазии на следующий год. На третий год выращивания лука (семенники) нематоды размножаются не только в луковицах и цветочных стрелках, но могут проникать в цветы и семена [77].

Чеснок, выращенный из инвазированных «зубков», формирует сложную луковицу, «зубки» которой тоже заражены дитиленхами. У этих растений могут образоваться «воздушные» луковички, которые при посадке будут источником инвазии в течение трех лет выращивания, если растения не погибнут от дитиленхоза; на второй год формируются простые однозубковые луковицы; на третий – образуется зараженная сложная луковица [167].

Во влажные годы и в приморских районах возможно расселение паразита с неочищенными семенами лука. Зараженные семена лука-чернушки и «воздушные» луковички чеснока начинают новый цикл эпифитотического процесса. Этот путь передачи называют вертикальным, то есть стеблевые нематоды постоянно сохраняются в посадочном материале и вместе с ним попадают на новые и старые плантации лука.

ИИ – источник инвазии; ВР – восприимчивое растение;
ЛН – луковый дитиленх.

Рис. 9.12. Схема эпифитотического процесса при дитиленхозе лука и восприимчивых однолетних и многолетних растений

Другой механизм передачи – горизонтальный, который включает три фазы: миграцию взрослых особей из растения-хозяина, нахождение во внешней среде (почве, растительных остатках, хранилище), переход и проникновение в нового хозяина.

Активный путь передачи – это миграция нематод от инвазированных растений к восприимчивым на расстояние 5–70 см. На протяжении всей вегетации дитиленхи из луковицы перемещаются в почву через донце. При холодном хранении инвазированных луковиц в их трещинах наблюдается массовое скопление нематод, в виде плотного сероватого слоя. При наступлении благоприятных условий – влажности выше 80% и температуры выше +3°C – значительная часть нематод становится подвижной, расползается и заражает здоровые луковицы [109].

Большое значение в распространении луковых дитиленхов имеет пассивный путь. Заражение передается с семенными и продовольственными луковицами, с зараженной нематодами почвой, с сельскохозяйственной техникой, инвентарем, тарой, с отбракованными дитиленхозными луковицами, с растительными остатками. Присут-

ствие на полях сорняков, являющихся резервуарами и растениями-хозяевами, поддерживает численность стеблевых нематод в очагах инвазии. Кроме того, стеблевые нематоды переносятся на поля с помощью ветра, воды, животных, с растительными остатками [67, 77].

Чтобы перейти в другой растительный организм, дитиленхи выходят на более или менее длительное время (от нескольких дней до нескольких лет) во внешнюю среду. В природных условиях стеблевые нематоды находятся внутри высохших тканей зараженных растений в состоянии анабиоза и оживают при наступлении благоприятных условий. Наиболее приспособленными к перенесению неблагоприятных условий внешней среды являются личинки IV возраста, которые устойчивы к засухе и холоду. При медленном высыхании они впадают в состояние анабиоза и сохраняются в почве более 4-х лет [109].

Восприимчивое растение – последняя фаза эпифитотического процесса при дитиленхозе лука и чеснока. Развитию дитиленхоза лука и чеснока способствует монокультура или большая насыщенность ими овощных севооборотов или плодосмен на огородах. Чем чаще расположены плантации лука и чеснока, чем они больше по площади, тем вероятнее возможность распространения дитиленхоза в короткие сроки. Популяция луково-чесночного дитиленха (даже при плотности популяции менее 1 нематоды на 100 см³ почвы), войдя в соприкосновение с большим количеством одинаково восприимчивых к нему растений, быстро накапливается, что приводит к эпифитотии дитиленхоза лука или чеснока [108].

Стеблевая нематода поражает многие виды луковичных – нарциссы, тюльпаны, гиацинты. Большинство этих луковичных – представители цветочных и декоративных растений. Роль переносчика дитиленхов играет человек, который распространил дитиленхозы этих растений по всему миру с посадочным материалом [17, 130].

В природе эту роль выполняли и выполняют травоядные животные (кабаны, грызуны, овцы, коровы), которые, поедая зараженные дитиленхами растения и луковицы, распространяли дитиленхов в биогеоценозах [143].

В 1 г пораженной дитиленхами ткани луковицы разных видов растений содержится от 100 до 5 тыс. нематод. Экономический порог вредоносности (ЭПВ) стеблевой нематоды для лука и чеснока составляет 1 экз. на 100 см³ почвы. В случае, если численность стеблевых

нематод будет превышать 50 экз. на 100 см³ почвы, проростки лука погибнут, растения из севка будут очень сильно угнетены. Поэтому высокая численность дитиленхов в луковичах при прохождении через пищеварительный тракт животных значительно сокращается. Но оставшихся в фекалиях стеблевых нематод (в виде личинок IV возраста и яиц) будет достаточно, чтобы заразить растения в другой части биогеоценоза [109, 167].

Эпифитотический процесс при дитиленхозе сахарной свеклы. Свекловичная раса стеблевой нематоды характеризуется широким спектром растений-хозяев и сильно поражает свеклу сахарную, кормовую, столовую, листовую (мангольд) и ряд других культурных и диких растений из разных семейств. Важно отметить, что, кроме свекловичной расы, сахарную свеклу поражают луковая и овсяная расы стеблевой нематоды, а также клубневая нематода *D. destructor* [30, 47, 68, 130].

Источником инвазии в эпифитотическом очаге дитиленхоза сахарной свеклы являются растения и корнеплоды сахарной, кормовой, столовой свеклы и многочисленные сорняки, которые являются растениями-хозяевами свекловичной расы стеблевой нематоды. В полях севооборота она поддерживает свою численность на сельскохозяйственных культурах (овес, рожь, люпин, подсолнечник, гречиха, конские бобы, горох, вика, рапс) и многолетних сорняках (бодяк, осот, горцы и др.) [48, 53].

Основным механизмом сохранения и передачи инвазии дитиленхоза свеклы является почвенный. В почве и послеуборочных остатках дитиленхи сохраняются в зимний период и весной инвазируют растения-хозяева. В почву дитиленхи могут попасть с навозом, поскольку они сохраняются в растительных остатках, и, вероятно, некоторое количество проходит через пищеварительный тракт домашних животных. Лишь при четырехмесячном хранении навоза в штабелях стеблевые нематоды погибают. Очень важно уничтожать сорняки (лебеда, марь белая, звездчатка средняя, ярутка полевая и др.) на компостных штабелях, поскольку сорняки поддерживают популяцию свекловичной расы стеблевой нематоды [77, 143].

Не следует забывать о путях распространения дитиленхозной инвазии с поливными, дождевыми и талыми водами, с сорняками, с почвой, разносимой ветром, на орудиях, транспорте, животных, одежде и обуви людей. Семенной механизм сохранения и передачи

дитиленхозной инвазии также может способствовать появлению новых очагов дитиленхоза сахарной свеклы, особенно при недостаточной очистке семян от растительных остатков [30, 167].

Свекловичная раса стеблевой нематоды размножается на моркови, картофеле, овсе, озимой ржи, подсолнечнике, кукурузе, конских бобах, гречихе, а иногда также на горохе, фасоли, огурцах, шпинате, вике, рапсе, люпине, розовом клевере. Найдено много растений-хозяев среди сорняков: овсюг, горец птичий, лебеда раскидистая, звездчатка средняя [52, 67], горчица полевая, редька дикая (полевая), пастушья сумка, вьюнок полевой, пикульник обыкновенный, подмаренник цепкий, бодяк полевой, осот полевой, василек синий, вероника полевая и др. [32, 77].

В Германии, в марте и апреле, кабаны поедают оставшиеся в почве корнеплоды свеклы на полях после механизированной уборки. Кабаны также поедают клевер, корнеплоды моркови и кормовой, сахарной свеклы, создавая новые очаги дитиленхоза [15, 63, 167].

Эпифитотический процесс при дитиленхозе земляники. Основные характеристики эпифитотического процесса при дитиленхозе земляники те же, что и для дитиленхоза лука и чеснока. Важным местом сохранения дитиленхозной инвазии может служить почва. Поскольку это – стадия переживания, а не среда для размножения дитиленхов, то первейшими условиями очистки почвы является уничтожение послеуборочных остатков и сорняков, включая границы соседних участков. Конкретные параметры эпифитотического процесса при данных заболеваниях растений приведены на рис. 9.13.

Рис. 9.13. Схема примеров антропогенных МСП возбудителей дитиленхоза земляники

Для эпифитотического процесса при дитиленхозе земляники, кроме категории естественных МСП, характерна категория искусственных, сформировавшихся в результате деятельности человека. В эту категорию антропогенных МСП входят биотехнологический и почвенно-мультипликативный. Биотехнологический МСП – производный от миграционно-клонового и инструментального МСП. Почвенно-мультипликативный МСП наблюдается в теплицах и рассадниках, где рассаду земляники выращивают на зараженной дитиленхами почве, а затем инвазированные растения пересаживают на незараженные площади и поля. В результате наблюдаются эпифитотии дитиленхоза земляники на новых площадях [167].

Источником инвазии является зараженное земляничной расой стеблевой нематоды восприимчивое растение, в котором живут и заканчивают свой цикл развития дитиленхи. Зараженные земляничной расой растения могут быть однолетними (мокрица, горец, подмаренник цепкий, бодяк полевой, паслен черный, мыльнянка лекарственная, горох, фасоль, бобы, шпинат и др.) и многолетними (лук, чеснок, сельдерей, петрушка, цикорий и др.) [68, 77, 121].

Земляника – многолетнее растение. Наиболее восприимчива к стеблевой нематоды земляника первого года выращивания. Выжившие зараженные растения являются источником инвазии на следующий год. На третий год выращивания земляники стеблевые нематоды размножаются не только в почках, листьях, стеблях, цветоносах, но могут проникать в усы и молодые растения.

Растения-хозяева земляничной расы стеблевой нематоды – гречиха, овёс, горох, соя, картофель, тюльпаны, зонтичные, овощные, тыквенные и др. Они являются растениями-хозяевами для нематоды и способствуют ее размножению [68].

Чтобы перейти в другой растительный организм, дитиленхи выходят на более или менее длительное время (от нескольких дней до нескольких лет) во внешнюю среду. В природных условиях стеблевые нематоды находятся внутри высохших тканей зараженных растений в состоянии анабиоза и оживают при наступлении благоприятных условий. Наиболее приспособленными к перенесению неблагоприятных условий внешней среды являются личинки IV возраста, которые устойчивы к засухе и холоду. При медленном высыхании они впадают в состояние анабиоза и сохраняются в почве более 4-х лет [77].

Дитиленхи могут перемещаться внутри земляники из верхушки в почки, когда их размер равен 1,5 мм.

Не следует забывать о путях распространения дитиленхозной инвазии с поливными, дождевыми и талыми водами (включая оросительные коммуникации), сухими листьями и почвой, разносимыми ветром, на сельскохозяйственных орудиях и технике, транспорте, животными, одежде и обуви людей. На большие расстояния дитиленхи перемещаются с посадочным материалом (инвазированные усы, розетки, рассада) [67, 77, 108].

Восприимчивое растение – последнее звено эпифитотического процесса (ЭП) при дитиленхозе земляники. Наличие большого количества видов культурных и сорных растений, восприимчивых к земляничной расе стеблевой нематоды, и эффективных МСП поддерживают постоянное протекание ЭП во времени и пространстве.

ЭП при дитиленхозе клевера лугового и люцерны. Непрерывность эпифитотического процесса при дитиленхозе клевера, а также люцерны обусловлена чередованием паразитирования дитиленхов в растении-хозяине (источник инвазии – ИИ) и пребывания после выхода их во внешнюю среду. Механизм сохранения и передачи (МСП) возбудителя дитиленхоза – эволюционно сложившееся биологическая приспособленность дитиленхов к определенным путям перемещения от источников инвазии к восприимчивым растениям.

МСП и локализация возбудителя дитиленхоза тесно связаны друг с другом и взаимно обусловлены. Красноклеверные дитиленхи сначала проникают в подсемядольное колено проростков клевера и затем размножаются. Если в стебле или в листьях отсутствует полость, то дитиленхи покидают такие растения. В растениях клевера или люцерны они мигрируют в зоны специфической локализации – стебли и листья. После размножения дитиленхов и достижения высокой численности в тканях растений инвазионных личинок IV возраста, они мигрируют в почву в поисках новых растений-хозяев [67, 93].

Для дитиленхоза клевера лугового и люцерны, возбудитель которого локализуется в листьях, стеблях, почках, характерен неспецифический трансмиссивный МСП (рис. 9.14). Транспортными средствами в пространстве могут быть травоядные животные, поскольку известно, что часть дитиленхов может проходить через пищеварительную систему животных, сохраняя жизнеспособность (см. рис. 6.1). Дитиленхоз красного клевера был широко распространен в России при травополь-

Источник: [129].

Рис. 9.14. Дитиленхоз люцерны посевной

ной системе земледелия, когда в каждом севообороте были включены поля с клевером и тимофеевкой. В кормовых севооборотах клевер луговой рос до 5–7 лет на одном поле. Навоз вместе с остатками сена и дитиленхами вывозили на поля, и цикл повторялся [167].

После запрета травопольной системы и резкого сокращения площадей под клевером луговым очаги дитиленхоза сократились. С появлением фермерских хозяйств по откорму сельскохозяйственных животных, когда возобновилась цепочка «сено с поля → крупный рогатый скот → навоз → поле», были вновь выявлены очаги дитиленхоза клевера лугового [143].

На большие расстояния стеблевые нематоды распространяются с семенами, уборочными и другими машинами, потоками воды (дождевые, талые, поливные) и при перевозке сена, силоса и навоза [30, 77].

Эпифитотический процесс при дитиленхозе конских бобов. Дитиленхоз конских бобов *Vicia faba* вызывают два вида: *D. gigas*, специализированный для конских бобов (гигантская раса), и овсяная раса *D. dipsaci* [30, 52, 70]. Сильно зараженные *D. gigas* проростки бобовых отличаются поражением листовой ткани и, возможно, стеблевой ткани, но слабое заражение овсяной и «гигантской» расой можно не заметить. У более старых растений к моменту образования боба заражение овсяной расой обычно определяют по красновато-коричневой окраске стеблей, начинающейся у основания и часто заканчивающейся у листового узла [70, 199]. Стебли конских бобов, зараженные овсяной расой *D. dipsaci*, бывают окрашены в коричневый цвет, главным образом, в нижней части растения. Сильное заражение овсяной расой обычно приводит к утончению и искривлению стебля, масса растений и уро-

жай уменьшаются [77]. Гигантская раса вредоноснее овсяной расы и приводит к образованию большего количества зараженных семян [70].

Эпифитотический процесс при дитиленхозе конских бобов представлен всеми звеньями: источник инвазии, механизм сохранения и передачи (главным образом, семенной), восприимчивое растение. Своеобразие течения дитиленхоза конских бобов зависит от расы стеблевой нематоды. Растениями-хозяевами гигантской расы, кроме яровых и озимых конских бобов, являются горох, соя, эспарцет.

Об овсяной расе известно, что она имеет очень широкий круг растений-хозяев среди сорняков. Особенно хорошим хозяином является звездчатка средняя (*Stellaria media*); овсюг (*Avena fatua* L), растущий среди озимых бобов (сорт Марис Бигл), хорошо заражался овсяной расой *D. dipsaci*, если посеянные бобы или зерновые культуры имели симптомы нематодоза. Помимо овса, овсяная раса поражает рожь, райграс многоукосный, ежу сборную. Хотя зерновые культуры в основном свободны от сорняков, во время их интенсивного роста, весной или осенью, наблюдалась резервация ими стеблевых нематод [48, 77].

Овсяная и гигантская расы стеблевой нематоды в Англии сохранялись в почве не менее 8–10 лет, а затем вызывали умеренное заражение бобов (рис. 9.15).

Рис. 9.15. Схема эпифитотического процесса при дитиленхозе конских бобов

Механизмы сохранения и передачи возбудителя дитиленхоза конских бобов характерны и для дитиленхозов других сельскохозяйственных культур. Однако семенной МСП является определяющим в эпифитотическом процессе при дитиленхозе конских бобов.

Все коммерческие сорта конских бобов и селекционные линии оказались восприимчивыми к гигантской и овсяной расам стеблевой нематоды.

Эпифитотический процесс при дитиленхозе других растений.

Если стеблевая нематода *D. dipsaci* поражает клубни картофеля, батата, корнеплоды моркови, свеклы, то два ближайших родственных вида, *D. africanus* и *D. arachis*, паразитируют в стручках и семенах арахиса *Arachis hypogaea* [70, 225].

Первый вид причиняет значительный ущерб посадкам арахиса в ЮАР и других странах Африки, а второй вид дитиленхов поражает арахис в Китае. Стручки и семена уменьшаются в размерах, имеют коричневую или темную окраску, сморщенные стручки и щуплые семена. Эти дитиленхи сохраняются зимой в семенах, в лузге, оставленной в поле, их можно найти в корнях, корневищах сорняков. Они могут паразитировать в растениях хлопчатника, сои, люцерны, люпина и на грибах, которые поражают сельскохозяйственные культуры и сорняки. О трансмиссивном МСП возбудителей дитиленхоза арахиса не известно.

Древесные растения редко поражаются стеблевыми нематодами. В последнее время описан новый вид, *D. gallaeformans*, который на листьях и соцветиях вызывает галлы на тропических кустарниках *Miconia albicans* и *M. Ibaguensis* (сем. Melastomataceae). Галлы меняют цвет от зеленого к желтому, красному, бурому, что, несомненно, должно привлекать птиц. Внутри галлы имеется полость, где размножаются стеблевые нематоды. Плодами этих кустарников питаются 19 видов птиц, которые переносят галлы и дитиленхов на другие непораженные растения (Rosangela D. L. Oliveira et al, 2012).

10. ЭПИФИТОТИЧЕСКИЕ ОЧАГИ ФИТОГЕЛЬМИНТОЗОВ В БИОЦЕНОЗАХ И АГРОБИОЦЕНОЗАХ

«Мозаичность условий среды и экологические колебания влияют на биоразнообразие: первая обеспечивает непостоянность среды в пространстве, вторые – во времени».

Закон необходимого разнообразия

10.1. Характеристика и структура очагов фитогельминтозов

Сущность эпифитотии фитогельминтозов может быть понята лишь на основе анализа эпифитотического процесса. С одной стороны, это процесс взаимодействия между популяциями фитогельминта и растения-хозяина. С другой стороны, это ряд связанных между собой и возникающих один из другого эпифитотических очагов фитогельминтоза. В последнем определении выражены непрерывность и дискретность эпифитотического процесса, а также (и это главное) намечен переход от отдельных заболеваний растений к массовому поражению, от очагов в биоценозах к эпифитотиям фитогельминтозов в агроэкосистемах [150].

Очаг фитогельминтоза – центральное понятие эпифитотиологии, оно применимо к каждому звену эпифитотического процесса, представляющего собой цепь последовательных заражений во времени и пространстве [3]. Понятие «очаг инфекции» не следует путать с понятием «источник возбудителя инфекции», на что совершенно правильно указывал И.Г. Бейлин (1986), определяющий эпифитотический очаг как место нахождения источника инфекции и окружающей территории в тех пределах, в которых заразное начало может быть передано от источника инфекции в данной обстановке к восприимчивым растениям. По его мнению, очаг характеризует начало эпифитотического процесса на той или иной конкретной территории. Именно с очага инфекции идет распространение инфекционной болезни на поле, в севообороте, в зоне [139]. Время существования очага ограничивается максимальной инкубацией после уничтожения в нем заразного начала. Очагом может быть не только место выращивания восприимчивого растения, но и другие места, куда могли попасть цисты, растительные остатки с нематодами и т.п.

Примером анализа эпифитотического очага фитогельминтоза может быть очаг глободероза [150]. В очаг глободероза как в систему входят первичный и потенциальные элементы, то есть места, где обнаружены или могут быть обнаружены цисты картофельных глободер с жизнеспособными личинками. Элементами очага могут быть не только места выращивания зараженных восприимчивых растений (картофеля, томата), но и другие места, куда могли попасть цисты: места хранения и транспортировки клубней картофеля, рассады, посадочного материала с почвой, тары, техники, транспорта, органических удобрений, помойки, где находятся ботва с корнями, очистки и гнилые клубни, а также места хранения отходов предприятий по переработке картофеля и т.д. Время существования очага ограничивается максимально возможной выживаемостью личинок в цистах (5–10 лет) в элементах очага после проведения мероприятий по их ликвидации [101].

Можно считать, что очаг картофельной нематоды ликвидирован тогда, когда в цистах, выделенных из образцов почвы, взятых с места обнаружения глободероза и в местах хранения картофеля, инвентаря, навоза и т.д., будут отсутствовать жизнеспособные личинки. Кроме того, для ликвидации очага на территории населенного пункта и прилегающих к нему полях необходимо выращивать картофель нематоустойчивых сортов [170].

Таким образом, правильное выделение элементов очага и определение его границ важно не только для понимания эпифитотического процесса, ячейкой которого является очаг, но и для практической деятельности по ликвидации самого очага.

Эпифитотические очаги при некоторых фитогельминтозах характеризуются связью с определенным биоценозом, постоянным или периодическим возникновением в определенном хозяйстве, местности эпифитотий. Такое явление характеризуется понятиями «энфитотия» и «энфитотичность». Близким по смыслу является термин «стационарность», также отражающий связь болезни с определенной местностью [3, 137].

География распространения очагов фитогельминтозов в биоценозах является пространственным воплощением эпифитотических процессов при фитогельминтозах, которые практически невозможно проследить в продолжительный период времени. Если попытаться отразить распространенность фитогельминтозов на карте, то окажется,

что в географическом пространстве они распределены по-разному: одни (глободероз картофеля, гетеродероз зерновых, мелойдогиноз овощных культур) широко распространены на разных континентах, другие (дитиленхоз ячменя, люцерны, гетеродероз моркови, капусты, люцерны) ограничены отдельными регионами, третьи (глободероз яблони, гексатилос картофеля, афеленхоидоз смородины) распространены в отдельных пунктах. Увеличение или уменьшение частоты встречаемости очагов массовых фитогельминтозов происходит более или менее плавно, так как не отдельные географические точки, а целые регионы характеризуются сходными значениями для распределения очагов [11, 30, 48, 52, 187, 204, 219].

В территориальном аспекте эпифитотии фитогельминтозов могут быть отмечены на уровнях очажном (от одного до нескольких тысяч растений), локальном (одно или несколько полей), региональном (хозяйство, район, область, государство), глобальном [183].

Формирование очагов фитогельминтозов в ареале фитогельминтов, с одной стороны, зависит от размещения растений-хозяев в пространстве или соответствующих характерных биотопов, а с другой стороны, они ограничены географическими, экологическими и агротехническими преградами [3, 171]. Эти преграды ограничивают свободное расселение фитогельминтов. Однако некоторые возбудители фитогельминтозов, обладая эффективными механизмами преодоления этих преград, широко распространены в биогеоценозах и агробиоценозах (нематоды родов *Anguina*, *Ditylenchus*, *Aphelenchoides*, *Paratylenchus*).

Естественные биоценозы с их большим разнообразием видового состава растений содержат, как правило, весьма разнообразную фауну фитогельминтов и нематод других экологических групп [2, 42, 46, 78, 132].

В тропическом дождевом лесу, где на небольшом участке произрастает более сотни видов деревьев, с его исключительным разнообразием видового состава растений, фитогельминты являются полифагами [226, 231]. Это характерно для экто- и эндопаразитических корневых нематод семейств Hoplolaimidae, Dolichodoridae, Tylenchorhynchidae, Pratylenchidae, которые, как правило, не вызывают фитогельминтозов, и у них отсутствуют специфические МСП. Они разносятся, по-видимому, водой и на ногах животных.

В дубовых насаждениях видовой состав как растений, так и фитогельминтов значительно беднее. На корнях паразитируют паратилленхиды, криконематида, ротиленхи. При большом травянистом

покрытии появляются геликотилеми. В этом биоценозе от эктопаразитических корневых нематод страдают только молодые растения. Специализированных фитогельминтозов или их эпифитотических очагов не обнаружено [24, 50, 78, 114, 121].

В более благоприятных условиях для размножения и распространения находятся возбудители фитогельминтозов (гетеродеры, мелойдогины, дитилеми и др.) растений пойменных лугов и пастбищ. Весенние разливы рек являются могучим фактором переноса семян и, соответственно, возбудителей фитогельминтозов, обладающих водным МСП [152].

Цисты пунктодер, гетеродер, галлы ангвин, корни с галлами мелойдогин, сухие листья и стебли с дитилемами ранней весной вместе с пойменными водами могут попасть в те места, где растут растения-хозяева или прорастают их семена. При спаде вод и прорастании семян в начале вегетации многолетних растений-хозяев фитогельминты могут соприкасаться с молодыми растущими тканями, инвазировать их и вызывать фитогельминтозы. Все это объясняет, почему число очагов фитогельминтозов и фитогельминтов, паразитирующих на растениях пойменных лугов и пастбищ, сравнительно больше, чем количество очагов фитогельминтозов, а также фитогельминтов в суходольных лугах [110, 124, 130].

Формирование каждого биоценоза происходит в результате борьбы организмов за существование и естественного отбора. Изменение физических и биотических условий среды под влиянием деятельности человека приводит к резкому уменьшению исторически сложившихся отношений в комплексе «почва – растение – почвенная фауна». Деятельность человека не исключает влияния фактора естественного отбора – наоборот, в ряде случаев усиливает его [4, 8, 114]. С введением на обрабатываемых полях монокультур значительно сокращается численность одних видов нематод, а других, находящихся в этих более узких экологических условиях, повышается [91, 93].

В агроценозах снижается эффективность многих нематодофагов, так как они существуют за счет нескольких близких видов нематод. Поэтому в агроценозах обычны вспышки массовых размножений фитогельминтов (картофельные глободеры, галловые, стеблевые, почковые нематоды), для подавления которых в последнее время во все больших масштабах применяют химический метод борьбы [17, 37, 68, 218].

Сельскохозяйственная деятельность человека является мощным фактором изменения компонентов биоценозов и создания новых биогеоценозов, в которых растут культурные, сорные, декоративные и другие растения, характерные для агробиоценозов.

Широкое распространение и значительная вредоносность характерны для фитогельминтов технических культур: сахарной свеклы – гетеродероз, накоббоз; рапса на масло – гетеродероз; сои – гетеродероз, мелойдогиноз; табака – мелойдогиноз, дитиленхоз; хлопчатника – мелойдогиноз, родиленхулез; картофеля для получения спирта и крахмала – дитиленхоз, гехсатиленхоз клубней. Чем можно объяснить эпифитотии фитогельминтозов? В первую очередь это объясняется тем, что эти культуры занимают большие площади, их культивируют часто в монокультуре или в севооборотах с высоким насыщением восприимчивыми культурами.

10.2. Формы проявления эпифитотического процесса в экосистемах

Между «первичными» биоценозами и «вторичными» агробиоценозами нет четких границ и наблюдаются всевозможные переходы: лес (степь, пойма, альпийский луг) – луг (сенокос) – сенокосное пастбище – многолетние травы – севооборот или плодосмен (однолетние травы, полевые, промежуточные пропашные культуры) – плодовые, ягодные и т.д. Таков примерный порядок усиления антропогенного воздействия и постепенного или резкого перехода от естественного биогеоценоза к типичному агробиоценозу [8, 35, 107]. Агробиоценозы в процессе развития сельского хозяйства изменились в зависимости от подсечно-огневой, лесопольной системы земледелия через залежную, переложную к зерновой, сидеральной и травопольной системам земледелия, для которых характерно, кроме чередования сельскохозяйственных культур, включение в севооборот черного или занятого пара [12, 124]. При переходе к интенсивным системам земледелия (плодосменная, пропашная) был период увлечения наиболее упрощенными агроэкосистемами – выращивание сельскохозяйственных культур в защищенном грунте или в монокультуре, при которых проявилась наиболее высокая вредоносность фитогельминтозов (гетеродероз сахарной свеклы, зерновых культур, моркови, капусты, сои, глободероз картофеля, мелойдогиноз овощных, зерновых куль-

тур, картофеля, табака, гуаявы, радиофолюсоз, геликотиленхоз, пратиле́нхоз банана, дитиле́нхоз земляники, лука, чеснока и др.) и других болезней [75, 76, 78, 104, 120, 132, 146].

Монокультура – это возделывание одной и той же сельскохозяйственной культуры на одном и том же поле без соблюдения севооборота. Оптимальные дозы органического и минерального удобрений, поливы, правильная обработка почвы, применение средств защиты растений от сельскохозяйственных вредителей, болезней и сорняков снижают отрицательное влияние монокультуры на продуктивность, но полностью этой проблемы не решают [33, 36, 42, 76]. Обычно монокультура приводит к снижению плодородия почвы и урожайности. Монокультура зерновых, сахарной свеклы, картофеля, хлопчатника и других сельскохозяйственных культур заставила обратить внимание на массовое поражение этих культур, кроме бактериальных и грибных болезней, фитогельминтозами (гетеродероз, глободероз, мелойдогиноз, дитиле́нхоз, лонгидороз) [30, 68, 88, 103, 104, 110]. Применение сильнодействующих фумигантов (хлорпикрин) и нематодицидов продемонстрировало вредоносность паразитических нематод растений [30, 48, 190]. Почвенные фумиганты не смогли сохранить эту систему земледелия, поскольку еще более упрощали агроэкосистему. Поэтому в большинстве случаев от монокультуры пришлось отказаться и перейти к более близким естественным агроценозам системам земледелия, в которых используют севообороты, черные или занятые пары, промежуточные культуры, повышенные дозы органических и минеральных удобрений, интегрированные системы защиты растений от сорняков, вредителей болезней, в том числе от фитогельминтозов [33, 38, 139, 173]. Однако и в этих системах наблюдаются эпифитотии фитогельминтозов – мелойдогинозов овощных, технических, кормовых культур; гетеродерозов сахарной свеклы, сои, зерновых; афеленхоза риса; дитиле́нхоза земляники. Поэтому возникла необходимость проанализировать эту ситуацию с точки зрения эпифитотиологии.

Возбудители фитогельминтозов, как любые другие виды, возникли и существуют в природе независимо от деятельности человека, воспроизводятся среди дикой растительности и, следовательно, являются членами естественных биоценозов. Источником возбудителя инвазии может быть природный эпифитотический очаг, то есть территория, в пределах которой возможна циркуляция (воспроизведение) возбудителя фитогельминтоза среди диких и сорных растений.

Природный очаг является обязательной составной частью и элементарной ячейкой эпифитотического процесса при любой массовой нематодной болезни. В зависимости от особенностей фитогельминтоза, он может характеризоваться выраженной тенденцией к расширению (бурсафеленхоидоз сосны, гетеродероз бобовых, притиленхоз злаковых, дитиленхоз осота, подорожника, одуванчика) или, наоборот, приуроченностью к определенному месту (ангвиноз осоки, злаковых, гетеродероз зерновых – гетеродера Филиппева). Природные эпифитотические очаги фитогельминтозов существуют длительное время, во многих случаях, очевидно, тысячи лет. Но реальное эпифитотиологическое значение они приобретают тогда, когда эпифитотия фитогельминтоза охватывает растения, имеющие значения для экономической деятельности человека (сосновая нематода, злаковая ангвина), либо когда начинают заражать сельскохозяйственные культуры или растения, имеющие декоративную, лекарственную или кормовую ценность [6, 30, 56, 67, 75, 84, 133].

Каждый природный очаг фитогельминтоза функционирует как самостоятельная, популяционно-биологическая система. Значительная пораженность растений в естественных биоценозах фитогельминтозами (бурсафеленхоидоз сосны, ангвинозы злаков, гетеродероз бобовых, дитиленхозы клевера, резака, осота, афеленхоидозы земляники, мяты, мелойдогинозы дикой растительности в горах и т.д.) позволяет рассматривать эти нематодные болезни как природно-очаговую инвазию в свете учения Е.Н. Павловского [82] о природной очаговости болезней.

Очаги фитогельминтозов, существующие в естественных биоценозах, надо считать первичными по своему историческому происхождению, а эпифитотический процесс при этих фитогельминтозах, поразивших культивируемые человеком растения, зависимым. Этот процесс поддерживает непрерывность существования популяций возбудителя в природных очагах и их взаимодействия с растениями агроценоза [6, 32, 41, 42, 48, 49, 58].

Независимый эпифитотический процесс (глободероз картофеля, мелойдогиноз овощных культур в защищенном грунте, афеленхоидоз риса, ангвиноз пшеницы, дитиленхоз конских бобов и др.) – это процесс, не связанный с естественными биоценозами и обеспечивающий непрерывное существование паразитического вида фитогельминта в агроценозах [143, 167, 168]. Подразделение эпифитотического про-

цесса на зависимый и независимый является относительным. В природе, как обычно, между этими группами встречается ряд переходов. Поэтому надлежит наряду с типичными формами эпифитотического процесса рассмотреть переходные, пограничные случаи.

В результате борьбы за существование и естественного отбора происходит формирование комплексов организмов разных видов, приспособленных к существованию в данных условиях и друг с другом. Кроме паразитоценозов, в экосистемы входит множество взаимосвязанных организмов [4, 8, 79, 82, 215]. Каждая паразитарная подсистема фитогельминтоза складывается из популяций, входящих в него видов, каждый вид представляет собой совокупность всех его популяций, входящих в разные биоценозы и очаги фитогельминтоза [78].

Биоценоотические закономерности могут быть выявлены не только в ненарушенной природе, но и в агроценозах. На землях, занятых посевами и посадками культурных растений, человек облегчает выживание только возделываемых растений и видов живых организмов, связанных с ними определенными связями: пищевыми, конкурентными, симбиотическими и др. Для всех же остальных организмов, обитающих на землях сельскохозяйственного пользования, антропогенные воздействия становятся дополнительными факторами естественного отбора, а часто и искусственного отбора [79, 89, 112, 124].

На землях сельскохозяйственного пользования возникают вторичные биоценозы, агробиоценозы, складывающиеся в результате естественного отбора. Это доказывается сходством состава населения полей под той или иной культурой, типа севооборота, удаленных друг от друга на сотни километров [51, 56, 72, 114].

Комплексы организмов в агробиоценозах находятся в многообразных взаимосвязях, из которых особо четко выражены пищевые, образующие так называемые цепи питания [28, 29, 79]. Исходные звенья во всех цепях – автотрофные организмы, в основном зеленые растения, за счет которых существуют все гетеротрофные организмы, в том числе животные [8, 9, 105].

Для биоценозов как продуктов исторического и биологического развития характерен сложный многовидовой покров, а в агробиоценозах растительный покров создается человеком и представлен обычно одним видом и даже сортом культивируемого растения (реже – немногими видами, например, в травосмесях) и сопутствующими сорняками [36, 37, 79].

В зависимости от изменения растительного покрова во времени (из года в год) наблюдаются несколько типов агробиоценозов: монокультура, плодосмен (случайное чередование культур и сопутствующих им сорняков), разные типы севооборотов (большие или меньшие промежутки времени – от 1-го до 12-ти лет возвращения культур), сеяные пастбища и др. [12, 124].

Комплексы всех организмов формируются в агробиоценозах, как и в биоценозах, в процессе короткого или продолжительного времени. Это особо четко прослеживается на консументах первого порядка, в том числе фитогельминтах. При замене сложного растительного покрова однообразным по составу посевом или насаждением возделываемого растения происходит резкая перестройка комплекса фитофагов. Виды фитогельминтов, не способные питаться на возделываемых и сопутствующих растениях или переносить условия их выращивания, подавляются, а способные находить благоприятные для себя условия при массовом размножении могут вызвать эпифитотии фитогельминтозов или стать экономически важными вредителями. Регистрация того или иного массового фитогельминтоза возделываемого растения – это показатель высокой численности фитогельминта (соевая, свекловичная, люцерновая, капустная, овсяная гетеродеры) на полях или посадках [68, 104, 140].

По элементарным эпифитотиологическим показателям (параметрам) – пищевой специализации, циклу развития, способности расселения, МСП, растениям-хозяевам, экологическим требованиям и патогенности фитогельминтов – можно предсказать, какие местные виды фитогельминтов могут стать возбудителями массовых фитогельминтозов (мелойдогиноз льна, моркови, клевера, дитиленхоз клевера, земляники).

В естественных биоценозах численность фитогельминтов контролируется многими биотическими и некоторыми абиотическими факторами. В агробиоценозах эффективность многих биотических факторов снижается, комплексы организмов не развиваются до уровня саморегулирующих систем, как в естественных биоценозах [35, 39, 72, 236].

При замене сложного многообразного растительного покрова обедненным по видовому составу пастбищем, посевом или насаждением происходят эпифитотии фитогельминтозов, которые в естественных биоценозах часто проявляются в виде очагов фитогельминтозов или природной очаговости. Наличие МСП от источника

возбудителя инвазии к неинвазированным восприимчивым растениям обуславливает взаимодействие популяций фитогельминта и растения-хозяина как в биоценозе, так и в агробиоценозе (переход стеблевой нематоды на культивируемые клевера и люцерны). Эти факторы вызывают новые очаги фитогельминтоза и поддерживают непрерывность эпифитотического процесса во времени и пространстве (мелойдогиноз гуаявы, персика, малины, дитиленхоз и афеленхоидоз земляники, геликотеленхоз банана). Прямая и косвенная, бессознательная и сознательная деятельность человека в отношении природных очагов болезней, вызываемых фитогельминтами, ведет в одних случаях (ангвиноз пшеницы) к затуханию, а в других (гетеродероз, мелойдогиноз зерновых) – к передвижению очагов в зоны выращивания сельскохозяйственных культур [37, 49, 108, 129, 134].

Пшеничная нематода *A. tritici* за последние полвека на посевах пшеницы в большинстве стран не отмечена. Только в горных районах Сербии, Афганистана, Индии она была обнаружена [130, 182, 219]. В Узбекистане в советское время она не была зарегистрирована. В настоящее время очаги ангвиноза пшеницы выявлены в 7-ми зерносеющих хозяйствах 4-х областей Узбекистана. Первые очаги были зарегистрированы на посевах пшеницы в горных районах [131]. Возникает вопрос – где сохранялись очаги ангвиноза, и как пшеничная нематода распространилась на посевах пшеницы?

10.3. Антропоургический и адвективный эпифитотические очаги ФГЗ

После освоения лесных, перепашки залежных, целинных, торфянистых земель и выращивания на них сельскохозяйственных культур образовался антропоургический эпифитотический очаг. Резервуаром возбудителей инвазии является почва, в которой длительно сохранялись фитогельминты, способные размножаться на сельскохозяйственных культурах. После распашки целинных земель в Казахстане и Алтае при нарушении севооборотов на зерновых были зарегистрированы эпифитотии гетеродероза (овсяная цистообразующая нематода Филиппева) и мелойдогиноза (британская галловая нематода) [104, 130, 140]. Очаги ангвиноза (пырейная утрица) были обнаружены на полях озимой ржи, пшеницы и ячменя в Эстонии после распашки многолетних злаковых травосмесей, а также на полях, засоренных пыреем [48].

Другой тип эпифитотического очага возникает при независимом эпифитотическом процессе, когда его появление связано только с деятельностью человека и характерно только для агробиоценозов. Этот тип очага характерен для карантинных фитогельминтозов (*G. pallida*, *G. rostochiensis*, *H. glycines*, *M. chitwoodi*, *Nacobbus aberrans* и др.). Адвективный эпифитотический очаг (от лат. «adventus» – приход, пришествие) – это часть или весь агробиоценоз, куда с помощью человека был занесен возбудитель фитогельминтоза, не связанный с природными очагами и характеризующийся независимым эпифитотическим процессом. Причиной возникновения и функционирования эпифитотии является взаимодействие 3-х его составных, закономерно необходимых подсистем: биологической (эпифитотиологической), экологической и земледельческой (агротехнической). При разрыве взаимодействия внутри биологической подсистемы, или ее связи с экологической подсистемой, эпифитотический очаг перестает существовать [3, 138, 150].

Для того чтобы возник адвективный очаг и реализовался эпифитотический процесс, каждой паре «хозяин – паразит» необходима соответствующая экологическая среда. В теплицах НЧЗ России развитие мелойдогиноза овощных культур достигла уровня эпифитотии. В открытом грунте во время зимы яйца и личинки теплолюбивых мелойдогин погибают, и развития мелойдогиноза овощных культур не происходит. В зоне пустынь при орошении (г. Термез) из-за высокой температуры почвы в луковицах лука и чеснока погибают стеблевые нематоды, то есть происходит обеззараживание посадочного материала и затухание фитогельминтоза [143].

Даже на территории одного хозяйства имеются низкие (влажные) и возвышенные (сухие) участки полей, где выращивают клевер луговой. На первых могут складываться оптимальные условия для развития дитиленхоза, на вторых его может не быть из-за сухости летом и промерзания почвы зимой [58].

Успех эпифитотиологической подсистемы в формировании адвективного эпифитотического очага во многом определяет эффективность МСП, который чаще всего формировался или формируется в естественных биоценозах, в природных очагах фитогельминтозов. В условиях агроэкосистемы включается уже отработанный МСП возбудителя фитогельминтоза, или в ответ на изменившуюся обстановку проходит адаптация МСП. Поэтому необходимо проанализировать

процессы возникновения механизмов передачи возбудителей фитогельминтозов в естественных биоценозах. Для того чтобы возбудитель фитогельминтоза мог попасть в то место, где растет его растение-хозяин, он должен иметь какие-то более эффективные средства передвижения, чем те, которые в состоянии обеспечить эмиграционный механизм передачи. Это бывает тем более сложно, что пусковой механизм привлечения к растению-хозяину у многих видов фитогельминтов (цистообразующие, галловые, стеблевые нематоды) приводится в действие только внешним импульсом [222, 223].

Объединяющим звеном во всякой паразитарной системе «фитогельминт – растение-хозяин (растение)» является возбудитель фитогельминтоза. Система образована популяциями фитогельминта и растения-хозяина, или вместе со всеми популяциями хозяев, включая растение и часто грибы, непосредственно поддерживающими ее существование. В эту систему могут войти и животные, имеющие трофические связи с растениями-хозяевами. Это могут быть насекомые, моллюски, птицы, грызуны, травоядные животные [4, 9, 63, 100, 133]. Некоторые из них переносят фитогельминтов: жуки-усачи – основную нематоду, моллюски – афеленхоидид, земляные черви – личинок глободер; другие – птицы, грызуны при поедании семян и галлов, разносят по территории не только семена, но и возбудителей фитогельминтозов (ангвины, дитиленхи) (см. рис. 6.1). Животные, которые поедают надземную часть растений, зараженных стеблевыми нематодами и ангвинами, луковицы, клубни, корнеплоды, корни, пораженные дитиленхами, мелойдогинами или загрязненные почвой с фитогельминтами (цисты, паратиленхи, геликотиленхи, яйца мелойдогин и др.), при перемещении от одного участка с кормовым растением к другому переносят возбудителей фитогельминтозов, поддерживая эпифитотический процесс [13, 26, 129, 132]. Пастбищные животные вместе с травой, корнями и корнеплодами поедают почву, а также животных, в том числе нематод [105, 124].

В результате естественного отбора, при прохождении через пищеварительную систему животных сформировались стадии переживания фитогельминтов (яйца, инвазирующие личинки, оотеки, цисты), которые выдерживают воздействие пищеварительной системы (высокую кислотность, ферменты, температуру выше 40°C), и поэтому могут выдерживать в растениях и почве самые разнообразные воздействия (химические, физические, биологические) и сохраняться в них длительное время [15, 69, 83, 165, 188, 197].

Следует отметить, что при трансмиссивном МСП протекает интенсивная массовая элиминация фитогельминтов (яиц, личинок, взрослых особей). Только относительно небольшое количество фитогельминтов заражает новых растений-хозяев, но этого бывает достаточно, чтобы возник эпифитотический очаг фитогельминтоза в новом месте. Это обеспечивается у таких видов фитогельминтов довольно высокой плодовитостью, компенсирующей высокую смертность потомства, наличием стадий переживания, способностью к анабиозу и сохранением в неблагоприятных условиях среды. Могут пройти десятки лет, в течение которых эпифитотический процесс охватит большинство растений-хозяев, когда будут наблюдаться эпифитотии фитогельминтоза. (глободероз картофеля; гетеродерозы сахарной свеклы, сои, зерновых, моркови, капусты; мелойдогинозы овощных, декоративных, технических, зерновых культур; дитиленхозы лука, чеснока, картофеля, земляники и др.). Кроме того, травоядные животные, несомненно, разносят на копытах почву с возбудителями фитогельминтозов. Все это в конечном счете дает возможность поддерживать стабильность генетического состава популяции видов нематод [48, 130, 143].

Своеобразие популяций фитогельминтов как структурной единицы состоит в том, что она входит как в видовую, так и биогеоценотическую систему интеграции. Отсюда и возможность двух различных «углов зрения». С одной стороны, существование видов возбудителей фитогельминтозов обусловлено непрерывностью течения независимого эпифитотического процесса, который развивается в определенных биоценозах, занимающих конкретные территории. Однако формирование популяций видов фитогельминтов отличается высоким своеобразием, в результате чего среди возбудителей фитогельминтозов, как правило, не удастся подметить расчлененности вида на подвиды и географические популяции, хотя она прослеживается при дифференциации популяций видов некоторых паразитов (картофельные глободеры, соевая, овсяная, клеверная цистообразующие нематоды, стеблевая нематода, мелойдогины, радофолюсы и др.) на трофические расы и патотипы, что связано с появлением нематодоустойчивых форм растений-хозяев [169, 184, 191, 192, 210].

Для видов, которые размножаются партеногенетически и апомиктически, это может быть объяснено тем, что из эндемических очагов фитогельминтозов идет постоянная подпитка популяций в аг-

роценозы, для которых характерна стабильность вида (клеверная гетеродера, южная галловая нематода и т.д.). Однако обнаружить такие очаги довольно сложно из-за отсутствия данных о МСП этих видов, а также о растениях-хозяевах. Южная и другие галловые нематоды (*M. incognita*, *M. arenaria*, *M. javanica*) широко распространены во многих странах мира в открытом и закрытом грунте и поражают большое количество видов растений [208, 226]. Эти виды размножаются партеногенетически. Возникает вопрос, как эти виды поддерживают свое видовое постоянство. В природе широко распространены насекомые-фитопаразиты – тли (Aphidinea). Они, как и фитопаразиты, высасывают соки растений, и для них характерно чередование способов размножения и поколений: обоеполого и партеногенетических. У двудомных видов тлей развитие происходит со сменой хозяев. При этом на первичном хозяине, обычно древесном растении, развивается амфигонное поколение, и зимуют оплодотворенные яйца. Весной из них вылупляются самки-основательницы, которые способствуют развитию 2–3-х партеногенетических поколений. В последнем из них формируются крылатые девственницы-мигранты, которые переселяются на вторичного хозяина, обычно на травянистое растение, и эти тли дают начало нескольким поколениям. Осенью формирующиеся здесь крылатые полоноски возвращаются на первичное древесное растение. Таким образом цикл замыкается. Виды тлей, которые распространены в теплицах и оранжереях, размножаются партеногенетически с выпадением амфигонного поколения. По ходу эволюции преобразования тли переселяются с папоротников на хвойные деревья, с них – на лиственные, далее – на кустарники, а с кустарников и деревьев – на травянистые растения [6, 35, 162]. Поэтому можно предположить, что мелойдогины и другие партеногенетические виды фитопаразитических нематод могли иметь половое размножение на хвойных, лиственных деревьях и кустарниках, а потом партеногенетические популяции перешли на травянистые растения.

Точная видовая идентификация галловых нематод на основе молекулярной характеристики видов поможет установить филогенетические взаимоотношения между видами мелойдогин на основе молекулярных данных и молекулярных методов диагностики [237, 238, 246].

Возбудители фитогельминтозов с партеногенетическим типом размножения формируют определенные территориальные группировки. Лишь в природных эндемичных очагах возможно наличие полового

процесса, который поддерживает генетическую стабильность, в то время как в пределах других территорий самостоятельное существование таких популяций (без притока фитогельминтов) может продолжаться долго. Очевидно, в этих условиях ареал вида фитогельминта окажется расчлененным на отдельные независимые популяции. К ним будет тяготеть система зависимых популяций, которые чаще всего оказываются в центре внимания исследователей. Такое своеобразное распределение паразитических видов нематод (*Meloidogyne*, *Pratylenchus*, *Paratylenchus* и др.) требует соответствующего методического подхода при их изучении и необходимости обнаружения эндемических очагов фитогельминтозов.

Для видов возбудителей фитогельминтозов (бурсафеленхозис сосны, дитиленхозы, афеленхозисы) дикой растительности, для которых характерны половой процесс, стабильность и отсутствие дифференциации популяций, важное значение имеет МСП, особенно трансмиссивный, контактно-трансмиссивный и семенной.

В силу высоких степеней пассивной (вместе с птицами, травоядными животными) миграции межпопуляционные связи здесь могут оказаться крайне интенсивными, захватывающими не только участки ареалов внутри континентов, но и межконтинентальные территории. Вследствие этого такие МСП формируют виды паразитов, ареалы которых достигают подчас больших размеров (ангвинозы злаков, дитиленхозы бобовых, луковичных).

Классическим примером подобного космополита следует считать возбудителя ангвиноза злаковых трав – пурпурную ангвину *A. agrostis*, а также листовую ангвину *A. graminophila*. При подключении человека к МСП ареалы многих видов фитогельминтов охватывают многие континенты (картофельные глободеры, свекловичная и соевая гетеродеры, овсяная бидера, рисовый афеленхоид, цитрусовая нематода, кактусовая и фикусовая цистообразующие нематоды, стеблевая нематода земляники, люцерны, флоксов и т.д.) [30, 48, 191, 211].

Современный тип того или иного фитогельминтоза и его возбудителя как биологического вида зачастую складывался вследствие длительной сопряженной эволюции паразито-хозяинных, симбиотических, пищевых отношений между популяциями фитогельминта, растения-хозяина (или растений) и животными-носителями, транспортными средствами. В большинстве случаев отбор был направлен на достижение определенного равновесия между популяциями растения-хозяина, фитогельминта и животными-фитофагами [155].

Для поддержания природных очагов трансмиссивных болезней наиболее важное значение имеют так называемые трофические (пищевые) связи. Так, к членистоногим (клещ, комар, блоха и др.) передаются возбудители (вирусы, бактерии, гельминты и др.) при кровососании от зараженного животного-донора, они передают его также при кровососании незараженному животному-реципиенту [17, 31, 65, 82, 137].

В случае фитогельминтозов трансмиссивный МСП проявляется сходным образом. Насекомые (усачи, долгоносики) поедают ткани зараженного растения с нематодами (колорадский жук – клубневой дитилеух), или нематоды попадают на поверхность тела жука-усача (сосновая нематода). Жук, переселяясь на здоровое растение, заражает его нематодами, которые могут попадать в растительную ткань с фекалиями или мигрировать с поверхности насекомых [52, 57].

Травоядные животные, поедая зараженные части или органы растений при перемещении от одной группы растений-хозяев к другой, оставляют фекалии с нематодами, которые мигрируют и заражают здоровые растения (рис. 10.1). Чем уже пищевая специализация животных-переносчиков, тем более высокой будет эффективность трансмиссивного МСП [8, 9, 129, 139]. При сравнении ареала пырейной ангвины с зонами овцеводства в России проявляются совпадения [12, 48, 128]. По-видимому, овцы, поедая пырей ползучий, пораженный пырейной ангвиной, переходят на новые пастбища и равномерно рассеивают фекалии вместе с нематодами. Очаги этого фитогельминта могут сохраняться в природе более 130-ти лет [48]. Этот фитопаразит может вызвать ангвиноз ржи, пшеницы, ячменя [130]. В природных очагах переносчик находится как бы в центре паразитарной системы [111, 124, 135].

Поэтому многие виды фитогельминтов, имеющие эффективные МСП, использовали их при формировании эпифитотических очагов в агробиоценозах. Фитогельминтов вместе с почвой разносят транспорт, сельскохозяйственные машины, а также с органическими удобрениями, посадочным материалом, семенами, тарой человек доставляет возбудителей фитогельминтозов в агробиоценозы, где возникают адвективные эпифитотические очаги фитогельминтозов [35, 36, 126, 174].

Естественные природные эпифитотические очаги фитогельминтозов распределяются на суше в зависимости от климатических зон, в соответствии с местонахождением популяций растений-хозяев и их взаимосвязями между регионами распространения. Имеются воз-

Рис. 10.1. Схема возникновения и поддержания природных очагов фитогельминтозов с трансмиссивным, контактно-трансмиссивным и почвенным контактно-трансмиссивным МСП

будители фитогельминтозов, связанные с умеренной (лесной) зоной (например, дитилехозы, вызываемые *D. dipsaci*), с аридной полосой (мелойдогиноз, вызываемый песчаной галловой нематодой), с тропической и субтропической зонами (дитилехоз риса, скутеллонемоз, радофолез). Поэтому структура природных очагов и МСП возбудителей фитогельминтозов зависит от характеристик естественного биоценоза [42, 75, 80, 114, 231].

Кратко рассмотрим лишь те из них, которые обнаружены фитогельминтологами, и проанализируем с точки зрения эпифитотиологии.

В горах очаги гетеродероза (клеверная нематода) бобовых и мелойдогиноза (северная, песчаная галловые нематоды) диких рас-

тений, начиная с альпийских лугов и заканчивая растительностью в долинах, располагаются в основном по ходу течения ручьев и рек. В данном случае имеет место водный МСП, кроме того, также имеет значение трансмиссивный (овцы поедают клевер ползучий с цистами) и контактно-трансмиссивный (почва с фитогельминтами на копытах) МСП. В этом случае встречаются очаги фитогельминтозов на значительном расстоянии от ручьев [132, 143].

В степях для возбудителей фитогельминтозов (глободероз, мелойдогиноз злаков, пратиленхоз бобовых, лонгидороз), кроме контактно-трансмиссивного МСП, в отдельные годы действует пылевой механизм [133].

10.4. Классификация фитогельминтозов в зависимости от природной очаговости

Учение Е.Н. Павловского [82] о природной очаговости паразитарных заболеваний справедливо не только в отношении болезней человека и животных. Оно также в полной мере применимо и к болезням растений, вызываемым фитопогенами, в том числе фитогельминтами [41, 49, 75, 140].

Существование природных очагов дитиленхозов, возникших в процессе эволюционного формирования биоценозов, известно во многих регионах страны. Сохранению их в течение длительного времени способствуют благоприятные экологические условия, определенный географический ландшафт и исторически сложившиеся биоценотические связи с теми или иными видами растений [47, 48, 72, 80].

По наблюдениям Е.С. Кирьяновой и Т.С. Ивановой, природные очаги заражения *Paranguina picridis* (рассматриваемом как полезный вид, уничтожающий злостный сорняк горчак розовый), выявленные в Таджикистане еще в 1924–1944 гг., продолжают существовать и в настоящее время [42, 48, 130].

На берегу реки Моча (Московская область) на растениях тысячелистника обыкновенного *Achillea millefolium* были обнаружены фитопаразитические нематоды *Mesoanguina millefolii* (рис. 10.2). На этом лугу паслись овцы. Недалеко от очага мезоангвиноза располагались два поля. Одно было за забором, второе – без ограды. Эти поля были заброшены и заросли тысячелистником. На изолированном поле очагов тысячелистниковой нематоды не обнаружили. На

Источник: [177].

Рис. 10.2. Ангвиноз
(*Mesoanguina millefolii*)
тысячелистника обыкновенного

поле, где паслись овцы, во многих местах были выявлены растения, пораженные ангвинами. Вероятно, овцы с пометом занесли нематод, которые сформировали новый очаг мезоангвиноза. Тысячелистниковая нематода, кроме водного МСП, может использовать и трансмиссионный МСП.

Ручейная цистообразующая нематода *H. ripae*, которая поражает корни крапивы двудомной *Urtica dioica*, использует водный МСП и широко распространена на растениях крапивы, растущей на берегах рек, озер, ручьев в Европе и Азии [130]. Вопрос, какие животные поедают корни крапивы и переносят цисты ручейной нематоды, остается не решенным.

Длительное существование природных очагов стеблевых нематод в Украине наблюдалось на территории заповедных парков, целинных и невозделываемых землях Сумской, Харьковской, Львовской, Донецкой областей, горных районах Закарпатской области и в Крыму [41, 71, 108]. Дитиленхи, заражающие в дикой природе клевер луговой, могут переходить на клевер посевной, дитиленхи лапчатки – на землянику. Выявлена также роль сорняка ясколки в сохранении популяции стеблевой нематоды и передаче ее клеверу луговому [77, 78]. Листовые и почковые нематоды с травянистых растений мигрировали и вызывали афеленхоидоз земляники, хризантемная нематода вызывала поражение смородины [32, 67].

Прямая и косвенная деятельность человека в отношении природно-очаговых болезней ведет в одних случаях к их затуханию (пшеничная ангина, ложностеблевая нематода), в других – к передвижению в агроценозы (мелойдогины в теплицах и оранжереях, стеблевые нематоды на землянику и рис, земляничная нематода) [104, 168]. Это приводит к увеличению числа элементарных очагов вторичного происхождения и к расширению занимаемой ими территории [48, 52, 130]. Среди большого числа вредоносных нематод в местах произрастания диких и сорных растений известно немало видов, способных переходить на сельскохозяйственные культуры. Особого внимания заслуживают представители родов *Ditylenchus*, *Aphelenchoides*, *Heterodera*, *Meloidogyne* [27, 30, 54, 100, 121].

По Е.Н. Павловскому [82], природный очаг болезни – это биотоп или участок на территории определенного географического ландшафта, заселенный комплексом животных, образующих биоценоз. Видовые и межвидовые отношения среди сочленов биоценоза обеспечивают, при наличии благоприятных микро- и макроклимата, циркуляцию возбудителя болезни среди сочленов биоценоза природного очага болезни. Элементарным природным очагом могут являться такие территории ландшафта, в пределах которых происходит непрерывная циркуляция возбудителя фитогельминтоза (например, гетеродероз белого клевера в деревне). В результате этого в очаге фитогельминтоза существует непрерывно протекающий эпифитотический процесс, или круговой эпифитотический процесс во времени и пространстве, обеспечивающий неопределенно долгое существование возбудителя фитогельминтоза среди определенной группы растений-хозяев в биоценозе или агробиоценозе [150].

В результате кругового эпифитотического процесса возбудители фитогельминтозов в процессе эволюции выработали специальные приспособительные механизмы, которые обеспечивают им существование в популяциях растений-хозяев (в среде их естественного местообитания), а также характерную для фитогельминта первичную локализацию и соответствующий МСП. При сохранении условий биоценоза эпифитотический очаг фитогельминтоза будет сохранять непрерывность своего существования [143].

В Починковском района Смоленской области, неподалеку от одного из населенных пунктов, был обнаружен очаг клубневой нематоды картофеля в луговом биоценозе. Среди 12-ти видов растений дан-

ного биоценоза 4 оказались заражены (короставник *Knautia arvensis*, скерда кровельная *Crepis tectorum*, вика *Vicia angustifolia*, марьяник *Melampyrum pratense*). Среднее количество нематод *D. destructor* в пробах составляло от 12-ти до 543-х особей в 25 г растительного материала. Интересно то, что данный участок, площадью около 0,21 га, пересекали тропы диких кабанов, направленные от свалки растительных остатков картофеля к участку леса. В образцах растений (мята *Mentha* sp., подорожник большой *Plantago maior*, одуванчик *Taraxacum officinale*, крапива *Urtica dioica*), отобранных на свалке растительных остатков картофеля, также были обнаружены особи *D. destructor* разных стадий развития [15].

В линейных эпифитотических процессах возбудитель заражает и вызывает фитогельминтоз у растений, воздействие которых на паразитический вид нематод в филогенетическом отношении случайно. Вследствие этого в эволюции данного вида фитогельминта данные виды растений непосредственного участия не принимали. Однако поражение их фитогельминтозом может иметь эпифитотический характер. Линейный эпифитотический процесс в одних случаях может закончиться биологическим «тупиком» возбудителя, или превратиться в круговой при филогенетической адаптации фитогельминтов к новым растениям-хозяевам, которые закономерно включаются в эпифитотическую цепь (рис. 10.3).

Значение различных популяций растений в биоценозах и агро-биоценозах в эпифитотическом процессе можно понять при рассмотрении обобщенной схемы, которая показывает, что лишь отдельные цепи, берущие начало от источников инвазии, сохраняют непрерывность своего существования.

Большинство же цепей заканчивается «тупиком» возбудителя фитогельминтоза. Если же в силу тех или иных причин (новый механизм сохранения и передачи, появление стадии переживания и т.д.) включение второстепенных растений-хозяев в круговую эпифитотическую цепь принимает закономерный характер, их влияние на популяцию фитогельминтов и, в свою очередь, влияние фитогельминтов на популяцию растения, становится филогенетически значимым, то возникает новый круговой эпифитотический процесс, который может быть зависимым (гетеродероз сахарной свеклы в селекционной теплице) или независимым (мелойдогиноз декоративных растений) от первого эпифитотического процесса. Вследствие этого конкретные природные очаги фитогельминтозов, как правило, имеют характер-

1. Типичные природоочаговые фитогельминтозы. С эпифитотиологической точки зрения природным очагом фитогельминтоза следует считать те биотопы и ландшафтные зоны, где экологические и, особенно, биоценологические связи обуславливают механизм сохранения и передачи возбудителя от его источника инвазии к восприимчивым растениям без участия сельскохозяйственных растений. Эпифитотический процесс здесь развивается в естественной среде, без вмешательства человека, и обеспечивает непрерывную циркуляцию возбудителя фитогельминтоза. Круговой эпифитотический процесс во времени и пространстве: источник инвазии (инвазированные дикорастущие растения) – механизм сохранения и передачи (водный, трансмиссивный, эмиграционный) – дикорастущие растения (рис. 10.4). Переход на культурные растения наблюдается редко.

Источник: [48, 130].

Рис. 10.4. Ангиноз (*A. tumefaciens*) свиной *Cyodon transvaalensis* (1); Ангиноз (*A. centaureae*) василька растопыренного *Centaurea squarrosa* (2); Ангиноз (*A. toxae*) полыни азиатской *Artemisia asiatica* (3); Ангиноз (*A. kopetdaghica*) кузинии чертополоховой *Cousinia onopordioides* (4)

Ангвинозы осоки, тысячелистника, горца альпийского, горчака розового, пырея ползучего, субангвиноз мятлика, гетеродероз крапивы, бурсафеленхоидоз сосны.

Природные очаги фитогельминтозов – это существование источников инвазии, не связанных с сельскохозяйственными культурами. Появление эпифитотических очагов в агробиоценозе происходит при введении в культуру видов растений, поражаемых фитогельминтозом (афеленхоидоз мяты, папоротников) (рис. 10.5).

Источник: [129].

Рис. 10.5. Афеленхоидоз (*Aphelenchoides olesistus*) папоротников

2. Фитогельминтозы культурных и сорных растений, инвазирование которых происходит только за счет природных очагов. Линейный эпифитотический процесс в пространстве. Механизм сохранения и передачи – трансмиссивный, ветровой, водный. Парангвиноз пырея, горчака, гетеродероз клевера, глободероз тысячелистника, дитиленхоз проростков сельскохозяйственных культур, дитиленхоз земляники, клевера, гетеродероз хмеля и крапивы, дитиленхоз риса.

3. Фитогельминтозы культурных растений, возникающие на месте природных очагов после их освоения – распахки или мелиорации. Круговой эпифитотический процесс во времени. МСП – эмиграционный, миграционный, почвенный. Гетеродероз зерновых, сахарной свеклы, сои, люцерны, хмеля, мелойдогиноз зерновых, тиленхулоз цитрусовых, афеленхоидоз, дитиленхоз земляники, пратиленхозы сельскохозяйственных культур.

4. Фитогельминтозы сорных и дикорастущих растений, связанные с природными очагами. Круговой эпифитотический процесс. МСП – семенной, водный, ветровой, трансмиссивный. В агроценоз, помимо культивируемых видов, входят представители дикой фауны и сорняки. Видовое разнообразие сорных растений и их количественные соотношения находятся в прямой зависимости от условий окружающей среды и взаимоотношений между собой и культурными растениями. Основными сорняками на полях Европейской части России являются многолетние (бодяк полевой, осот полевой, мать-и-мачеха, ромашка непахучая, пырей ползучий, вьюнок полевой, одуванчик) и однолетние (куриное просо, щирицы, звездчатка средняя, гречишка вьюнковая, подмаринник, щетинники, незабудка полевая и др.) растения [12, 36]. На большинстве сорняков могут размножаться стеблевые нематоды, земляничный афеленхоид, ангвины, пратиленхи, паратиленхи, геликотиленхи, галловые и цистообразующие нематоды.

- а) Без перехода на культурные растения – дитиленхозы одуванчика лекарственного, флокса, нарцисса, афеленхоидоз хризантемы.
- б) С переходом на культурные растения – дитиленхозы резака, осота, лука, дитиленхозы проростков томата, огурца, гороха.

5. Фитогельминтозы растений лугов и пастбищ. Круговой эпифитотический процесс в пространстве. Основные МСП – трансмиссивный, водный. Ангвиноз злаков, парангвиноз пырея, дитиленхоз клевера, гетеродероз, паратиленхоз бобовых, пунктодероз, субангвиноз злаковых. Сельскохозяйственные культуры не имеют прямого отношения к поддержанию эпифитотического процесса, а инвазируются возбудителями фитогельминтозов, попадая в зону природного очага. Возможен дитиленхоз клевера лугового при завозе навоза на поля.

6. Фитогельминтозы, частично сохранившие связи с природными очагами. Линейный эпифитотический процесс. МСП – водный, почвенный, эмиграционный. Мелойдогинозы овощных и других культур при водном механизме сохранения и передачи мелойдогин с деревьев (шелковица) и кустарников на полях и берегах арыков. Сезонность фитогельминтоза (ФГЗ) – это наиболее выраженное их проявление в определенное время года, связанное с влиянием разнообразных экологических факторов во времени и пространстве. Она проявляется ростом развития болезней, увеличением количества очагов ФГЗ.

7. Фитогельминтозы, характерные для отдельных пар культур в севообороте. Линейный или круговой эпифитотический процесс во времени. МСП – почвенный, контактно-миграционный. В эту группу входят фитогельминтозы, возбудителями которых являются мелойдогины (после выращивания клевера поражается мелойдогинозом лен, люцерны – хлопчатник, томата – картофель, гетеродероз овса после озимой ржи, дитиленхоз томата, табака после культур, сильно засоренных сорняками, пораженных дитиленхами). Выносливый предшественник обычно сильно заражается фитогельминтами, а последующая культура восприимчива и невынослива, фитогельминтоз проявляется в виде эпифитотии.

8. Фитогельминтозы, эпифитотические очаги которых не связаны с природными очагами, их возникновение связано с деятельностью человека. Линейный и круговой эпифитотический процесс во времени и пространстве. Механизмы передачи – семенной, псевдосеменной, контактно-почвенный. Гетеродероз сои в США, гетеродероз зерновых в Австралии, дитиленхоз лука, чеснока, глободероз картофеля в Европе, мелойдогиноз овощных в защищенном грунте, афеленхоидоз риса. Успех в борьбе с этими фитогельминтами обеспечивает контроль за семенами и посадочным материалом. Механическая очистка семян пшеницы от галлов привела к ликвидации очагов ангвиноза пшеницы.

9. Фитогельминтозы культурных растений, возбудители которых являются переносчиками патогенных вирусов, бактерий и грибов. Эпифитотический очаг комплексной болезни – это часть территории в биоценозе или агробиоценозе, в пределах которой осуществляется поддержание популяций переносчиков фитогельминтозов и возбудителей болезней на популяциях растений-хозяев благодаря круговому и линейному эпифитотическому процессу. Для них характерны МСП, описанные для возбудителей фитогельминтозов из групп 1, 2, 3, 5. Афеленхоидоз – коринибактериоз, дитиленхоз – пероноспороз, ангвиноз пшеницы – желтый бактериоз. Представители семейства Longidoridae переносят NEPO-вирусы, у которых вирусные частицы в форме многогранника. Из 350-ти видов этого семейства 17 способны переносить в своем теле эти вирусы. Представители семейства Triphodoridae переносят TOBRA-вирусы цилиндрической формы. Из 70-ти видов триходорид 13 являются векторами вирусов.

10.5. Компоненты эпифитотических очагов

Эпифитотии – главные формы патогенной и паразитарной организации в пространстве и времени. С точки зрения человека, ЭП представляет собой цепной процесс инвазирования растений в пространстве и времени, в виде замкнутых или незамкнутых очагов фитогельминтозов, их общности. Эпифитотические очаги ФГЗ имеют историю в прошлом, существуют одновременно в настоящем и обращены в будущее, и обладают совокупностью признаков, которые позволяют их классифицировать по определенным критериям [143].

В эпифитотиологии объектом исследования служит, прежде всего, эпифитотический процесс (ЭП). Соотношение между строением и функционированием системы ЭП осуществляется по принципу структурно-функциональной организации. Следовательно, ЭП мы рассматриваем как систему. Чтобы описывать систему, необходимо разложить ее на подсистемы, компоненты и элементы, из которых она состоит, и выявить связи между ними, объединяющие отдельные ее части в систему [79, 107]. Каждый элемент – своего рода система. Элемент системы участвует в ее образовании при взаимодействии с соседними подсистемами и элементами, одновременно он сам состоит из взаимодействующих компонентов и поэтому выступает в роли подсистемы нижележащего уровня. ЭП при фитогельминтозах – это раскрытие начал, лежащих в особенностях генетической, биоценотической, биологической природы популяций фитогельминтов и растений-хозяев, составляющих определенный тип инвазии, механизм сохранения и передачи возбудителя фитогельминтоза. Эпифитотический процесс при ФГЗ проходит от первоначального источника возбудителя инвазии (растение-хозяин + фитогельминты) через механизм сохранения и передачи возбудителя в восприимчивое растение. При размножении возбудителя инвазии в восприимчивое растение появляется новый источник инвазии (рис. 10.6).

ЭП при фитогельминтозах (ФГЗ) один, он одинаков (ИИ, МСП, ВР), но сценарии его течения разные. Каждый ФГЗ имеет самотыпный характер, и развивается ЭП по собственному сценарию. Например, ЭП при мелойдогинозе овощных культур в защищенном грунте может развиваться по разным сценариям, в зависимости от факторов передачи и совокупности экологических, биологических, генетических форм существующих популяций и видов мелойдогин и растений-хозяев (наличие нескольких видов и рас мелой-

РХ – растение-хозяин;

ФГ¹ – фитогельминты в растении-хозяине;

ВР – восприимчивое растение;

ИИ² – появление нового источника инвазии;

ФГ² – потомки ФГ¹.

Рис. 10.6. Схема эпифитотического процесса при фитогельминтозах, ИИ¹ – первоначальный источник возбудителя инвазии

догин, выращивание мелойдогиноустойчивых сортов и гибридов томата, перца и других овощных культур и цветочно-декоративных растений, выращивание растений по разным технологиям). Сценарии ЭП при фитогельминтозах могут зависеть от элементов и компонентов, характеризующих подсистему «растение-хозяин» (табл. 10.1, графа А) [1, 11, 12, 28, 43, 51, 60, 66, 92, 94, 179], ЭП при разных ФГЗ определяет их историческую судьбу и биологический успех фитогельминта, процветание вида фитогельминта, который сформировал механизм сохранения и передачи (МСП). Компоненты и элементы, характеризующие подсистему «фитогельминт», которая входит в систему «источник возбудителя инвазии», представлены в графе Б табл. 10.1 [17, 30, 35, 47, 53, 67, 99, 143].

Возбудители ФГЗ (бурсафеленхоз сосны, ангвинозы злаковых трав, мелойдогиноз овощных культур), имеющие эффективный, трансмиссивный МСП, широко распространены, и болезнь часто принимает форму эпифитотии. Говоря о возбудителе ФГЗ, мы относим к нему все виды, подвиды, формы, патотипы, расы, изоляты, которые вызывают массовую болезнь сельскохозяйственной культуры, вида растения. Некоторые генетические, фитопатологические, эпифитотиологические различия видов, патотипов, рас объясняются их особенностями исторического развития в условиях разных видов растений и биоценозов [154, 155].

Эволюция фитогельминта связана не только с видом растения-хозяина, среди популяций которого поддерживается его существо-

Таблица 10.1

**Компоненты источников возбудителей фитогельминтозов
(источники инвазии)**

А. Растения-хозяева	Б. Возбудители фитогельминтозов
1. Хозяева фитогельминтов – водоросли, грибы, лишайники, плауны, хвощи, папоротники, голосеменные и покрытосеменные растения	1. Характеристика типа стилета или копыя ФГ
	2. Характеристика пищеводных желез ФГ
	3. Полное или не полное превращение ФГ
2. Характеристика растений-хозяев – однолетние, двухлетние, многолетние, травянистые, кустарники, деревья	4. Биотический потенциал ФГ
	5. Характеристика расы, патотипа, вида ФГ: 1) патогенность; 2) вирулентность; 3) облигатность; 4) седентарность
3. Места локализации фитогельминтов – основные органы: 1) корневая система – главный, боковые корни, корневые волоски, корнеплоды, корневые клубни, воздушные корни, корни-подпорки; 2) стебель и зародышевые стебли (почки), придатки – листья, цветки, плоды, семена; видоизменения – ус, корневище, мясистое корневище, клубень, верхушечная почка, клубнелуковица, луковица; 3) органы вегетативного размножения; 4) органы генеративного размножения	6. Стадии сохранения, выживания – яйца, яйцевые мешки, личинки II или IV стадии, цисты, галлы
	7. Жизненный цикл ФГ и его соответствие жизненному циклу РХ
	8. Способность к проникновению в РХ, его заражению
4. Места питания фитогельминтов – ткани: 1) покровные – эпидермис, пробка, кора, корка; 2) проводящие – ксилема (древесина), флоэма (луб); 3) основные – паренхима ассимиляционная, запасаящая, водоносная, воздухоносная	9. Способность к паразитированию в определенных органах и тканях

вание, но и с механизмом сохранения и передачи, характер которого связан с локализацией паразита [143].

Механизм сохранения и передачи неразрывно связан с явлением паразитизма фитогельминтов. Поскольку он является обязательным фактором не только сохранения вида в природе, но и самого его эволюционного становления. Любой механизм сохранения и передачи (кроме вертикального) возбудителя фитогельминтоза и его потомства

от источника инвазии, зараженного растения, к восприимчивому растению включает три блока. Первый блок – механизм отделения фитогельминта от растения; второй – этап разъединения и механизм сохранения во времени и перемещения в пространстве; третий – механизм воссоединения дочерних особей фитогельминта с новым растением (см. рис. 10.6). Механизм сохранения и передачи является связывающим звеном между паразитарной подсистемой и средой ее обитания. Переносчики, транспортные средства во многих случаях представлены определенными видами животных, к которым как растение-хозяин, так и фитогельминт адаптированы в филогенезе [14, 22, 68, 77, 83, 144].

Механизм сохранения и передачи – эволюционно сложившаяся биологическая приспособленность каждого возбудителя фитогельминтоза к определенным путям перемещения от источников возбудителя инвазии к незараженным восприимчивым растениям. Это обуславливает новые очаги фитогельминтоза и непрерывность эпифитотического процесса, который использует все три основных потока живой материи – вещество, энергию, информацию (табл. 10.2).

Механизм сохранения и передачи формировался или формируется в течении многих поколений фитогельминта и растения-хозяина, он вобрал в себя некоторые связи (трофические, форические, топические), которые характерны для природного биоценоза. МСП нельзя отождествлять с путями распространения фитогельминта, хотя большинство из них являются факторами передачи. Скорее всего, факторы передачи определяют самый вероятный вариант практического выбора МСП в тех и иных условиях. Это вовсе не означает, что МСП не могут иметь отклонения, а факторы передачи могут быть многочисленны или малочисленны и разносторонни. Фитогельминты (многие виды корневых эктопаразитических нематод, микогельминты) имеют преимущественно эмиграционный МСП. Для возбудителей ФГЗ он часто является «игрушкой» внешних сил, то есть перемещение в пространстве и сохранение во времени зависят от случая и затруднены [15, 37, 74, 78, 102, 121].

Становление ЭП при ФГЗ сельскохозяйственных культур иногда связывают с возрастом цивилизаций, когда растения ввели в культуру, то есть считается, что становление хозяинно-паразитных отношений происходило на родине сельскохозяйственной культуры. Но это не совсем корректно. Период от введения растений в культуру до настоящего времени способствовал формированию ЭП, но он (период) ни-

Таблица 10.2

**Компоненты механизма сохранения и передачи возбудителей
фитогельминтозов**

№	Компоненты МСП	Описание
1.	Способность ФГ к эмиграции, миграции	
2.	Способность ФГ сохраняться в семенах, в вегетативных органах размножения	
3.	Способность ФГ сохраняться в окружающей среде продолжительное время	В почве, воде, растительных остатках, навозе, компосте
4.	Абиотические факторы передачи инвазии	Почва + ФГ; вода + ФГ; ветер + почва + ФГ; ветер + растительные остатки + ФГ
5.	Биотические факторы передачи инвазии	1) семена + ФГ; семена + почва + ФГ; семена + галлы с ФГ; 2) посадочный материал + ФГ; посадочный материал + почва + ФГ; 3) специфические переносчики ФГ – насекомые; 4) неспецифические переносчики ФГ – птицы (семена + ФГ), (плоды + ФГ), (галлы + ФГ), животные при поедании растений с ФГ и перенос с фекалиями, экскрементами, пометом на новые места; 5) животные, птицы как транспортное средство (на ногах почва + ФГ, растительные остатки + ФГ); 6) интродукция видов животных и растений; 7) перевозка животных, птиц с растительным кормом
6.	Антропогенные факторы передачи инвазии	1) человек как транспортное средство – обувь + почва + ФГ; обувь + растительные остатки + ФГ; халат + почва + ФГ; 2) загрязненный почвой с ФГ инвентарь, сельскохозяйственная техника, тракторы, автомобили; 3) перевозка самолетами, поездами, водными судами, автомобилями инвазированных семян, посадочного материала, растительной продукции, древесины, почвы; 4) перевозка загрязненного почвой с ФГ семян, посадочного материала, растительной продукции, древесины, органического удобрения с ФГ (навоз, торф, сапропель, компост, чернозем); 5) зараженная ФГ почва, грунт, субстрат в рассадниках, питомниках

сколько не изменил его внутренней сущности, явившейся органичным продолжением глубинных закономерностей, заложенных в природных биогеоценозах. Выращивание растений сельскохозяйственной культуры в агроэкосистеме для фитогельминта подобно посеву бактерий на культуральную среду в чашке Петри. В биоценозе ЭП часто незаметен, хотя он идет постоянно. В агроэкосистеме, как и в культуральной среде, он может проявляться более заметно, поскольку резко обедняется видовой состав растений и сопутствующих организмов и создаются благоприятные условия для возбудителя ФГЗ и растений-хозяев [143]. Последним звеном ЭП при ФГЗ является восприимчивое растение (ВР). Компоненты, которые характеризуют восприимчивое растение, и от которых зависит продолжение ЭП, представлены в табл. 10.3.

Таблица 10.3

**Компоненты последнего звена эпифитотического процесса
при фитогельминтозе – восприимчивого растения**

1.	Восприимчивость растения, клона, популяции, сорта, гибрида, подвида, вида
2.	Устойчивость растения, клона, популяции, линии, сорта, гибрида, подвида, вида
3.	Толерантность растения, клона, линии, популяции, сорта, гибрида, подвида, вида
4.	Невыносливость растения, клона, линии, популяции, сорта, гибрида, подвида, вида

Если ЭП при ФГЗ активизируется, то его система эффективна. Если она эффективна, то мы наблюдаем массовую болезнь – ФГЗ. Эпифитотия фитогельминтоза может проявиться, если ЭП пошел активнее, а эпифитотический процесс может идти, если есть механизм сохранения и передачи. Для МСП необходимы факторы передачи. Ясно, что процесс пойдет при наличии возбудителя ФГЗ и восприимчивых растений-хозяев. ЭП находится под влиянием абиотических, биотических и антропогенных факторов. Он находится под влиянием не только природных факторов, но и условий, связанных с хозяйственной деятельностью человека. Их называют вторичными движущими силами. Хотя значение их очень велико, сами они ЭП не вызывают. Именно эти, опосредованно действующие в среде (через популяцию паразита-возбудителя, механизм сохранения и передачи и популяцию растения-хозяина), движущие силы определяют специфику ЭП. Не вызывая его, они придают ему окраску, влияя на его количественное и качественное выражение [153]. Изучая взаимоот-

ношения фитогельминта с окружающей средой, эпифитология опирается на экологию, так как это явление экологического порядка. Исход взаимодействия фитогельминта со средой крайне существенен для дальнейшего развития ЭП. Любые сдвиги во внешних условиях могут сказаться на нем. Поэтому эпифитология тщательно анализирует каждый компонент внешней среды, где находится паразит, выявляя те из них, которые могут способствовать дальнейшей передаче фитогельминта, заражению здорового восприимчивого растения и развитию ЭП или, напротив, могут подавлять его [94, 167, 169].

При изучении ЭП необходимо также учитывать влияние окружающей среды на систему «растение-хозяин – паразит». Формирование ЭП при фитогельминтозах в эволюционном развитии находилось и находится под непосредственным воздействием трех групп факторов: абиотических, биотических и антропогенных, а также их совокупности в зависимости от месторасположения, определяющего климат, растительность, животный мир, почвенный покров и т.д. [79, 101, 114, 134, 148]. ЭП при фитогельминтозах и его движущие силы подвергаются одновременному воздействию самых разнообразных экологических факторов, которые делят на несколько категорий и подкатегорий: абиотические, биотические (собственно биотические и биогенные), антропогенные (агротехногенные и собственно антропогенные) (табл. 10.4).

ЭП при ФГЗ тесно связан с окружающей средой и проявляется в биоценозах и агробиоценозах в виде эпифитотических очагов. Очаг ФГЗ – центральное понятие эпифитологии, оно приложимо к каждому звену ЭП, представленному цепью последовательных заражений в пространстве и времени. Строение и характеристики эпифитотических очагов фитогельминтозов представлены в табл. 10.5. Эти знания дают некоторое представление о том, как формируются и функционируют в пространстве и во времени эпифитотические очаги ФГЗ [153, 156].

Формирование очагов ФГЗ в ареале фитогельминтов, с одной стороны, зависит от размещения растений-хозяев, с другой стороны, ограничено географическими, экологическими, агротехническими преградами. Эти преграды препятствуют свободному расселению фитогельминтов, однако некоторые возбудители фитогельминтозов (ангвинозов, гетеродерозов, мелаидогинозов), обладая эффективными механизмами преодоления этих преград, широко распространены в агроценозах и биогеоценозах [3, 48, 57, 111, 133].

Таблица 10.4

**Компоненты окружающей среды или вторичные движущие силы
эпифитотического процесса при фитогельминтозах**

№	Компоненты	Описание
1.	Абиотические факторы	Температура, влажность почвы, содержание кислорода, гумуса, питательных элементов и т.д.
2.	Биотические, биогенные факторы	Фитогенные, зоогенные, микробогенные
3.	Агротехнические факторы	Севооборот, технология, качество семян и посадочного материала, сорта и гибриды, удобрения, нематитиды и т.д.
4.	Антропогенные факторы	Распашка степей, вырубка лесов, создание водохранилищ, мелиорация и т.д.
5.	Человеческий фактор	Обычаи, материальное благосостояние населения, профессионализм, стереотипы, традиции и т.д.
6.	Социальные факторы	Войны, миграция населения, торговля, транспортные связи, концентрация, специализация производства и др. Эти факторы влияют на эпифитотический процесс при фитогельминтозах опосредованно, через антропогенные факторы

Таблица 10.5

Компоненты и элементы эпифитотических очагов фитогельминтозов

А. В пространстве		
1.	Первичный очаг	Недавно обнаруженный изолированный источник(и) возбудителя фитогельминтоза
2.	Вторичный(е) очаг(и)	Новые ИИ, появившиеся из-за факторов сохранения и передачи возбудителей ФГЗ
3.	Сформировавшийся эпифитотический очаг	Зона (участок(ки), теплица(ы), луга, поле(я), севооборот(ы), хозяйство(а)), на которых расположены отдельные и соприкасающиеся очаги ФГЗ
Б. Во времени		
1	Места произрастания (обитания) зараженных ФГЗ растений	
2	Территория, где сохраняется возбудитель ФГЗ	Участки, теплицы, поля, места хранения семенного, посадочного, продовольственного, кормового, технического растительного материала, участки хранения отходов после переработки растительной продукции, навозохранилища, помойки

Окончание таблицы 10.5

	Б. Во времени	
3	Инвазированный семенной и посадочный материал	Органы вегетативного размножения, органы, запасющие питательные вещества
4	Потенциальные очаги ФГЗ	Места, где могут быть обнаружены источники инвазии или возбудители ФГЗ – зоны выращивания или обитания растений-хозяев

Возбудители ФГЗ, как любые другие виды, возникли и существуют в природе независимо от деятельности человека, воспроизводятся среди дикой растительности и, следовательно, являются членами естественных биоценозов. Природный очаг является обязательной составной частью и элементарной ячейкой ЭП при любой массовой нематодной болезни. Природные эпифитотические очаги ФГЗ существуют десятки тысяч лет. Но реальное эпифитотиологическое значение они приобретают тогда, когда эпифитотия ФГЗ охватывает растения, имеющие значение для экономической деятельности человека (сосновая нематода, злаковая ангвина), либо когда начинают поражаться сельскохозяйственные культуры или растения, имеющие декоративную, лекарственную или кормовую ценность [17, 48, 57, 70, 120]. Наличие механизмов сохранения и передачи от природных очагов ФГЗ к восприимчивым растениям обуславливает появление очагов ФГЗ как в биоценозе, так и агробиоценозе (табл. 10.6).

Появление новых типов эпифитотических очагов ФГЗ поддерживает непрерывность ЭП во времени и пространстве. Следовательно, в нашем представлении эпифитотический процесс при фитогельминтозах – это процесс взаимодействия между популяциями растения-хозяина (растений-хозяев) и возбудителем ФГЗ, который протекает в пространстве и времени, осуществляется путем непрерывного перемещения (передвижения в пространстве и переживания – сохранения во времени) фитогельминтов с помощью механизма сохранения и передачи от инвазированных растений к восприимчивому неинвазированному (здоровому растению (растениям)), обеспечивающее сохранение (выживание) популяции фитогельминта в биогценозе [133, 150, 155]. ЭП при ФГЗ в популяции растения-хозяина (сельскохозяйственной культуре) проявляется в виде эпифитотического

Таблица 10.6

Структура и характеристика эпифитотических очагов фитогельминтозов

№	Эпифитотический очаг	Характеристика
1	Природный (естественный) эпифитотический очаг ФГЗ	Территория, в пределах которой возможна непрерывная циркуляция (воспроизведение) возбудителя ФГЗ среди сочленов фитоценоза
2	Природный эндемический эпифитотический очаг	Очаг ФГЗ, встречающийся только в определенном географическом районе. Для возбудителей этих ФГЗ характерен половой процесс и специфический трансмиссивный механизм передачи
3	Антропоургический природный эпифитотический очаг	Формируется в результате деятельности человека (после освоения лесных, перепашки залежных, целинных, торфянистых земель и выращивания на них сельскохозяйственных культур, лесных, декоративных растений). Резервуаром возбудителей инвазии является почва, в которой сохранились фитогельминты, способные размножаться на выращиваемых растениях
4	Адвентивный (приход, пришествие) эпифитотический очаг	Характерен для возбудителей ФГЗ (карантинных), которые с помощью человека попали в новые районы выращивания их природных растений-хозяев (картофель – золотистая картофельная нематода, соя – соевая цистообразующая нематода, овощные культуры в защищенном грунте – южная галловая нематода)

очага (очагов), характеризующегося возникновением, распространением и угасанием эпифитотии в агробиоценозе или биогеоценозе. Особенность ЭП при каждом отдельно взятом ФГЗ проявляется в оригинальном сценарии, который определяется локализацией и характерным механизмом сохранения и передачи возбудителя ФГЗ в пространстве и времени. В ЭП при ФГЗ выражается сочетание в пространственно-временном континууме дискретности: существование микропопуляции ФГ в одном инвазированном растении-хозяине, и непрерывности – в популяции растений-хозяев в эпифитотическом очаге ФГЗ. В ЭП при ФГЗ осуществляется взаимодействие (борьба и приспособление, антогонизм и сосуществование) популяций фитогельминта и растения-хозяина, то есть это явление биологическое и экологическое. Оно определяется законами борьбы за сохранение вида в условиях паразитарной системы [143].

11. ПЛАСТИЧНОСТЬ ЭПИФИТОТИЧЕСКОГО ПРОЦЕССА ПРИ ФИТОГЕЛЬМИНТОЗАХ И ФАКТОРЫ, ЕГО ОБУСЛОВЛИВАЮЩИЕ

*Биологические системы в процессе эволюции
становятся все более интегрированными.*

Правило усиления интеграции биологических систем
И.И. Шмальгаузен

11.1. Своеобразие эпифитотического процесса при фитогельминтозах

Исходным положением теории эпифитотического процесса (ЭП) при фитогельминтозах является признание инвазии как одной из форм паразитизма, а поэтому для сохранения вида фитогельминта необходима обязательная и постоянная смена возбудителем индивидуальных растений-хозяев, внешне воспринимаемой как заражение. Этот процесс, то есть непрерывная цепь последовательных заражений, происходит при участии инвазированного растения (источник возбудителя инвазии), механизма сохранения и передачи возбудителя фитогельминтоза и восприимчивого(ых) растения(й), что составляет биологическую основу ЭП. Три названных фактора являются непосредственными участниками и обязательны для осуществления ЭП. Поскольку ЭП немыслим без его постоянного движения во времени, то есть развития, те же три фактора в их взаимообусловленности и взаимодействии являются движущими силами ЭП. Они – часть биогеоценоза и подвержены его влиянию. Наряду с этим, развитие ЭП осуществляется, вернее, отмечается чаще всего в агроценозе, при выращивании сельскохозяйственных растений и, естественно, подвержено влиянию не только природных, но и антропогенных факторов. Природные (абиотические и биотические) и антропогенные факторы влияют на ЭП через непосредственные движущие силы, то есть их влияние опосредованное. Поэтому их называют вторичными, и они определяют качественную и количественную характеристику эпифитотий [3, 4, 65, 136, 138, 143].

Своеобразие ЭП при фитогельминтозах состоит в том, что паразитарная подсистема «популяция фитогельминта = популяция растения-хозяина» входит как в систему движущих сил процесса, так и

биогеоценологическую систему интеграции. Отсюда и возможность двух различных «углов зрения» на ЭП (рис. 11.1). С одной стороны, основные движущие силы (источник инвазии, механизм сохранения и передачи, восприимчивое растение) ЭП могут быть обусловлены вторичными движущими силами, то есть детерминированы экологическими и социальными факторами. С другой стороны, ЭП можно рассматривать как связанные между собой и возникающие один из другого эпифитотические очаги фитогельминтоза [146]. Они находятся в определенных биогеоценозах, агробиоценозах, ландшафтах или экосистемах под воздействием климата и человеческого фактора.

Рис. 11.1. Схема влияния социальных и экологических факторов на эпифитотический процесс при фитогельминтозе и на эпифитотические очаги фитогельминтоза в ландшафте

11.2. Основные движущие силы эпифитотического процесса

Для возникновения ЭП при фитогельминтозах необходимы три звена: источник возбудителя инвазии, механизм сохранения и передачи возбудителя инвазии и восприимчивое(ые) растение(я). Они являются движущими силами ЭП. Рассмотрим каждый из них в отдельности.

Источник возбудителя инвазии – инвазированное (зараженное) растение. Присутствие источника инвазии обязательно, так как без него

не может быть ЭП во времени и пространстве. Он играет активную движущую роль в процессе [142]. Наличие источника инвазии само по себе обуславливает ЭП, то есть распространение возбудителя инвазий среди окружающих растений. В этом процессе обязательно должна участвовать среда, в которой возбудитель инвазии должен пройти путь от инвазированного растения к другому восприимчивому. Следовательно, необходима вторая движущая сила эпифитотического процесса [153].

Механизм сохранения и передачи возбудителя фитогельминтоза – совокупность условий, обеспечивающих выведение возбудителя инвазии из зараженного растения, пребывание и перемещение его во внешней среде и внедрение в новое восприимчивое растение. Это является второй движущей силой не только для продолжения ЭП, но и для сохранения возбудителя инвазий как биологического вида, так как это возможно только при условии перемещения из инвазированного в другой организм. Без механизма сохранения и передачи возбудителя инвазии не может возникнуть и существовать ЭП, причем он играет активную движущую роль. Однако наличие механизма сохранения и передачи, так же, как и наличие источника инвазии, обуславливает только возможность, а не обязательность ЭП. Необходима третья обязательная движущая сила – популяция восприимчивого растения [152].

Восприимчивое растение – без него также невозможен ЭП. Эпифитотиология имеет дело с массовыми поражениями растений, поэтому под восприимчивым растением мы подразумеваем популяцию. Внедрение нематодоустойчивых сортов клевера лугового, картофеля приводит к исчезновению очагов дитиленхоза и глободероза на отдельных полях [150].

ЭП при фитогельминтозах, проявляющийся в чередовании трех звеньев (источники инвазии, механизм сохранения и передачи, восприимчивые растения), по своей природе должен быть отнесен к биологическому и экологическому явлению, поэтому он постоянно испытывает на себе влияние факторов окружающей среды. Если такое совпадение благоприятных условий сохранится относительно долгое время, эпифитотия может принять угрожающий характер [3, 154]. ЭП, протекающий в определенном агроценозе, зависит от характера взаимоотношений паразита и хозяина, а также природных и антропогенных факторов.

Со стороны возбудителя важную роль играют его характер, степень агрессивности, круг поражаемых хозяев, доза инокулюма, массовость за-

ражения, запас инвазии в пахотном горизонте, пути перехода к новому хозяину. Со стороны растения-хозяина – степень его восприимчивости, чувствительности или устойчивости, толерантности к возбудителю. Все эти факторы находятся под постоянным влиянием внешней среды [146, 152]. К оценке значения перечисленных факторов развития ЭП при фитогельминтозах необходимо подходить дифференцированно, в зависимости от аспекта эпифитотиологического анализа.

ЭП при фитогельминтозах, как экологическому явлению с системной организацией, должны быть присущи черты биосистем – открытых, саморегулирующих, самовоспроизводящихся. Эта система высокого качества, так как она жизнестойка и эволюционирует, обеспечивая самосохранение за счет приспособленности к изменяющимся условиям окружающей среды [8, 36, 79, 83, 105, 143].

11.3. Вторичные движущие силы эпифитотического процесса при фитогельминтозах

ЭП находится под влиянием абиотических, биотических и антропогенных, социальных факторов, то есть не только природных факторов, но и связанных с хозяйственной деятельностью человека. В эпидемиологии их называют вторичными движущими силами [136]. Хотя значение их очень велико, сами они ЭП не вызывают. Именно эти, опосредованно действующие (через популяцию паразита-возбудителя, механизм сохранения и передачи и популяцию растения-хозяина) движущие силы, определяют специфику ЭП. Не вызывая его, они придают ему окраску, влияя на его количественное и качественное выражение [153]. Изучая взаимоотношения фитогельминта с окружающей средой, эпифитотиология опирается на экологию, так как это явление экологического порядка. Исход взаимодействия фитогельминта со средой крайне существенен для дальнейшего развития ЭП. Любые сдвиги во внешних условиях могут сказаться на нем. Поэтому эпифитотиология тщательно анализирует каждый компонент внешней среды, где находится паразит, выявляя те из них, которые могут способствовать дальнейшей передаче фитогельминта, заражению здорового восприимчивого растения и развитию ЭП или, напротив, могут подавлять его [3, 155].

При изучении ЭП необходимо также учитывать влияние окружающей среды на систему «растение-хозяин=паразит». Формирова-

ние ЭП при фитогельминтозах в эволюционном развитии находилось под непосредственным воздействием трех групп факторов: абиотических, биотических и антропогенных (рис. 11.2), а также их совокупности в зависимости от месторасположения, определяющего климат, растительность, животный мир, почвенный покров и т.д. [107, 154].

- 1 – фрагмент схемы косвенного влияния экологических факторов;
- 2, 3 – экологические факторы;
- 4 – прямое и независимое влияние факторов на эпифитотический процесс при фитогельминтозе (П);
- 5 – прямое и зависимое влияние;
- 6 – воздействие на экологический фактор других факторов;
- 7 – косвенное влияние, воздействие которого преломляется через конкретный фактор;
- 8 – воздействие конкретного фактора на другие экологические факторы.

Рис. 11.2. Схема различного влияния абиотических, биотических и антропогенных факторов на эпифитотический процесс при фитогельминтозах

Абиотические факторы могут существенно влиять как на развитие эпифитотического процесса, так и на проявление фитогельминтозов. Общеизвестно, что повышение температуры и оптимальная влажность почвы усиливают развитие мелойдогиноза большинства сельскохозяйственных культур. С другой стороны, развитию эпифитотий мелойдогиноза иногда способствуют такие температуры,

которые выше или ниже оптимального значения, потому что они снижают уровень (горизонтальной) резистентности растения, а при определенных уровнях могут даже снизить или исключить действие (вертикальной) резистентности, обусловливаемой одним геном. Растения, произрастающие при таких температурах, находятся в состоянии «стресса», и у них возникает предрасположенность к заболеванию [75, 78, 168].

Однако наиболее часто влияние температуры на развитие эпифитотий заключается в ее влиянии на патогенный агент на различных этапах ЭП, то есть, при миграции в почве или откладывании яиц, инвазии растения-хозяина, при росте или размножении патогенного агента, при инвазировании растения-хозяина, галлообразовании и цистообразовании. Когда температуры находятся в благоприятных для каждой такой стадии пределах, фитогельминт может завершить свой цикл развития в течение более короткого периода времени, что приводит к многократному повторению жизненного цикла фитогельминта в течение одного вегетационного периода. Вследствие того, что с каждым циклом развития количество нематод возрастает, с увеличением количества циклов развития все больше растений становятся инвазированными. Таким образом развивается и усиливается ЭП с повышением температуры при афеленхоидозе риса, мелойдогинозе овощных культур в защищенном грунте [67, 74, 88]. При почвенном механизме сохранения и передачи, возбудители фитогельминтозов в процессе перехода от источника инвазии к восприимчивым растениям часто обречены на относительно длительное время (от нескольких месяцев до нескольких лет) пребывания в почве. Температура и влажность почвы часто оказывают не только прямое, но и косвенное влияние на паразитов через супрессивность почвы. Значение этих факторов может быть благоприятным для организмов – антагонистов нематод, и косвенно неблагоприятным для популяции фитогельминтов (яйцевые мешки, цисты, галлы) [112, 145, 182, 231]. Кроме температуры, на элементы ЭП оказывают влияние влажность, кислотность, механический состав, содержание кислорода в почве и другие абиотические факторы [104, 143]. Результатом этого влияния могут быть усиление развития фитогельминтоза (глободероз, мелойдогиноз, афеленхоидоз) и, соответственно, его вредоносности при оптимальной температуре и влажности среды. Затухание эпифитотий этих фитогельминтозов может произойти при снижении температуры почвы

ниже -10°C (мелойдогиноз овощных культур защищенного грунта) или при незамерзшей почве зимой (глободероз томата) [5, 154].

Природные экологические факторы, представляющие собой среду обитания паразитарной системы «популяция растения-хозяина + популяция фитогельминта = фитогельминтоз» и воздействующие на ЭП, способны играть роль регуляторов взаимодействия компонентов паразитарной системы, активизируя или тормозя ЭП и, в конечном итоге, развитие фитогельминтоза. Такие регуляторные функции осуществляются путем воздействия (параметры факторов ниже или выше оптимальных) на популяцию растения-хозяина (усиливая или снижая устойчивость, приводя к стрессу или повышая толерантность, ускоряя или замедляя рост, развитие, плодоношение) и фитопатогена (снижая или увеличивая биотический потенциал, жизнеспособность покоящихся стадий, изменяя половой или возрастной составы) [3, 146, 207, 212, 220].

Изменение параметров экологических факторов, способных регулировать взаимодействие звеньев ЭП, следует рассматривать как предпосылки управления этим процессом.

Биотические факторы также могут оказывать влияние на эпифитотии фитогельминтозов. Враги фитогельминтов могут снижать их численность (например, действие хищных грибов), в результате чего, например, мелойдогиноз в защищенном грунте не проявляется в виде эпифитотии. Вторичные патогены могут усугублять повреждения, вызванные одними галловыми нематодами. Сравнивая ЭП при фитогельминтозах однолетних растений (например, гетеродероз, пратиленхоз, дитиленхоз зерновых), можно видеть, что фитогельминты характеризуются довольно низким биопотенциалом по сравнению с таковым для фитогельминтов у многолетних растений (мелойдогиноз гуаявы, паратиленхоз кормовых трав, геликотиленхоз банана) [58, 74, 97, 98, 103, 141].

Механизм сохранения и передачи – эволюционно сложившаяся биологическая приспособленность каждого возбудителя к определенным путям перемещения от источников инвазии к незаряженным восприимчивым растениям, что обуславливает новые очаги фитогельминтоза и непрерывность ЭП во времени и пространстве. Для большинства обоеполюх видов поддержание стабильности зависит от использования механизма сохранения и передачи [152].

Эволюция возбудителей фитогельминтозов связана не только с видом (видами) растения-хозяина, среди которых непрерывно подерживается существование паразита, но и с другими консументами

растений-хозяев – насекомыми, птицами, травоядными животными. Истинные, или главные носители и переносчики представлены группой животных, к которым как растение-хозяин, так и фитогельминт адаптировались в филогенезе. У фитогельминтов в процессе эволюции выработались специальные механизмы, способствующие сохранению паразита во внешней среде при транспортировке и переносе животными: высокая подвижность у сосновой нематоды, высокая сопротивляемость неблагоприятным условиям у IV-й стадии развития паратилеухов и дитилеухов, оотеки с яйцами у мелойдогин, цисты у гетеродерид, галлы у ангвин [78, 80, 83, 186, 198].

Пример специфического трансмиссивного механизма сохранения и передачи при бурсафеленхозе сосны и радианафеленхозе кокковой пальмы можно перенести на механизм сохранения и передачи при других фитогельминтозах стеблей и листьев (см. рис.6.1). Для дитилеухоза клевера лугового, возбудитель которого локализуется в листьях, стеблях и почках, транспортным средством в пространстве могут быть травоядные животные, поскольку известно, что часть дитилеухов может проходить через пищеварительную систему животных, сохраняя жизнеспособность [53, 57, 143, 213].

Птицы, которые питаются семенами злаковых трав и способствуют их распространению, едят и галлы пурпурной нематоды. Ангиноз, вызываемый этой нематодой, распространен у злаковых трав в Европе, Азии, Северной Америке и Новой Зеландии [41, 48, 216, 217].

На ЭП при фитогельминтозах оказывают влияние биогенные факторы, которые подразделяются на фитогенные (воздействие растений и продуктов их жизнедеятельности), зоогенные (воздействие животных и продуктов их жизнедеятельности) и микробогенные (воздействие микроорганизмов и их продуктов жизнедеятельности) [8, 79, 231].

Фитогенные факторы (корневые диффузаты, растительные остатки, аттрактанты, биологически активные вещества) могут оказывать как положительное влияние на популяцию фитогельминта (сохранение в растительных остатках и их перемещение под действием ветра и воды) и растение-хозяина (повышение устойчивости и толерантности, усвоение микроэлементов и ростовых веществ), так и отрицательное (аллелопатия, фитонциды, токсины) [36, 52, 165, 185, 211, 221].

Зоогенные факторы (первичные и вторичные консументы) замедляют скорость увеличения плотности популяций растения-хозяина и паразита, в то же время, способствуя расселению участников ЭП.

Птицы, поедая семена полевиц и вместе с ними пурпурные галлы нематоды *Anguina agrostis*, распространили их во многих районах Европы, Азии, Америки [48, 229, 241]. Ареал пырейной угрицы *Paranguina agropyri* связан с зонами овцеводства в Европейской части России. Овцы, выедавая растения пырея до основания, где образуются галлы пырейной угрицы, по-видимому, распространяют возбудителей парангвиноза пырея [47, 48].

Неспецифическими факторами передачи фитогельминтов могут быть животные, которые на ногах, вместе с прилипшей почвой, переносят многие виды возбудителей фитогельминтозов (мелойдогины, глободеры, гетеродеры, паратилеи и т.д.) [121, 132, 133].

Зоогенные факторы (фекалии, копролиты, навоз, помет) оказывают влияние, с одной стороны, на распространение семян растений и возбудителей фитогельминтозов, с другой стороны, создают благоприятные условия для прорастания и роста растения-хозяина и для их инвазии фитогельминтами. В то же время, по нашим данным, зоогумус, полученный из свиного навоза с помощью личинок комнатной мухи, без смешивания с другим грунтом обладает фитотоксическим, нематотическим, нематостатическим действиями [168].

Микробиогенные факторы (микроорганизмы, продукты их жизнедеятельности, антибиотики, биологически активные вещества, элиситоры) влияют на три звена ЭП [37, 72, 236]. Некоторые микоризообразующие грибы заселяют корни растения-хозяина и вытесняют многие виды фитогельминтов, повышают устойчивость растений к фитогельминтам [183].

Комплекс хищников, антагонистов фитогельминтов, обуславливает супрессивность почвы. При этом различают индуцированную супрессивность и долговременную, обусловленную естественными свойствами почвы [12, 112]. В почвах с высоким содержанием гумуса и микробов численность фитогельминтов (глободероз картофеля) снижалась, и развитие эпифитотического процесса замедлялось [170].

Для выживания и жизнедеятельности большинства возбудителей фитогельминтов решающее значение имеют биотические факторы. Абиотические факторы в их ареалах являются часто второстепенными движущими силами ЭП. Лишь критические, летальные уровни для популяций растения-хозяина и паразита приобретают мощность биотических факторов, но подобные случаи сравнительно редки и не характерны для обычного течения ЭП при фитогельминтозах.

Природные условия оказывают влияние на растения-хозяина и жизнедеятельность фитогельминта, способствуя или препятствуя проявлению его свойств и, соответственно, развитию эпифитотии. Факторы окружающей среды действуют, прежде всего, на механизм сохранения и передачи возбудителя, источник инвазии, и значительно меньше на восприимчивые растения [143].

Антропогенные факторы. Все многочисленные антропогенные факторы можно объединить в две группы:

1. Собственно антропогенные факторы, которые воздействуют на окружающую среду в результате хозяйственной деятельности: потепление климата, создание водохранилищ, озер и морей; изменение режима поверхностных вод, распашка степей, вырубка лесов, мелиорация, интродукция видов животных и растений, выброс различных веществ в атмосферу и сброс их в водоемы и т.д. [38, 136, 154, 189, 201, 224, 239].

2. Агротехногенные факторы, которые воздействуют на агро-биогеоценоз или агроэкосистему: карантинные и фитосанитарные мероприятия, предшественники, плодосмен и севооборот, приемы обработки почвы, сроки посева и посадки сельскохозяйственных растений; внесение удобрений, известкование, возделывание «враждебных», устойчивых, толерантных и восприимчивых сортов и видов растений, мероприятия по борьбе с сорняками, вредителями и другими патогенами сельскохозяйственных культур, использование нематодицидов и других пестицидов; применение химических, биологических и физических методов борьбы с нематодами, проведение ирригационных и мелиоративных работ; освоение целинных и залежных земель и т.д. [11, 22, 24, 34, 95, 105, 126 190, 246].

Факторы из первой группы влияют на ЭП при фитогельминтозах опосредованно, через абиотические и биотические факторы. В районах подтопления почв, вызванного строительством водохранилищ, развитие глободероза картофеля менее выражено, чем до строительства. Это объясняется тем, что абиотические (высокая влажность почвы весной и часто осенью – до 100%, и, соответственно, низкое содержание кислорода) и биологические (усиление активности грибов-антагонистов) факторы снижают плотность популяций золотистой картофельной нематоды в почве, и при достаточной влажности летом растения картофеля слабо поражаются глободерозом [143].

Факторы из второй группы оказывают дифференцированное влияние на течение ЭП. Во многих случаях они оказывают влияние в большой степени на восприимчивые растения и механизм сохране-

ния и передачи, и в меньшей степени – на источник инвазии. Агротехногенные факторы в агробиоценозе оказывают на ЭП активизирующее (монокультура картофеля при глободерозе) или, наоборот, подавляющее (включение в севооборот «враждебных» растений) влияние. Они могут быть стихийными по отношению к возбудителю фитогельминтоза (изменение системы земледелия, внесение минеральных удобрений, жидкого аммиака, применение пестицидов и т.д.) и целенаправленными (применение нематодицидов, нематодоустойчивых сортов, враждебных растений и т.д.) [36, 38, 40, 51, 105, 245].

Агротехногенные факторы воздействуют на элементы ЭП в одних случаях прямо и непосредственно, в других – через многосторонние и многостепенные связи. Уничтожение источников инвазии (растения, пораженные мелойдогинозом в теплице), уменьшение числа факторов передачи (капельный полив и выращивание огурцов в теплице на тюках) и выращивание мелойдогиноустойчивых сортов и гибридов томата непосредственно окажет влияние на развитие мелойдогиноза овощных культур в теплице. В случае посадки в теплицу зараженной мелойдогинами рассады, полива шлангами и поддержания в культуре больных растений, наблюдают эпифитотии мелойдогиноза [168].

Некоторые другие агротехнические приемы также способствуют массовому поражению растений фитогельминтами. Использование ирригационных систем без учета путей распространения паразитов создает благоприятные условия для эпифитотий. Это явление характерно для мелойдогиноза овощных, технических и кормовых культур, афеленхоидоза и дитиленхоза риса [57, 61, 103, 173, 226].

В случае внесения в почву, зараженную золотистой картофельной нематодой, повышенных доз органических удобрений (перепревшего навоза), влияние этого агротехнического приема на развитие глободероза будет не прямым, а преломляющимся через другие факторы и многосторонним. С одной стороны, внесение навоза активизирует деятельность врагов и антогонистов фитогельминтов (хищные, паразитарные грибы, хищные нематоды, кольчатые черви и т.д.), которые снижают плотность популяции нематод, с другой стороны, наличие сбалансированного набора питательных элементов в почве повышает устойчивость и толерантность растений, и развитие глободероза будет менее выражено, даже при высокой плотности популяции нематод [159]. В то же время, выращивание восприимчивого картофеля на зараженной малопродуктивной почве (содержание гумуса менее 1,5%) без внесения органических удобрений способствует эпифитотии глободероза картофеля (табл. 11.1).

Таблица 11.1

**Антропогенные (агротехногенные) факторы, влияющие на развитие
глободероза во времени и пространстве**

ФАКТОРЫ	
Способствующие развитию глободероза	Сдерживающие развитие глободероза
1. Невыполнение карантинных требований	1. Выполнение карантинных требований
2. Выращивание восприимчивых сортов картофеля и томатов	2. Выращивание нематодоустойчивых сортов картофеля
3. Монокультура картофеля, большая насыщенность полей севооборота восприимчивыми культурами	3. Севооборот или плодосмен с насыщением полей под восприимчивыми культурами менее 17% пашни
4. Специализация и концентрация хозяйств на выращивании картофеля и томатов	4. Противонематодные севообороты. Вынос приусадебных участков в поля севооборотов при соблюдении карантинных правил
5. Обмен посадочным материалом, особенно из зон, неблагополучных по глободерозу	5. Использование очищенного от почвы и мытого картофеля для посадки. Незараженный посадочный материал
6. Применение сельскохозяйственной техники из хозяйств для обработки почвы на индивидуальных огородах без соблюдения карантинных правил	6. Использование специализированных звеньев по обработке почвы на индивидуальных огородах с соблюдением карантинных правил
7. Низкий уровень агротехники	7. Высокий уровень агротехники
8. Выращивание картофеля на малоплодородной почве	8. Выращивание картофеля на плодородных почвах
9. Выращивание картофеля без применения удобрений	9. Внесение больших доз органических и минеральных удобрений
10. Ирригация, полив	10. Внесение при посадке под клубни органических и минеральных удобрений и микроэлементов
11. Выращивание одного восприимчивого сорта картофеля	11. Выращивание нескольких сортов, чередование ранних и поздних сортов картофеля
12. Посадка мелкими нестандартными клубнями с признаками вырождения и низких репродукций	12. Посадка крупными, внешне здоровыми клубнями высших репродукций
13. Невыполнение мероприятий по защите картофеля от болезней, вредителей, сорняков	13. Проведение мероприятий по борьбе с болезнями, вредителями, сорняками картофеля
14. Использование собственного посадочного материала	14. Использование сортового посадочного материала
15. Выращивание картофеля из клубней низших репродукций	15. Выращивание картофеля из клубней высших репродукций после яровизации

Под влиянием агротехногенных и антропогенных факторов может усиливаться или уменьшаться роль механизмов сохранения и передачи возбудителей инвазии. Например, при почвенно-контактном, транспортном МСП вместо животных, которые на ногах переносят фитогельминтов, в нем участвуют сельскохозяйственная техника, тракторы, автомашины и т.д. [52, 120, 121].

ЭП при фитогельминтозах в ходе развития человечества менялись под влиянием тех изменений, которые происходили в земледелии. В наибольшей степени на ЭП при многих фитогельминтозах оказало влияние выращивание монокультур. Бессменное или почти бессменное возделывание культуры, или близкородственных культур (растений), во многих регионах вызвало эпифитотии мелойдогиноза хлопчатника, табака, овощных культур, гетеродероза сахарной свеклы, сои, хмеля, гетеродероза зерновых, дитиленхоза лука, чеснока, люцерны, клевера, картофеля, земляники, риса, радиофолеза банана, цитрусовых и других фитогельминтозов [36, 48, 69, 70, 75, 78, 101, 102, 192, 208].

Последовательное усовершенствование технологии выращивания сельскохозяйственных культур приводит к медленному, но постоянному росту урожая. Специализация хозяйств на выращивании картофеля приводит к насыщению севооборотов картофелем и, соответственно, появлению на полях глободероза. Включение в севооборот рапса и масличной редьки на полях со свекловичной нематодой усиливает вредоносность гетеродероза сахарной свеклы. При заносе галловых нематод в гидропонные теплицы, они вызывают эпифитотию мелойдогиноза огурцов и томатов [5, 104, 168].

В условиях научно-технического прогресса, чем интенсивнее негативное воздействие фитогельминтозов (глободероз картофеля, гетеродероз зерновых культур, сои, сахарной свеклы, мелойдогиноз овощных культур) на сельское хозяйство (то есть, чем выше социально-экономическая значимость болезни), тем интенсивнее ответная реакция (научно-обоснованный севооборот, сертификация семенного материала, повсеместное внедрение нематодоустойчивых сортов и гибридов, и т.д.) в виде активизации целенаправленных мер по локализации и ликвидации эпифитотических очагов фитогельминтозов (см. рис. 11.2).

В свою очередь, популяции фитогельминта реагируют на воздействие антропогенных факторов включением внутренних факторов, характерных для вида и популяций, его составляющих. Они определяют, в какой-то мере, будущее ЭП и увеличение степени развития фи-

тогельминтоза. Естественно, что будущее паразитарной системы при этом является совокупным результатом предыдущих состояний ЭП и движущих сил, определяемых антропогенными факторами. В начале прошлого века, с введением механической очистки зерна пшеницы, были ликвидированы очаги ангвиноза во многих странах, в том числе в России. В конце XX века в Индии, в начале XXI века в Узбекистане во многих зерносеющих хозяйствах обнаружены очаги ангвиноза пшеницы, в которых наблюдали снижение продуктивности пшеницы [48, 129, 131, 182]. Это свидетельствует, что фитопаразиты используют любую возможность, чтобы, используя МСП возбудителей фитогельминтозов, вызывать эпифитотию эпифитотию ФГЗ (рис. 11.3).

Рис. 11.3. Схема воздействия антропогенных факторов на эпифитотический процесс при фитогельминтозе (ФГЗ) как на открытую паразитарную систему

Между антропогенными и социальными факторами, влияющими на ЭП, находится человеческий фактор – специфическое обозначение функционирования человека в системе социальных и производственных отношений (см. рис. 11.1). Он характеризует поведение человека или людей в зависимости от психологии стереотипов, общественного мне-

ния, обычаев, традиций, культуры, образованности, профессионализма, производственной деятельности, материальной обеспеченности, ответственности исполнителей, уровня руководства, обеспеченности специалистами по защите и карантину растений, и влияет опосредованно через антропогенные факторы на три звена ЭП.

При выращивании сельскохозяйственных культур нередко возникают трудности, связанные со столкновением интересов разных стратегий, стремящихся или рекомендующих по-разному использовать одни и те же поля (поля рядом с населенными пунктами). Научные сотрудники рекомендуют использовать поля строго в соответствии с требованием севооборота.

Очаги глободероза в полях севооборота были выявлены вблизи населенных пунктов в Калужской, Владимирской, Московской областях. При проведении мероприятий по ликвидации очагов золотистой картофельной нематоды на участках личных подсобных хозяйств также наблюдали разные интересы. Агрономы были заинтересованы в проведении необходимых мероприятий (обработка приусадебных участков нематодицидами, выращивание непоражаемых культур, посадка нематодоустойчивых сортов картофеля), чтобы после ликвидации очага с хозяйства сняли карантин. А многие владельцы участков, зараженных золотистой картофельной нематодой, в этом не заинтересованы, поскольку картофель они не продают, а используют на свои нужды. Они заинтересованы выращивать картофель рядом с домом, на плодородной почве, восприимчивых сортов, которые обычно более вкусные, чем нематодоустойчивые сорта и т.д. Это столкновение интересов часто поддерживает ЭП [126, 156, 159].

Предлагаемые учеными рекомендации по профилактике и мерам борьбы с опасными фитогельминтозами (глободероз картофеля, дитилленхоз лука, чеснока, мелойдогиноз овощных культур, гетеродероз сахарной свеклы) в личных подсобных хозяйствах, фермерских, кооперативных хозяйствах, агрофирмах не будут эффективны. Сначала необходимо понять социальную, экономическую обстановку, учесть материальные возможности людей и хозяйств, уровень культуры, образованности, профессионализма, и после этого рекомендовать конкретные методы по локализации и ликвидации очагов фитогельминтозов [73, 74, 101].

Успех в локализации и ликвидации очагов фитогельминтозов очень часто зависит от такого человеческого фактора, как уровень руководства. В коллективных хозяйствах, возглавляемых Героями со-

диалистического труда А.Н. Родниным и С.П. Гининым, были ликвидированы очаги глободероза в полях севооборота [143].

Под социальными факторами в эпифитотиологии понимают условия жизни населения, способы производства материальных благ, различные формы и условия сельскохозяйственного производства, миграцию населения, войны, техногенные катастрофы, экономическое состояние регионов (бедные или богатые), которые оказывают прямое или косвенное воздействие через экологические факторы на ход ЭП, способствуя или препятствуя проявлению эпифитотий фитогельминтозов [3, 136, 156].

Появление новых социальных факторов (новые уклады хозяйственной деятельности, мода на цветочные и декоративные растения) или изменения их состояния (усиление миграции населения, мелиорация или освоение целинных земель, появление залежных земель, повышение значимости личных подсобных хозяйств), которые способны активизировать взаимодействие звеньев ЭП, следует рассматривать как вторичные его движущие силы, усиливающие проявление эпифитотий фитогельминтозов [42, 75, 78, 104, 126, 151, 159, 232]. Принципиальное отличие уровня социальных факторов, влияющих на ЭП, от нижестоящих его экологических факторов заключается в том, что только на этом уровне в качестве регуляторов выступают социальные факторы, то есть стихийные или целенаправленные воздействия общества на паразитарную подсистему (см. рис. 11.3).

Освоение целинных и залежных земель в Казахстане и на Алтае привело к появлению очагов и эпифитотий мелойдогиноза (*M. artiellia*), гетеродероза (*H. avenae*) зерновых культур, а также лонгидероза пшеницы в Челябинской области [104, 145].

Проблема эпифитотий фитогельминтозов в агробиоценозах возникла в результате больших изменений в сельскохозяйственном производстве, которые часто вызывали социальные причины. Связь между эпидемическими, эпизоотическими, эпифитотическими процессами и изменениями в социальных условиях (войны, изменения общественной формации, зеленая революция и т.д.) является доказанной [3, 38, 64, 65, 136, 137, 143, 171, 173].

Прямое влияние социальных факторов на интенсивность течения ЭП в современных условиях можно проиллюстрировать на примере глободероза картофеля. Происхождение, эволюция и уничтожение очагов золотистой картофельной нематоды определяется общественно-эконо-

мическими условиями жизни людей. Вторичными движущими силами ЭП являются производственные, экономические, социальные условия жизни людей. В эпоху капитализма произошло широкое распространение картофельных нематод в странах Европы. Распространение золотистой картофельной нематоды в России, очевидно, в первую очередь связано с выращиванием картофеля на индивидуальных огородах. Первые очаги были обнаружены в Калининградской области в 1948 г. В Калужской области картофельная нематода была обнаружена в 8-ми населенных пунктах в огородах рабочих и колхозников в 1963 г. Предполагается, что картофельная нематода была завезена немцами с картофелем из Германии в Калужскую и Воронежскую области во время Великой Отечественной войны (Скорик, 1983) [21]. Однако в Воронежской области первый очаг был выявлен в 1983 г., а в Калужской, в то же время, очаги были отмечены по всей области. По-видимому, это объясняется тем, что в Калужской области в личных подсобных хозяйствах картофель выращивают в монокультуре, а Воронежской области картофель чередуют с кукурузой, подсолнечником, сахарной и кормовой свеклой, многолетними травами. Поэтому картофельная глободера не смогла быстро образовать очаги глободероза. Первые очаги глободероза картофеля, выявленные в Воронежской области, были расположены в леспромхозе на малоплодородных почвах, где картофель выращивался в монокультуре и, по-видимому, цисты картофельной нематоды были завезены с посадочным материалом рабочими из Белоруссии [42, 143].

Важно установить степень насыщенности какой-нибудь области той или иной культурой, определяя интенсивность эпифитотии, так как этот фактор оказывает огромное влияние. Чем больше насыщена определенная область какой-нибудь культурой, например, картофелем, чем больше ее «плотность», тем вероятнее вспышка эпифитотии глободероза, тем разрушительнее она будет, если в массе культивируются сорта, неустойчивые к золотистой картофельной нематоды [170]. Это положение также вероятно, как верно и то, что перенаселенные города всегда были очагами возникновения и распространения сильнейших эпидемий. Поэтому паразит-возбудитель болезни, найдя большое количество одинаково восприимчивых к нему растений, быстро накапливается, что ведет к развитию эпифитотии [3, 136]. Первые очаги глободероза, а в последующем и эпифитотии глободероза, были отмечены в тех регионах, где насыщение картофелем было наивысшим: Калининградская, Калужская, Смоленская, Московская области [48, 101, 145].

Активизация миграции населения (переселенцы из разных стран, регионов, семьи военнослужащих, посещение родственников) сопровождается завозом новых рас, патотипов и видов возбудителей фитогельминтозов на ранее свободные от них территории и является примером воздействия социального фактора на появление новых очагов разных фитогельминтозов. Во время сбора эпифитотиологической информации об очагах глободероза картофеля в г. Кондрово Калужской области было установлено, что клубни картофеля на приусадебные участки попадали разными путями из Камчатки, Сахалина, Карелии, Татарстана, Узбекистана, Таджикистана, Белоруссии, Украины, Приморья и других областей России и регионов. Кроме того, население использовало на семенные цели продовольственный картофель из Польши, ГДР, Кубы. В этот период были обнаружены очаги дитиленхоза (*D. dipsaci*) тюльпанов, гладиолусов, флокса, дитиленхоза (*D. destructor*) картофеля, георгин и кактодероз (*C. cacti*) и мелойдогиноз (*Meloidogina* spp.) кактусов. Было установлено, что посадочный материал был получен от знакомых и родственников из разных регионов СССР, и даже из Финляндии и Голландии.

При инвазиях органов вегетативного размножения (дитиленхозы лилейных, земляники, хмеля; афеленхоидозы папоротников, мяты, земляники, узамбарской фиалки; мелойдогинозы декоративных и цветочных растений) наиболее значимое влияние на ЭП оказывает отсутствие фитогельминтологического мониторинга и контроля за посадочным материалом, что особенно ярко проявляется в садово-огородных товариществах и личных подсобных хозяйствах и сообществах цветоводов [126, 145, 159, 161, 164].

Компоненты социальной среды, специфика их влияния на звенья ЭП при каждом фитогельминтозе часто определяются механизмом сохранения и передачи их возбудителей. При почвенном, вегетативно-почвенном, почвенно-мультипликативном механизмах сохранения и передачи основными предпосылками осложнения эпифитотиологической ситуации служат те социальные факторы (развитие огородничества, личных подсобных хозяйств, специализация и интенсификация производства сахарной свеклы), которые способны активизировать воздействие экологических факторов, звеньев ЭП и привести к эпифитотиям глободероза картофеля и гетеродероза сахарной свеклы [5, 17, 120, 130, 158].

При псевдосеменном, семенном, миграционно-клоновом, почвенно-контактном семенном механизмах сохранения и передачи основными социальными предпосылками осложнения эпифитотической ситуации могут быть:

- отсутствие законодательной базы о сертификации семенного и посадочного материала;
- нарушение карантинных правил в период обострения социальной обстановки (например, в России в период 1991–1993 гг.) при массовом завозе картофеля, овощей и других сельскохозяйственных культур из других стран;
- при неурожаях и поступлении импортных (или из других регионов) больших партий продовольственного картофеля, лука, чеснока, которые населением используются на семена [22, 44, 157].

При водном механизме сохранения и передачи возбудителей фитогельминтозов (*Aphelenchoides besseyi*, *G. rostochiensis*, *H. medicagines*, *H. glycines*), при наводнениях и разрушении плотин на водохранилищах появляются новые очаги фитогельминтозов.

Социальные факторы влияют на ЭП и экологические факторы извне, играя роль внешних условий их функционирования. Действие социальных факторов (специализация и концентрация технических культур) в одних случаях (гетеродероз, дитиленхоз сахарной свеклы, мелойдогиноз хлопчатника, табака, лаванды, льна) может усилить эффективность почвенного механизма сохранения и передачи возбудителей фитогельминтозов и действия антропогенных факторов (монокультура, нарушение научно-обоснованных севооборотов, узкий ассортимент восприимчивых сортов и гибридов) [61, 75, 78, 143]. В других случаях (глободероз, дитиленхоз картофеля) в крупных хозяйствах, наоборот, влияние социального фактора (перемещение производства картофеля в личные подсобные хозяйства – 93%) нейтрализовало проявление почвенного механизма сохранения и передачи возбудителя глободероза и дитиленхоза и влияния антропогенных факторов, что привело к снятию карантина со многих полей во Владимирской и Смоленской областях, снижению зараженности семенного картофеля дитиленхозом [156, 167, 170].

Таким образом, влияние меняющихся условий жизни общества на ЭП при фитогельминтозах не бывает однозначным. Это всегда многофакторное явление, преломляющееся через паразитарную подсистему, природные и антропогенные факторы. Для каждого уровня системы

ЭП при фитогельминтозе есть свои внутренние и внешние взаимосвязи, свои движущие силы, свои ведущие факторы (см. рис. 11.1). Именно поэтому, определив место движущих сил ЭП в иерархической системе, важно одновременно сделать акцент на взаимосвязанности многочисленных биологических, экологических, человеческого и социальных факторов, определяющих закономерности функционирования этой системы, при ведущей роли главных движущих сил (источник инвазии, механизм сохранения и передачи, восприимчивые растения) и определяющей роли вторичных движущих сил – абиотических, биологических, антропогенных, человеческого и социальных факторов в усилении или снижении развития фитогельминтозов [143].

12. МОДЕЛИРОВАНИЕ ЭПИФИТОТИЧЕСКОГО ПРОЦЕССА ПРИ ГЛОБОДЕРОЗЕ КАРТОФЕЛЯ В МОНОКУЛЬТУРЕ

Никакое человеческое исследование не может быть названо истинной наукой, если оно не проходит через математические доказательства.

Леонардо да Винчи

На современном этапе изучения глободероза картофеля, вызываемого золотистой картофельной нематодой (ЗКН), математические и компьютерные модели представляют широкие возможности для усовершенствования элементов интегрированной системы защиты картофеля и оптимизации противонематодных мероприятий [37, 67, 85, 89, 120].

Основой управления становится достоверный прогноз развития фитогельминтозов и изменения плотности популяций паразитических нематод растений. С этой целью проводят наблюдения за протеканием эпифитотического процесса. На основании полученной информации прогнозируют влияние различных факторов на развитие эпифитотий, строят зависимости влияния фитогельминтозов на урожай. Если все эти зависимости объединить в единую модель, то с ее помощью можно получать интересные для защиты растений и сельского хозяйства прогнозы. Исследования показали, что наиболее

полно условиям оперативного прогнозирования развития болезней растений отвечают математические и компьютерные модели [38, 107].

Они строятся на основании допущения, что в любой момент времени можно количественно определить состояние изучаемой системы, и что ее состояние можно описать с помощью математических уравнений. Этот подход приводит к моделям, в которых различают переменные состояния (уровни), скорости (темпы) и управляющие переменные [2, 79, 87, 105, 136].

Основа компьютерных моделей – это строго формализованная система записи исходных данных о глободерозе и картофельной нематоде в форме соответствующих математических уравнений. Такая формализация позволяет проанализировать все важнейшие следствия, которые вытекают из исходных представлений об изучаемом объекте. Сравнивая эти следствия с наблюдаемыми в эксперименте или реальной жизни свойствами моделируемого объекта, можно судить о том, насколько верны те или иные теоретические представления, используемые при построении математической и компьютерной моделей [143]. Компьютерные модели позволяют изучать такие свойства глободероза картофеля, которые часто не могут быть определены прямыми экспериментальными методами из-за карантинных или экономических ограничений. Адекватные компьютерные модели, отражающие сущность развития глободероза и его эпифитотического процесса, позволяют дополнять эксперименты, экономя средства и время. В карантине растений такая «заменительная» функция моделей исключительно важна из-за ограничений при проведении опытов и наблюдений за карантинными объектами [170]. Характеристика плотности популяции ЗКН в очагах позволяет не только дать пространственную картину местообитания, но и соотнести численность фитогельминтов и наносимый ими ущерб.

Образование очагов глободероза можно наблюдать при монокультуре через 5–7 лет со времени заноса фитогельминта. Они имеют концентрическую или вытянутую форму. После заноса цист образуются очаги с резким снижением численности нематод от центра к периферии, и таким же резким снижением степени угнетенности растений картофеля [38, 43, 120].

С целью разработки, контроля и проверки адекватности моделей провели сбор информации по развитию глободероза, горизонтальному распределению цист, яиц, личинок ЗКН в очагах глободероза.

роза в течение 1979–1990 гг. в Калужской области. Осенью в очагах глободероза отбирали почвенные образцы объемом 250 мл почвы с 1 м² на глубину пахотного слоя, почвенным буром в 5-ти точках на расстоянии до 10 м в четыре стороны. Фитогельминтологический анализ растений и почвенных проб проводили согласно общепринятым методам [5, 101].

Ход создания компьютерной модели описан нами в предыдущих публикациях [143]. Компьютерные модели были реализованы с помощью операторов условного перехода на ПЭВМ IBM PC и компьютеров.

В наших исследованиях, при изучении горизонтального распределения ЗКН в очагах глободероза, при отборе почвенных проб от эпицентра через 1, 3, 5, 7, 10 метров в четыре стороны до зоны внешне нормального роста растений картофеля, выращиваемого в монокультуре, только в 2-х случаях из 48-ми обнаружили волновой характер горизонтального размещения цист, яиц и личинок.

Мы пришли к заключению, что на приусадебных участках, при монокультуре картофеля и с использованием своего посадочного материала, не характерно волновое распределение нематод в почве (рис. 12.1, 12.2). Поэтому мы перешли к моделированию эпифитотического процесса при глободерозе.

Эпифитотический процесс при фитогельминтозах представляет собой цепь последовательных заражений, в котором ведущую роль играют взаимодействие популяций фитогельминта и восприимчивых растений, а также механизм передачи. Его сущность выражена в триаде: источник инвазии, механизм ее передачи, восприимчивые сорта или виды растений, которая обусловлена взаимодействием популяций картофельной глободеры и популяций картофеля, а также окружающей средой. Эпифитотии глободероза способствует монокультура восприимчивых сортов картофеля, что характерно для посадок в личных подсобных хозяйствах. Закодировав вероятные взаимоотношения между источниками инвазии, факторами передачи и восприимчивыми растениями, можно при помощи модели предсказать, как будет развиваться эпифитотический процесс при глободерозе во времени и пространстве. При разработке вербальной модели сделаны следующие допущения: на участке площадью 0,1 га растут 5184 растения в монокультуре, эта площадь разделена на 36 квадратов, в каждом квадрате выделено 144 квадратных элемента. Каждое растение занимает один квадратный элемент. Предположим, что одна

№ ряда	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20 21	22	23	24	25	26	27	
1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	9	9	.	.	.	9	.	.	.	9	7	5	5	1	3	.	
2	.	.	.	9	.	.	.	.	.	.	9	.	.	.	.	9	9	7	9	.	9	7	7	5	9	5	
3	9	.	.	.	9	.	9	.	.	.	.	.	.	9	.	9	9	9	.	.	9	7	9	7	7	9	
4	.	9	.	.	.	9	.	.	.	.	.	.	.	9	.	9	9	9	.	.	9	9	7	3	5	5	
5	.	.	9	9	.	.	.	9	9	9	.	.	.	.	.	.	9	.	.	.	9	7	5	9	7	.	
6	.	9	.	.	.	9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	9	9	9	9	7	9	5	9	9	.	
7	9	.	.	.	.	.	9	.	.	.	.	.	.	9	9	9	9	9	9	9	3	7	5	7	9	.	
8	.	.	.	.	.	.	■	9	.	.	9	.	.	9	9	9	9	.	.	9	9	3	7	9	5	7	9
9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	9	.	.	9	9	9	.	.	.	.	7	7	7	3	5	7	
10	.	9	.	.	.	9	.	.	.	9	.	.	.	9	.	.	.	.	.	.	9	7	7	5	3	3	7
* 11	9	.	.	.	.	.	9	.	.	.	.	9	.	.	9	.	.	.	.	9	9	7	5	3	1	3	7
S 12	9	.	.	.	.	.	9	.	.	.	.	.	9	.	.	.	9	.	.	.	9	7	5	3	1	3	5
«и 13	9	7	9	.	.	.	.	9	.	.	.	9	.	.	9	.	.	.	.	9	7	5	3	1	3	3	5
H 14	9	9	7	.	.	.	.	.	9	.	.	.	.	.	9	.	.	.	.	9	7	3	5	3	1	5	.
53 15	9	9	9	9	.	.	.	.	9	.	.	.	.	.	9	9	.	.	.	9	7	5	3	3	1	3	3
a 16	9	.	.	9	.	.	.	.	.	.	9	9	.	.	9	9	9	9	9	.	9	7	5	7	3	3	5
2 17	.	9	9	.	9	.	.	.	.	9	.	9	.	.	.	.	.	.	.	.	9	5	5	3	1	3	7
18	9	9	9	.	9	9	.	.	.	.	.	9	.	.	.	.	.	.	.	.	7	5	5	3	3	7	.
19	9	.	.	9	9	7	9	.	.	.	.	9	.	.	9	.	7	9	.	.	7	5	3	3	5	7	.
20	9	7	.	.	.	9	.	.	.	.	9	.	9	9	.	.	.	.	.	.	9	5	3	3	5	7	.
21	7	5	9	.	.	.	9	.	.	.	.	.	9	7	5	7	.	.	.	9	7	5	3	1	3	7	.
22	5	3	7	9	.	.	.	9	.	.	.	.	9	7	9	7	9	.	.	.	7	5	3	1	3	7	.
23	5	1	5	9	.	.	.	.	9	.	9	.	.	9	5	7	.	.	.	.	9	7	5	3	3	9	.
24	3	3	5	7	9	.	.	.	9	.	.	.	.	7	5	9	.	.	.	.	7	5	3	3	9	.	.
25	5	3	5	9	9	.	.	.	.	7	9	.	.	9	5	7	7	.	.	.	7	5	3	3	1	7	.
26	5	1	3	7	9	.	.	9	7	9	.	.	.	9	9	9	.	.	.	.	9	7	3	5	3	7	.
27	7	3	5	9	.	.	.	9	.	9	.	.	9	7	9	.	.	.	.	.	9	7	3	5	3	7	.
28	9	5	7	9	.	.	.	.	.	.	.	.	.	7	9	9	.	.	.	9	7	5	3	3	5	.	
29	9	7	9	.	9	9	.	.	.	.	.	.	9	5	7	.	.	.	.	.	9	5	3	5	3	1	3
30	.	.	.	.	9	9	.	.	.	.	.	.	9	7	.	9	.	.	.	.	7	7	5	3	3	3	1

Фитогельминтологическая оценка растений проведена по балльной шкале:

- – без симптомов;
- 9 – очень слабое проявление глободероза;
- 7 – слабое;
- 5 – среднее;
- 3 – сильное;
- 1 – очень сильное или гибель от глободероза.

Рис. 12.1. Картирование очага глободероза картофеля, выращиваемого в монокультуре на торфянистой почве

циста картофельной нематоды была занесена в угловой элемент, пораженное растение этого элемента обозначим символом 1. Числа от 2 до 9 обозначают, что в соответствующий год после заноса цисты произошло заражение растения или квадратного элемента, а символ 0 обозначает, что заражение еще не произошло.

В клетке 1, где росло пораженное глободерозом растение, будет на следующий год посажен клубень, незараженный цистами, но растение будет поражено глободерозом, поскольку в почве сохраняются личинки и яйца в цистах. От этой клетки, за счет горизонтального механизма передачи (миграция личинок, механический занос цист в другие клетки при обработке почвы), происходит увеличение очага до 4-х клеток вокруг источника инвазии.

№ ряда	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
1	3	5	7	7	5	7	9														
2	5	7	7	9	9	9															
3	7	9	9	9									3	5	7	9		9	9	7	
4													5	7	9	9		9			
5													7	9	7	9		9	9		
6													9	7	9	9		9	9	9	
7						9		7													
8						3	5														
9						7	9	9					7	9							
10	5	5	7	7	9	9	9	9					9	7	7				9		
11	3	1	3	5	7	7	9	9	9				9	9	7	5	9				
12	3	3	5	7	7	9	7	7	9	9	9	9	9	7	5	9	9				
13	3	1	5	5	3	7	5	5	7	9			9	9	7	9	7	9		9	9
14	1	3	7	9	7	9	9	9	7	9					9	9	9				
15	3	1	5	7	9				7	9	9				9				9		
16	5	3	3	5	7	9	7	5	7	9		9						9			
17	3	3	1	3	5	5	5	1	5	7	9							9	7	9	
18	5	3	3	3	5	3	3	3	5	7	9				9			9	9	9	
19	3	3	1	3	3	1	3	3	5	7	9	9		9						9	
20	1	3	3	1	3	3	1	3	3	9	7	9	9							9	9
21	3	3	3	1	3	1	3	1	3	5	5	7	7	9	9					9	5
22	3	1	3	3	1	1	1	1	3	3	7	9	9						9	5	7
23	1	3	1	1	3	3	3	1	3	3	5	9	9								
24	1	1	3	3	1	3	1	1	1	3	7	7	7	9		9		9			

Фитогельминтологическая оценка растений проведена по балльной шкале:

- – без симптомов;
- 9 – очень слабое проявление глободероза;
- 7 – слабое;
- 5 – среднее;
- 3 – сильное;
- 1 – очень сильное или гибель от глободероза.

Рис. 12.2. Картирование очага глободероза картофеля, выращиваемого в монокультуре на тяжелом суглинке

Метастазирование глободероза осуществляется, главным образом, вертикальным механизмом передачи – при посадке клубней с прилипшими к ним цистами. Предположим, что весной будет посажен один клубень из гнезда пораженного растения, который при посадке попадает случайно на условный квадрат, а в квадрате, также случайно, в клетку. Поэтому условные квадраты и клетки мы находим с помощью генерации случайного числа от 1 до 12-ти. Число клеток, пораженных глободерозом, при вертикальном механизме передачи с каждым годом увеличивается в геометрической прогрессии. После кодирования модель эпифитотического процесса при глободерозе имеет вид очага (представлены только 6 условных квадратов из 36-ти).

Эта графическая модель демонстрирует, что все растения участка картофеля через 9–10 лет будут поражены глободерозом. Полу-

ченные на модели результаты подтверждают полевые наблюдения о неравномерности плотности популяции картофельной нематоды на участках и объясняют проявление глободероза очагами на посадках картофеля (рис. 12.3).

0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	7	8	9	8	7	7	6	5	5	4	4	3	2	
0	0	0	0	0	0	9	0	0	0	0	0	9	0	0	0	0	9	0	0	8	7	8	9	8	7	7	6	5	5	4	3	2	
0	0	0	0	0	9	8	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	8	9	9	8	7	7	6	6	6	5	4	3	
0	0	0	0	0	0	9	0	0	0	0	9	9	9	9	0	0	0	0	9	0	0	0	9	8	9	8	7	7	6	5	5	4	
0	0	0	0	9	8	9	9	9	8	8	8	8	8	8	9	0	0	0	9	0	0	0	9	8	8	7	5	5	5	4	3	2	
0	0	0	9	9	8	7	8	9	8	7	7	8	0	0	0	0	0	0	9	0	0	0	9	8	8	8	8	8	8	6	6	6	
0	0	0	0	9	9	8	8	8	7	6	7	6	7	8	8	9	0	0	9	8	9	9	8	8	7	6	7	8	7	7	7	7	
0	9	0	0	0	9	0	9	9	8	8	7	8	8	9	0	0	0	0	9	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	8	
0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	9	8	9	9	8	0	0	9	9	9	8	9	9	9	9	9	9	9	9	9	9	
0	0	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0	9	9	8	8	7	8	8	9	9	0	0	0	9	9	9	9	9	9	9	9	9	
0	0	0	9	0	9	0	0	0	0	0	0	9	9	8	8	7	6	7	8	8	9	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
0	0	0	0	9	8	9	0	0	0	0	0	9	9	8	7	8	8	9	9	0	0	0	9	8	7	8	9	9	0	0	0	0	
0	0	9	9	8	7	8	8	9	0	0	0	9	9	8	7	8	8	9	9	0	0	0	9	8	7	8	9	9	0	0	0	0	
0	0	9	9	8	7	7	8	8	7	7	8	8	9	9	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
8	8	7	7	7	8	8	7	7	8	8	9	9	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
7	7	6	5	5	4	5	6	6	7	7	8	8	9	9	9	0	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	9	0	7	7	6	5
3	4	5	5	6	6	7	7	8	9	9	8	9	0	9	9	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	9	9	0	0	0	0
6	6	5	5	4	3	2	3	4	4	5	5	6	6	7	7	8	8	9	0	0	9	8	9	0	0	0	0	9	9	9	8	9	0
7	6	6	5	5	4	3	4	4	5	5	6	6	7	7	8	8	9	0	0	9	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
8	7	7	6	6	4	4	5	5	6	7	7	8	8	7	8	8	7	8	9	0	0	9	0	0	0	0	0	9	9	8	9	0	0
8	8	8	7	6	6	5	6	6	7	7	8	8	8	8	7	8	9	8	8	8	9	0	0	0	0	0	0	9	8	7	8	9	0
9	9	9	8	7	7	6	7	8	8	8	8	7	7	6	5	6	7	7	8	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	8	9
0	0	0	9	8	7	8	8	9	9	9	8	8	7	6	7	8	8	9	9	8	9	0	0	0	0	9	0	0	0	9	0	0	0
0	0	0	0	9	9	9	9	0	0	0	9	9	8	7	8	9	9	9	9	9	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	9	0	0

Цифры обозначают год заражения растения картофеля (клетки).

Рис. 12.3. Пример аналоговой модели прогноза эпифитотического процесса при глободерозе картофеля в монокультуре через 10 лет

На этой графической модели можно задать в начальный момент от нескольких источников возбудителя до 100 и более.

В случае, если на незараженный участок посадят 100 клубней с зараженного участка, то с помощью модели можно предсказать, как будет развиваться эпифитотический процесс. Все растения на участке будут поражены глободерозом после 3–5 лет, в зависимости от условий посадки: какой процент зараженных клубней будут высаживать на следующий год, будут ли они смешаны с другими клубнями, или посажены отдельно рядками и т.д.

Проведение эпифитотиологических экспериментов на модели показало, что чем большую площадь занимают восприимчивые растения, тем сложнее протекает эпифитотический процесс при глободерозе картофеля. Эти эксперименты позволяют уточнить концептуальную картину поражения растений глободерозом. Если в классической трактовке

очага плотность популяции ЗКН убывает от центра очага, то при эпифитотииологическом рассмотрении очага глободероза можно судить о высокой степени поражения растений глободерозом в тех клетках, которые заразились первыми, и в меньшей степени тех, которые поразились сравнительно недавно. Очевидно, что эта модель будет способствовать адекватному пониманию развития очага глободероза во времени. С другой стороны, модель показала, что поиск закономерностей горизонтального размещения плотности популяции очень сложен, и отбор почвенных проб от эпицентра очага на расстоянии 1, 5, 10 метров вряд ли сможет выявить волновой характер распределения цист ЗКН в очаге.

Кроме того, могут возникнуть еще дополнительно несколько эпицентров в очаге, за счет заноса с клубнями или другими факторами передачи, что тоже осложнит идеальное проявление очага ЗКН.

На основании этой графической модели сделана попытка построить компьютерную модель.

На компьютерной модели был проведен ряд эпифитотииологических экспериментов. Оказалось, что все растения заражаются быстрее, если источник инвазии находится в центре участка. Значительно медленнее идет эпифитотический процесс при попадании цисты на крайнее растение. Если ввести в модель в начальный момент несколько источников возбудителя глободероза, то на экране компьютера можно увидеть, как будет происходить эпифитотический процесс из года в год.

С целью построения математической модели эпифитотический процесс при глободерозе также смоделирован в динамике, начиная с одного зараженного растения. В табл. 12.1 приведен пример такого моделирования. Достаточно высокий коэффициент корреляции ($R = 0,97$) позволяет использовать аппроксимацию:

$$n = 22t - 51,$$

или экспоненциальную модель (e – основание натурального логарифма) увеличения размера очага (n) от периода заражения (t):

$$n = 2,178 \cdot e^{0,47t}.$$

Ориентация на практическое применение моделей определяет, как наиболее важную, аппроксимацию зависимости $n(t)$, которую после проведенных нами сравнительных расчетов можно выразить в виде степенной зависимости:

$$n = 1,0578 \cdot t^{2,248}; R = 0,9947.$$

Таблица 12.1

**Моделирование динамики пораженности растений глободерозом
при монокультуре**

Годы после заражения (X)	Линейная характеристика числа зараженных растений (Y)	Интегральная (S) характеристика общего количества зараженных растений
1	1	1
2	4	5
3	8	13
4	12	25
5	16	41
6	20	61
7	24	85
8	28	113
9	32	145
10	36	181
		$R_{xy} = 0,97$

Это уравнение можно использовать для прогнозирования числа больных растений (n) спустя время t (лет) после заражения одного или нескольких растений.

Рассматривая эту модель, необходимо отметить, что она является идеализированной и требует усовершенствования путем введения так называемых корректирующих факторов.

Кроме переноса цист с клубнями, естественной и пассивной миграции нематод к соседним растениям, цисты могут разноситься другими путями (табл. 12.2). Факторы, существенно влияющие на эпифитотический процесс при глободерозе, были взяты в качестве корректирующих коэффициентов для математической модели. Эти коэффициенты определены в результате предварительных исследований, в зависимости от массы прилипающей почвы с цистами или переноса одних цист (на корнях, водой по склону), а также наблюдений при перемещении людей, техники, животных по участкам картофеля, и вероятности разноса цист по участку. С увеличением числа зараженных растений увеличиваются значения корректирующих факторов.

Таблица 12.2

**Корректирующие коэффициенты факторов, которые усиливают
эпифитотический процесс при глободерозе картофеля в монокультуре**

№ п/п	Фактор	Среднее значение коэффициента
1.	ВСПАШКА	
1.1.	Трактором	6
1.2.	Лошадью	3
1.3.	Вручную	1
2.	ОКУЧИВАНИЕ	
2.1.	Более 6-ти окучиваний	3
2.2.	От 3-х до 6-ти окучиваний	2
2.3.	До 3-х окучиваний	1
3.	ПРОПОЛКА	
3.1.	Более 6-ти прополок	3
3.2.	От 3-х до 6-ти прополок	2
3.3.	До 3-х прополок	1
4.	СБОР КОЛОРАДСКОГО ЖУКА	
4.1.	Более 6-ти раз	2
4.2.	От 3-х до 6-ти раз	1,3
4.3.	До 3-х раз	0,5
5.	УБОРКА С ФОРМИРОВАНИЕМ КУЧ	
5.1.	Клубней на участке с удалением корней	6
5.2.	Ведрами и мешками	1
5.3.	Ботвы	3
6.	УКЛОН УЧАСТКА	
6.1.	Свыше 25°	6
6.2.	От 5 до 25°	3
6.3.	Менее 5°	1
7.	ПАССИВНАЯ, АКТИВНАЯ МИГРАЦИЯ НЕМАТОД	100
8.	ПЕРЕНОС С КЛУБНЯМИ	50

Зависимость числа зараженных растений от определенного количества лет и факторов среды, которые усиливают эпифитотический про-

цесс при глободерозе картофеля, имеет нелинейный, экспоненциальный характер, и в общем виде описывается следующим уравнением:

$$\pi = 1,0578 \cdot 12.248 \cdot (K_i + K_2 + \dots K_f - f + 1)$$

$$\pi = 1,0578 \cdot t^{2,248} \cdot (K_i + K_2 + \dots K_f - f + 1)$$

где $K_i, K_2 \dots K_f$ – коэффициенты факторов среды;

f – число учитываемых факторов;

t – число лет.

В связи с тем, что с увеличением числа пораженных растений с каждым годом усиливается влияние на эпифитотический процесс факторов передачи, в формулу внесен корректирующий фактор времени:

$$\pi = 1,0578 \cdot t^{2,248} \cdot (K_1 + K_2 + \dots + K_f - f + 1)^{t+10/20}$$

На основе математических формул были разработаны компьютерные модели. На этих моделях провели эпифитотиологические эксперименты. Из всех возможных вариантов использовали 3 характерные ситуации:

Ситуация 1, когда факторы минимально способствуют развитию эпифитотического процесса при глободерозе картофеля, то есть коэффициенты факторов среды имеют минимальные значения: $\sum K_f \rightarrow \min$.

Ситуация 2, когда факторы максимально способствуют развитию эпифитотического процесса, то есть коэффициенты факторов среды имеют максимальные значения: $\sum K_f \rightarrow \max$.

Ситуация 3, когда факторы среды имеют средние значения, то есть стремятся к среднему значению: $\sum K_f \rightarrow (\min + \max)/2$.

В табл. 12.3 представлены результаты эпифитотиологических экспериментов. Расчеты на первой модели показали, что до 5-ти лет число зараженных растений возрастает быстрее, чем на второй модели. После 10-ти лет на второй модели эпифитотический процесс усиливается, через 20 лет количество глободерозных растений превышает в 2 раза тот же показатель в первой модели. Выборочная проверка соответствия результатов моделирования с данными полевых наблюдений показала достаточную адекватность обеих моделей для различных условий. Модель 1 была более реалистична для долгосрочных прогнозов – более 10-ти лет. Это дает основание рекомендовать данные модели для практического применения.

Таблица 12.3

Результаты экспериментов на компьютерных моделях эпифитотического процесса при глободерозе картофеля во времени и пространстве

Время эпифитотического процесса (годы)	Число зараженных растений, в зависимости от выраженности корректирующих факторов		
	минимальное	максимальное	среднее
1	1	1	1
2	$\frac{6}{3}$	$\frac{6}{3}$	$\frac{6}{3}$
5	$\frac{213}{140}$	$\frac{241}{155}$	$\frac{236}{151}$
10	$\frac{1013}{1013}$	$\frac{1163}{1163}$	$\frac{1123}{1123}$
15	$\frac{2520}{3844}$	$\frac{2893}{4567}$	$\frac{2795}{4374}$
20	$\frac{4812}{11192}$	$\frac{5523}{13764}$	$\frac{5538}{13072}$

Примечание: цифры указывают число растений картофеля, пораженных глободерозом, через указанное время; в числителе – рассчитанное на компьютерной модели 1, в знаменателе – на модели 2.

Построенные имитационные модели не претендуют на исчерпывающую полноту описания эпифитотического процесса при глободерозе картофеля в монокультуре во времени и пространстве. В то же время, они продемонстрировали, что очаги глободероза, характеризующиеся усилением поражения растений фитогельминтозом от периферии к центру, не связаны с волнообразным изменением плотности популяции ЗКН в почве, а их величина и степень развития глободероза зависят от протекания эпифитотического процесса в каждом конкретном случае. С целью повышения адекватности моделей необходимо их дальнейшее совершенствование, усложнение, с учетом влияния других факторов передачи с параллельной постановкой эпифитотиологических экспериментов.

13. МОНИТОРИНГ ФИТОСАНИТАРНОГО СОСТОЯНИЯ АГРОЭКОСИСТЕМ В ЗАЩИТЕ РАСТЕНИЙ ОТ ФИТОГЕЛЬМИНТОЗОВ

Методология означает систему принципов и способов организации и построения теоретической и практической деятельности.

Философский энциклопедический словарь.
М.: Сов. энциклопедия, 1983

Основу научно-информационного обеспечения защиты растений по содержанию опасности потерь урожая составляют результаты фитосанитарного мониторинга в сочетании с диагностикой и прогнозом развития и распространения вредных организмов в агроэкосистемах.

13.1. Фитосанитарный мониторинг

Под фитосанитарным мониторингом понимают «способ последовательного надзора и контроля за фитосанитарной ситуацией посевов и посадок на основе эпидемиологических данных в масштабе регионов (крупномасштабный мониторинг) или полей в хозяйствах (маломасштабный мониторинг), осуществляемый разными методами с целью принятия оптимального решения о проведении прямых мер борьбы по защите растений, квантификации загрязнения окружающей среды химическими средствами, а также обнаружения изменений чувствительности и вирулентности в популяциях вредных организмов или возникновения резистентности к химическим средствам защиты растений» [38, с. 143].

Термин «мониторинг» появился во время Стокгольмской конференции ООН по окружающей среде в 1972 г. Под мониторингом понимают систему диагностики, наблюдений, оценки, прогноза и контроля состояния элементов окружающей среды. Системы мониторинга охватывают все стороны деятельности человека и существования живой природы. В сельском хозяйстве объектами мониторинга являются почвенный покров, сельскохозяйственные культуры, вредители, болезни, сорняки и т.д. [173].

В последующие годы были даны самые разные формулировки фитосанитарного мониторинга: экологический, биологический, эпифитотииологический, токсикологический, эпидемиологический. В

зависимости от сложности агроэкосистем – мониторинг отдельного вида вредоносного организма, групп вредных организмов, вредных организмов одной культуры, севооборотов и агроландшафтов, отдельных полей, регионов и т.д. [6, 12, 33, 40, 43, 139, 171].

Поэтому мы предложили следующую формулировку мониторинга с точки зрения эпифитотиологии.

Фитосанитарный мониторинг можно определить как систему постоянной оценки (слежения) фитосанитарной ситуации, охватывающую слежение за состоянием как компонентов агроэкосистемы, то есть популяций вредителей, патогенов, сорняков, их видового и расового состава и сельскохозяйственных растений, так и взаимодействия их между собой и экологическими факторами в целях построения математических и компьютерных моделей прогноза развития вредителей и болезней, в соответствии с которым осуществляют реализацию и рационализацию систем защиты растений. Принципиальным в данном определении является указание на необходимость при осуществлении мониторинга учитывать как биологические, экологические, так и антропогенные, социальные компоненты агроэкосистемы и социальной подсистемы. Социальные и антропогенные факторы часто определяют приоритетность сельскохозяйственных культур, типы севооборотов и технологии выращивания, значимость и иерархию вредных организмов для агросистемы на данной территории в изучаемый период времени. На фитосанитарную ситуацию оказывают влияние специализация, концентрация, интенсификация или экстенсивность производства сельскохозяйственной продукции, многоукладность сельского хозяйства, степень урбанизации населения, типы межхозяйственных и межрегиональных взаимосвязей, создание водохранилищ, осушение болот, мелиорация земель [143, 145].

Целью фитосанитарного мониторинга является получение объективной информации в объеме, достаточном для прогноза фитосанитарной обстановки, обеспечения рационального планирования и осуществления мероприятий по профилактике и борьбе с вредными организмами.

В задачи фитосанитарного мониторинга входят:

- сбор и анализ информации о распространенности и охвате территорий вредителями, патогенами, сорняками и другими вредными организмами, их вредоносности;

- оценка масштабов и характера распространения, экономической значимости вредных организмов;
- сбор и анализ информации о развитии вредителей и болезней сельскохозяйственных культур во времени;
- выявление тенденций и оценка темпов динамики развития вредителей и болезней, выявление причин, факторов и условий, определяющих наблюдаемый характер развития болезни;
- оценка реализации профилактических, карантинных, истребительных мероприятий и мер борьбы с вредными организмами и их эффективности с целью рациональной корректировки;
- построение компьютерных моделей прогноза развития вредителей и болезней.

Фитосанитарный мониторинг представляет собой лишь систему информационного обеспечения (обслуживания) для принятия оптимальных управленческих решений при планировании и реализации систем защиты растений, других мер борьбы и при разработке прогнозов развития и распространения вредных видов, долгосрочных прогнозов, а также для сигнализации сроков борьбы с вредными организмами [33, 138, 171]. Систему мониторинга можно представить в виде последовательной цепи блоков, предусматривающих:

- наблюдение, сбор и регистрацию информации;
- первичную систематизацию фитосанитарной информации;
- передачу данных «по вертикали», то есть от нижестоящих в вышестоящие звенья (от хозяйств, пунктов диагностики и прогнозов, лабораторий, филиалов по защите и карантину растений до федерального уровня);
- обмен информацией «по горизонтали», то есть между заинтересованными ведомствами и учреждениями (на уровне районов, областей и т.д.);
- анализ и оценку фитосанитарной ситуации на разных уровнях;
- подготовку информации для разработки всех видов прогнозов и экономических порогов вредоносности для обслуживаемой территории;
- систематическое сопоставление действительного положения ситуации с прогнозируемым (желаемым).

При фитосанитарном мониторинге должен соблюдаться принцип альтернативности, согласно которому исследованию (слежению) подлежат не только пораженные и зараженные посевы и посадки, но и аналогичные, где отсутствует влияние вредных организмов [143] и связанного с ним фитосанитарного мониторинга.

Концепция интегрированной защиты растений, предусматривающей комплексное и рациональное использование составляющих ее элементов, отвечает принципам повышения экономической эффективности сельского хозяйства, энергосберегающих технологий выращивания растений, охраны окружающей среды [37, 76, 173]. Современные интегрированные системы защиты растений представляют собой сочетание всех совместимых мер борьбы для удержания численности вредных видов ниже уровня, обуславливающего экономически значимые потери. Стратегия интегрированной защиты основывается на системном анализе, ибо принятие решений связано с анализом информации, полученной в результате мониторинга, с планированием урожайности, окупаемостью затрат, учетом эффективности проведенных мероприятий и т.д. (рис. 13.1).

Все элементы интегрированных систем во взаимосвязи влияют на регулирование численности вредных организмов и, при рациональном использовании, обеспечивают благополучное фитосанитарное состояние сельскохозяйственных угодий [33, 174]. Неотъемлемой составной частью инструментария интегрированной защиты растений является, кроме основных элементов, подсистема мониторингов: экологического, метеорологического, фенологического, агротехнического и фитосанитарного.

Рис. 13.1. Схема системного подхода при принятии решений в реализации интегрированной защиты растений

13.2. Объекты мониторинга

Знание жизнедеятельности культурных растений и их вредных организмов, факторов, определяющих их развитие и распространение – это неперенная основа для организации мониторинга.

Характеристика растений как объекта фитосанитарного мониторинга. При изучении вопросов защиты растений от вредных организмов важно знать действие этих организмов и характер повреждений, вызываемых ими.

В табл. 13.1 представлены 7 жизненно важных функций растений, их ткани, органы, участвующие в половом, вегетативном размножении и запасе питательных веществ [1, 28, 35, 60, 107, 179].

Эти характеристики уже использовались как основа для классификаций болезней растений и различных видов повреждений [111, 112, 139]. При рассмотрении ущерба от вредных организмов и факторов, исходя из этих показателей выделяется более важный компонент системы «растение-хозяин – вредный организм». Важно понимать, что вредные организмы влияют на урожай сельскохозяйственных культур так же, как многочисленные факторы (рис. 13.2). Поэтому при осуществлении фитосанитарного мониторинга необходимо учитывать состояние популяций сельскохозяйственных растений и параметры экологических факторов [35].

Вредные объекты фитосанитарного мониторинга. В качестве объектов мониторинга могут быть вредные объекты (рис. 13.3).

Полезность и вредоносность организмов – условные понятия, применяемые для оценки роли видов растений, животных, грибов, микроорганизмов в природе и сельском хозяйстве с точки зрения человека. В природе нет ни «полезных», ни «вредных» видов, существует тесная эволюционно-обусловленная взаимная приспособленность организмов, при которой каждый вид оказывается необходимым и «полезным», играя определенную роль в экосистемах и являясь носителем уникальной генетической информации [79, 159].

Вредные организмы как объекты мониторинга. Определение «вредный организм» довольно субъективно, и отражает лишь точку зрения человека. Этим термином определяют такие организмы, которые оказывают отрицательное влияние на выживание и благополучие человека, действуя как паразиты, возбудители болезней или переносчики инфекций, конкурируя с ним за пищу, растительные материа-

Таблица 13.1

**Жизненно важные функции растений, их органы,
подвергаемые повреждением вредных организмов и факторов**

Функции	Органы	Размножение
1. Фотосинтез	Стебель, корень	Вегетативное
2. Поглощение, перемещение и транспирация воды	Семена Плоды Цветы Листья	1. Корневища 2. Клубни 3. Луковицы 4. Клубнелуковицы 5. Усы 6. Черешки 7. Розетки 8. Листья 9. Клубнекорень 10. Ризома
3. Дыхание		
4. Поглощение, перемещение элементов питания		
5. Меристематическая активность (рост, развитие и вегетативное размножение)		
6. Защита от вредных организмов, веществ, факторов.		
Иммунитет пассивный – восковой налет, кутикула, толщина стенок, наличие алкалоидов, фенолов, фитонцидов, токсинов.	Ткани	Половое
Иммунитет активный – образование фитоалексинов, реакция сверхчувствительности, образование утолщений, галлов.	Покровные, проводящие, механические, образовательные, основные, выделительные	1. Семена 2. Плоды
	Информационный поток в растение	Запасные вещества
	Регуляторы роста и развития, фитогормоны, ингибиторы	В корнях В стеблях В листьях В семенах В цветках
	Информационный поток для растения: свет, тепло, вода, кислород, CO ₂ , химические элементы, индукторы	Продуктивность (кол-во и качество)
7. Перемещение ассимилянтов от места образования в запасующие органы		Жизнеспособность Сохранность Декоративность
8. Половое размножение		

лы и другие полезные ресурсы, либо просто досаждая ему. С точки зрения агронома по защите растений, «вредными» обозначают виды животных, растений, грибов, микроорганизмов, вызывающих экономически, хозяйственно, эстетически или экологически значимые нарушения жизнедеятельности растений или хранения семенной, продовольственной, кормовой, технической, лекарственной продукции. Важным признаком большинства вредных организмов является способность вызывать (пусть даже редко) большие экономические потери [22, 35, 124, 173].

КОЛИЧЕСТВО И КАЧЕСТВО УРОЖАЯ	
ГЕНОТИП КУЛЬТУРЫ, ВИД, ГИБРИД, СОРТ	
АГРОМЕТЕОРОЛОГИЧЕСКИЕ:	УПРАВЛЕНИЕ:
1. Климат 2. Осадки 3. Солнечная фотосинтетическая радиация 4. Скорость ветра 5. Температура и влажность воздуха и почвы	1. Исполнение решений 2. Сбор и анализ информации 3. Мониторинг 4. Выработка решений
ФИТОСАНИТАРНОЕ СОСТОЯНИЕ:	АГРОТЕХНИЧЕСКИЕ:
1. Болезни 2. Вредители 3. Сорняки	1. Воздействие машин 2. Рациональный комплекс машин и оборудования 3. Способ посева 4. Норма высева 5. Глубина заделки семян 6. Приемы ухода за посевами
ЭНЕРГЕТИЧЕСКИЙ БЛОК	КОНДИЦИОННОСТЬ СЕМЯН (ПОСАДОЧНЫХ МАТЕРИАЛЛОВ):
ЭКОНОМИЧЕСКИЙ	1. Обработка семян 2. Качество 3. Количество, стоимость 4. Всхожесть 5. Характеристика 6. Репродукция 7. Конкуренция
ПЛОЩАДЬ ЛИСТЬЕВ	
СИСТЕМА ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ:	СИСТМА ПРИМЕНЕНИЯ УСТОЙЧИВОСТИ УДОБРЕНИЯ:
1. Устойчивость к неблагоприятным факторам 2. Активизация естественной регуляции 3. Резистентность к пестицидам 4. Толерантность растений	1. Основная предпосевная обработка 2. Подкормка 3. Органические удобрения 4. Ростовые вещества 5. Минеральные удобрения 6. Микроудобрения
ОБЪЕМ КОРНЕВОЙ СИСТЕМЫ	
ИСТОРИЯ ПОЛЯ:	ФАКТОР ВРЕМЕНИ:
1. Освоение целинных, залежных земель 2. Мелиорация 3. Рельеф 4. Ландшафт 5. Севооборот 6. Эрозия 7. Предшественник	1. Срок посадки 2. Период вегетации 3. Срок уборки 4. Продолжительность с/х работ 5. Выполнение с/х работ
АГРОХИМИЧЕСКАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОЧВЫ:	ФИТОСАНИТАРНАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА ПОЧВЫ:
1. Mg, K 2. Ca 3. P ⁵ O ⁵ 4. Микроэлементы 5. N	1. Фитогельминты 2. Возбудители болезней 3. Вредители 4. Сорняки
ПЛОДОРОДИЕ ПОЧВЫ:	
1. Воздушный, водный, тепловой режимы, кислотность 2. Содержание гумуса 3. Толщина плодородного слоя 4. Микробиология почвы	

Рис. 13.2. Схема влияния разных факторов на урожай

Вредители – виды животных, которые нарушают целостность растений или его органов, деформируют их, питаются за их счет, потребляя их вещество и энергию; они снижают количество и качество урожая. Их вредоносность зависит от плотности популяции (ЭПВ –

ВРЕДНЫЕ ОБЪЕКТЫ
Для популяций с/х, лесных, лекарственных, декоративных и других растений, продовольственных, семенных, кормовых запасов, технического, лекарственного сырья и лесоматериалов
ВРЕДОНОСНЫЕ ПОПУЛЯЦИИ ОРГАНИЗМОВ (ВО)
ВРЕДНЫЕ ВЕЩЕСТВА: <ol style="list-style-type: none"> 1. Ядовитые (соли ртути, мышьяка, формалин) 2. Канцерогенные (ДДТ) 3. Мутагенные (колхицин, этиленмин, этилметансульфонат) 4. Тератогенные (бенамил) 5. Радиоактивные (стронций, кобальт, йод) 6. Фиторегуляторы (гербициды) 7. Тяжелые металлы 8. Пестициды 9. Пластмассы
ВРЕДНЫЕ ФАКТОРЫ: <ol style="list-style-type: none"> 1. Климатические 2. Почвенные 3. Антропогенные 4. Биотические

Рис. 13.3. Объекты фитосанитарного мониторинга
(вредные объекты мониторинга)

экономический порог вредоносности). При заселении семенных, продовольственных, кормовых запасов, технического, лекарственного и биологического сырья они значительно снижают качество или превращают их в непригодные к употреблению [106, 107].

Фитопаразиты – это животные организмы или высшие растения, живущие за счет особей растений или грибов, биологически, экологически, эпифитотииологически связанные с ними своими жизненными циклами, постоянно или периодически использующие хозяина как источник пищи, энергии и местообитания [162].

1. Истинные облигатные фитопаразиты – животные, которые характеризуются наличием колюще-сосущего ротового аппарата, слюнных желез и соответствуют другим критериям паразитизма.

Нематоды (Nematoda) – представители отрядов Aphelenchida, Tylenchida, имеющих стилет и эктоферментные железы;

- представители отрядов Triplonchida (Trichodoridae) и Dorylaimida (Longidoridae), имеющих копьё и эктоферментивные железы.

ВРЕДНЫЕ ФАКТОРЫ ДЛЯ ПОПУЛЯЦИИ РАСТЕНИЙ	
I. КЛИМАТИЧЕСКИЕ	
1.	Низкие и высокие температуры
2.	Засуха
3.	Ливни (затопление)
4.	Град
5.	Сильный ветер (ураган, смерч)
6.	Глубина снежного покрова
7.	Корка льда
II. ПОЧВЕННЫЕ	
1.	Недостаток или избыток воды
2.	Высокая или низкая кислотность
3.	Низкое содержание гумуса
4.	Засоление
5.	Избыток вредных химических элементов (алюминий, аммиак, мышьяк)
6.	Недостаток макро и микроэлементов (азот, бор, магний)
7.	Грунтовые воды
III. АНТРОПОГЕННЫЕ	
2.	Кислотные дожди
3.	Смог, пожары
4.	Радиоактивное загрязнение
5.	Высокие дозы минеральных и органических удобрений
6.	Близкие грунтовые воды
7.	Уплотнение почвы
8.	Гербициды в севооборотах
9.	Ксенобиотики (соли тяжелых металлов)
IV. БИОТИЧЕСКИЕ	
1.	Фитогенные
2.	Зоогенные
3.	Микробогенные

Рис. 13.4. Схема влияния вредных факторов на популяции сельскохозяйственных растений

Типичные фитопаразиты – земляничная нематода *Aphelenchoides fragariae*; стеблевая нематода *Ditylenchus dipsaci*; эктопаразиты корней – паратилеи *Paratylenchus* spp., норовая нематода *Radopholus similis*, золотистая картофельная нематода *Globodera rostochiensis*, галловые нематоды *Meloidogyne* spp.

Клещи (класс паукообразные Chelicerata) – представители отряда акариформные клещи Acariformes, имеющие колюще-сосущие ротовые органы и слюнные железы.

Типичные фитопаразиты – паутинные клещи *Tetranychus* spp., смородинный почковый клещ *Cecidophyopsis ribis*, виноградный войлочный клещ *Eriophyes vitis*.

Рис. 13.5. Схема взаимосвязей фитосанитарного мониторинга и составления прогноза и сигнализации развития вредного организма для рекомендаций в реализации интегрированной системы защиты растений (ИСЗР)

Насекомые (класс Insecta) – представители отрядов Homoptera (равнокрылые), Hemiptera (клопы), Thysanoptera (трипсы), Hymenoptera (перепончатокрылые), Diptera (двукрылые), имеющие колюще-сосущие ротовые органы и слюнные железы.

Типичные представители фитопаразитических насекомых: цикадки (Cicadinea), листоблошки (Psyllinea) – яблонная медяница *Psylla mali*, белокрылки (Aleurodinea), тли (Aphidinea), кокциды (Coccinea) – червецы и щитовки, слепняки (Miridae) – свекловичный клоп *Polymerus cognatus*, щитники (Pentatomidae) – вредная черепашка *Eurygaster integriceps*, трипсы (Terebrantia) – цветочный трипс *Frankliniella occidentalis*, орехотворки (Cynipoidea).

2. Полуфитопаразиты или факультативные фитопаразиты, фитопаразитоиды – это животные с грызущим ротовым аппаратом, паразитирующие в личиночной фазе развития внутри органов растений.

Клещи (класс паукообразные Chelicerata) – представители отряда акариформные клещи Acariformes, семейства мучные клещи Acaridae.

Типичные факультативные фитопаразиты – мучной клещ *Acarus siro*, волосатый обыкновенный клещ *Glycyphagus destructor*, луковый клещ *Rhyzoglyphus echinopus*.

Насекомые (класс Insecta) – представители отрядов жуков (Coleoptera), бабочек (Lepidoptera), перепончатокрылых (Hymenoptera), двукрылых (Diptera).

Типичные фитопаразитоиды: зерновки (Bruchidae) – гороховая зерновка *Bruchus pisorum*, трубковерты (Attelabidae) – вишневый долгоносик *Rhynchites auratus*, листовертки (Tortricidae) – яблонная плодожорка *Laspeyresia pomonella*, стеклянницы (Sesiidae) – яблонная стеклянница *Aegeria myopaeformis*, моли (Gelechidae) – картофельная моль *Phthorimaea operculella*, древоточцы (Cossidae), древесница вьедливая *Zenzera pyrina*, стеблевые пилильщики – (Cephidae) – хлебные пилильщик (*Cephus Pygmaeus*), мухи-цветочницы (Anthomyiidae) – луковая муха *Delia antiqua*, мухи-псилиды (Psilidae) – морковная муха (*Psila rosae*), галлицы (Cecidomyiidae) – гессенская муха *Mayetiola destructor*.

Простейшие (Protozoa) – жгутиковые, возбудители болезни некроза флэмы кофе, кокосовой и масличной пальм. Если в медицинской и ветеринарной паразитологии многие простейшие являются возбудителями опасных болезней животных, то в защите растений их значение недостаточно изучено.

Бесхлорофилльные растения фитопаразиты – облигатные фитопаразиты, утратившие функции фотосинтеза, у которых, соответственно, произошла редукция листьев, превратившихся в небольшие чешуйки, а питание за счет растения-хозяина привело к утрате корня. К ним относят опасных паразитов сельскохозяйственных культур – различные виды родов повилика (*Cuscuta*), заразиха (*Orobanchе*), а также паразита лесных пород – петров крест *Lathracea squamaria*.

Растения из семейства норичниковые (*Scrophulariaceae*) – являются полупаразитами (погремок, марьянник, очанка и др.) с частично редуцированной корневой системой, но сохранившими зеленые листья. К ним относят и омелу (*Viscum*), которая растет на ветвях деревьев.

Для фитопаразитологии, кроме растений-хозяев, объектом исследований могут быть грибы (гифомицеты). Многие фитопаразитические нематоды, клещи и насекомые, питающиеся мицелием грибов, являются облигатными паразитами.

Возбудители болезней – фитопатогены, способные вызывать патологический процесс и заболевание растений, нарушить основные функции растений, использовать их вещества и энергию, снижать их продуктивность, качество урожая и доводить их до гибели. В период хранения семян, плодов, запасающих органов (корнеплоды, клубни, луковицы и т.д.) и органов вегетативного размножения (корневища, клубнелуковицы, черенки и т.д.) они вызывают болезни, а также их гниение, брожение и гибель. Многие возбудители болезней вызывают эпифитотии сельскохозяйственных культур и причиняют значительный ущерб в период вегетации и во время хранения [90, 122, 174, 183].

Конкуренты – растения, которые конкурируют с культурными растениями за воду, питательные вещества, свет и место, и значительно снижают их продуктивность (сорняки, падалица) [12, 95, 105].

Аллелопатия (взаимное страдание) – прямое или косвенное взаимодействие двух или нескольких видов растений, из которых одно или оба оказывают химическое влияние на другое, в результате семена не прорастают, проростки гибнут (кустарники и травянистые растения, белая акация, эвкалипт).

Переносчики возбудителей болезней – вредители и фитопаразиты, которые, кроме прямого вреда, могут причинять косвенный вред, осуществляя перенос и заражение растений возбудителями, которые в несколько раз опаснее для растений, чем переносчики (тли, цикады, клопы-вирусы, нематоды-переносчики (*Xiphinema*, *Longidorus*,

Trichodorus) вирусов, повелика – вирус курчавости верхушки сахарной свеклы, мухи-возбудители бактериозов) [36, 96, 121].

Резерваторы – представители дикой, культурной флоры, сорняки, в (на) которых сохраняются или размножаются возбудители болезней и фитопаразиты сельскохозяйственных культур [143].

Значение любого вредного организма определяется размером наносимого им ущерба. Ущерб может поддаваться количественному исчислению (снижение урожая), хотя часто необходимы и качественные оценки (качество продукции, жизнеспособность, сохранность посадочного материала и семян, декоративность). Более низкое качество продукции или просто запоздалое созревание урожая могут оказывать сильное влияние на курс цен, особенно овощных культур с их колеблющейся стоимостью [143].

На рис. 13.6 представлены взаимосвязи разных представителей вредных организмов.

Рис. 13.6. Вредные организмы для популяции растений, запасов, сырья

Вредное вещество – любое химическое соединение или элемент в его критической концентрации, наносящее растениям урон (вред),

вызывающее болезнь и даже гибель, снижающее количество и качество продукции, семян и посадочного материала [34, 80].

Вредные факторы – факторы, которые воздействуют на растения отрицательно, задерживая их рост и развитие, снижают их продуктивность, качество продукции, приводя их к гибели [51, 112].

На растения оказывают влияние биотические (биогенные) факторы, которые подразделяются на фитогенные (воздействие растений и продуктов их жизнедеятельности), зоогенные (воздействие животных и продуктов их жизнедеятельности) и микробогенные факторы. Микробогенные факторы (микроорганизмы, продукты их жизнедеятельности) влияют на прорастание семян, качество продукции. Зоогенные факторы (деятельность кротов, термитов, муравьев, моча собак на газонах) косвенно влияют на продуктивность, декоративность растений. Фитогенные факторы (аллелопатия, фитонициды, токсины) проявляют себя при смешенных посевах, уплотнении и после вырощивания растений [51, 105, 106].

Полезные организмы как объекты мониторинга. В качестве объекта фитосанитарного мониторинга должны быть и полезные организмы. «Полезные» виды не кормятся за счет ресурсов, ценных для человека, они являются хищниками или паразитами вредных организмов, поддерживают рост и развитие растений за счет симбиотических отношений. Такие виды правильнее считать союзниками, поскольку они прямо или косвенно помогают человеку в получении оптимальных урожаев сельскохозяйственных культур и их сохранении [72, 79, 217, 236].

Вредные организмы могут быть и полезными [7].

Нематоды (фитогельминты), как пример многофункциональности вредного организма, могут быть:

1) фитопаразитами:

- а) вредителями, вред которых зависит от их численности – свыше ЭПВ (криконемы, паратилехи, свекловичная цистообразующая нематода),
- б) фитопатогенами – возбудителями фитогельминтозов (глободероз, мелойдогиноз картофеля и томата; дитилехоз лука и чеснока, ангвиноз пшеницы) [143];
- 2) возбудителем комплексной болезни (мелойдогиноз – фузариоз кенафа, пратилехоз – фузариоз зерновых) [59];

- 3) участником комплексной болезни (сухая и мокрая гниль клубней – грибы, бактерии, фитогельминты и сапробиотические нематоды) [43, 167];
- 4) переносчиками, векторами возбудителей болезней:
 - а) неповирусов – лонгидориды, тобравирусов – триходориды,
 - б) бактерий *Corynebacterium* – ангвины, афеленхоиды,
 - в) грибов *Botrytis*, *Phoma* – дитиленхи, *Verticillium* – пратиленхи [59, 96];
- 5) фактором почвоутомления (пратиленхи, цистообразующие нематоды), и вызывать:
 - а) раны и некрозы (паратиленхи, пратиленхи, цитрусовая нематода, ксифинема, дитиленхи, скутелонемы),
 - б) биохимические и физиологические изменения в растениях (мелойдогины, глободеры, дитиленхи).

Нематоды – как биологическая модель. В двухтомной монографии «Нематоды как биологическая модель» (Zucherman, 1980) свободнодвижущую нематоду *Caenorhabditis elegans*, как многоклеточный организм, сравнивают по своему значению при изучении комплекса биологических проблем с общеизвестной микробиологической моделью – кишечной палочкой *Escherichia coli* [17]. Более 20-ти лет культуру нематод *C. elegans* используют в таких научных областях как биология, генетика, при изучении фундаментальных процессов в токсикологии, фармакологии, геронтологии, физиологии и биохимии. Эта нематода стала основным модельным организмом для генетиков-эволюционистов и эмбриологов, и представляет первый многоклеточный организм с полностью расшифрованным геномом, тем самым обеспечивая ученых поразительной базовой информацией о функции генов. Секвенирование (определение последовательности генов) генома *C. elegans* послужило необычайно мощным орудием для проведения фундаментальных исследований.

Нематоды могут быть полезными для человека:

- а) использование энтомопатогенных нематод в борьбе с вредителями [53];
- б) использование хищных нематод (мононхиды, сейнуры, дориды) в борьбе с фитогельминтами [72];

- в) использование микогельминтов в борьбе с фитопатогенными грибами (микогельминт *Aphelenchoides saprophilus* в борьбе с розовой снежной плесенью озимой пшеницы) [59, 180];
- г) использование фитогельминтов в борьбе с сорняками (горчакова нематода *Paranguina picridis* применялась в борьбе со злостным сорняком – горчаком розовым) [48];
- д) использование нематод-девисапробионтов как транспортное средство доставки бактерий, биопрепаратов в разные органы растений [59];
- е) производство продуктов жизнедеятельности нематод с целью получения биологических активных веществ [7, 59];
- ж) переработка посредством нематод и бактерий биоорганических отходов [7].

Объектами фитосанитарного мониторинга должны быть хищные и паразитические членистоногие, в меньшей мере – энтопатогенные нематоды (*Heterorhabditis*, *Steinernema*), грибы (*Entomophthora*, *Beauveria*, *Verticillium* и др.), микроспоридии (*Nosema*, *Vairimorpha*), бактерии (*Bacillus*), вирусы (*Baculovirus*) [33, 38].

В мониторинг полезных организмов входит учет деятельности полезных видов, регулирующих численность фитофагов, возбудителей болезней растений и сорняков, выражаемой в критериях их эффективности. Критерий эффективности естественных регуляторов численности вредных видов – это такое соотношение численности «хищник–жертва», «антагонист–фитопатоген», или такая степень паразитирования (процент зараженности), при которой исчезает необходимость в каких-либо обработках защищаемого растения [36, 37, 40, 76, 236].

Таким образом, основой принятия решения об осуществлении интегрированной защиты растений от вредных организмов являются результаты регулярного мониторинга посевов и посадок и разработанные на их основе краткосрочные и долгосрочные прогнозы. Под мониторингом понимают способ слежения и контроля за фитосанитарной ситуацией сельскохозяйственных угодий на основе эпифитиологических данных о распространенности вредных организмов, веществ, факторов, критериях эффективности естественных полезных организмов с целью принятия решения об интегрированной защите растений и оценке ее эффективности. Целью мониторинга также является обнаружение изменений чувствительности и виру-

лентности в популяциях вредных организмов или возникновения резистентности к пестицидам.

13.3. Фитогельминтологический мониторинг в России

Одной из важнейших составляющих Государственного ветеринарного и фитосанитарного надзора является мониторинг, включающий наблюдение, прогнозирование, ФГЗ, установление причин и условий возникновения карантинных болезней растений, в том числе нематодных [44].

Фитогельминтологический мониторинг должен рассматриваться как подсистема более общих – фитосанитарного, эпифитотиологического и экологического мониторинга (см. рис. 13.1). С другой стороны, фитогельминтологический мониторинг должен быть составной частью карантинного и фитосанитарного надзора.

Объекты фитогельминтологического мониторинга

Фитогельминты или паразитические нематоды растений – это круглые черви (класс *Nematoda*). Их величина колеблется от 0,3 до 8 мм, в среднем их длина около 1 мм. В отличие от других нематод, фитогельминты вооружены стилетом или копьём. Прокалывая стилетом стенки клеток растений, они всасывают их содержимое. Кроме того, фитогельминты вызывают своеобразные патологические реакции в тканях растений и являются возбудителями болезней, или патогенами.

За весь период изучения фитогельминтологической ситуации в областях и республиках России были зарегистрированы следующие фитогельминтозы: глободероз картофеля, мелойдогеноз овощных и цветочно-декоративных растений в защищенном грунте, мелойдогеноз льна, земляники, гетеродероз клевера лугового, гороха, свеклы, зерновых, пунктодероз злаковых трав; дитиленхоз (клубневая нематода) картофеля, хмеля, дитиленхозы (стеблевая нематода) клевера лугового, лука, чеснока, земляники, флоксов, нарциссов, тюльпанов, гиацинтов, афеленхоидоза риса, земляники, хризантемы, декоративных папоротников; ангвинозы пшеницы и злаковых трав; пратиленхоз, паратиленхоз клевера лугового, гексатилез клубней картофеля, кактодероз кактусов, дитиленхоз шампиньонов [145, 173].

В конце XX-го и в начале XXI-го веков характер эпифитотий отмечен для глободероза картофеля, вызываемого золотистой картофельной нематодой. Массовое поражение глободерозом наблюдается

на приусадебных участках, где картофель выращивают в монокультуре. Эпифитотические очаги глободероза появляются на полях севооборотов, где насыщенность картофелем превышает 20%. В связи с нарушением севооборотов [44, 143] и увеличением числа огородов и мелких участков под картофель количество очагов глободероза будет возрастать [170].

Выращивание нематодоустойчивых сортов картофеля не привело к снижению количества очагов глободероза, поскольку владельцы ЛПХ выращивают смесь клубней глободероустойчивых и восприимчивых сортов картофеля, что поддерживает популяции ЗКН в почве. В связи с массовым поражением растений глободероустойчивых сортов фитофторозом в семенном материале, возрастает число клубней сортов относительно устойчивых к фитофторозу, но восприимчивых к глободерозу, поэтому и увеличивается плотность популяции золотистой картофельной нематоды в почве [170].

В связи с возрастанием завоза семенного картофеля из Европы увеличивается вероятность проникновения на территорию России бледной картофельной нематоды, которая вызывает глободероз нематодоустойчивых сортов и гибридов картофеля.

Вторым фитогельминтозом по значимости и распространенности является мелойдогинох овощных культур в защищенном грунте. Завезенные с посадочным материалом галловые нематоды широко распространились в тепличных хозяйствах и снижают урожайность огурца и томата на 20–60% [168].

Дитиленхозы картофеля, лука, чеснока широко распространены в картофеле- и овощехранилищах и причиняют значительный ущерб при их хранении. Массовое поражение дитиленхозом клубней и луковых будет продолжаться до тех пор, пока не будет налажен фитогельминтологический контроль за посадочным материалом [167].

В связи с увеличением числа садоводческих товариществ возрастает распространение дитиленхоза и афеленхоидоза земляники и цветочно-декоративных растений [130, 167].

В связи с расширением площадей под лугами и пастбищами расширяются очаги паратилленхоза, пратилленхоза, дитиленхоза клевера лугового и фитогельминтозов (ангвинозы, пратилленхозы, пунккодорозы) злаковых трав [91, 93].

Корневую систему большинства сельскохозяйственных, декоративных, цветочных, лесных растений поражают эктопаразитические (*Helicotylenchus*, *Rotylenchus*, *Tylenchorhynchus*, *Paratylenchus*, *Criconema*,

Criconemoides), эндопаразитические (*Pratylenhus*, *Pratylenchoides*, *Hirschmanniella*) нематоды, а также нематоды – переносчики вирусов родов *Xiphinema*, *Paralongidorus*, *Longidorus*, *Paratrichodorus*, *Trichodorus* [91, 96, 99, 130, 145, 173].

Для планирования мероприятий по защите и карантину растений от фитогельминтозов необходимо знание их современной распространенности, зон вредоносности, а также размера наносимого ущерба.

Фитогельминтологический мониторинг. Трактовка этого понятия включает три положения:

1. Это система наблюдений, оценки и прогнозирования изменений фитогельминтологической ситуации и объектов окружающей среды;
2. Выявление изменений в эпифитотической ситуации, которые вызваны экологическими, в том числе антропогенными, и социальными воздействиями;
3. Система является информационной и не включает подсистему управления ситуацией.

По масштабам различают мониторинги локальные, региональные, федеральные и глобальные. По продолжительности мониторинг может быть долгосрочным и краткосрочным. Выбор временного интервала определяется поставленными задачами, а также техническими, финансовыми и кадровыми возможностями.

Эффективность мониторинга может быть обеспечена лишь при согласованном выборе относительно небольшого числа фитогельминтозов и наиболее информативных показателей. Сбор информации по выбранным показателям должен быть по силам специалистам Россельхознадзора, а учет и методы – просты и надежны. Выбор фитогельминтозов для мониторинга проводится на уровне федеральном, региональном и сельскохозяйственной культуры [38, 44, 173]. Определяют удельную значимость каждого фитогельминтоза по следующим критериям: идентификационным, карантинным, экономическим, экологическим, социальным, методологическим. В России в настоящее время объектами фитогельминтологического мониторинга на федеральном уровне являются 8 видов (золотистая и бледная картофельные, соевая цистообразующие нематоды, сосновая стволовая нематода, колумбийская, ложная колумбийская, корневая галловые нематоды, ложная галловая нематода, рисовой афеленхоид).

Картирование очагов мелойдогиноза позволяет выбрать схемы и способы обеззараживания почвы и другие защитные приемы, исходя из

степени развития мелоидогиноза и распределения очагов по площади. Имея картосхемы одной тепличной площади за несколько лет, можно наглядно судить об эффективности проводимых мероприятий.

Систему фитогельминтологического мониторинга можно представить в виде схемы (рис. 13.7).

Рис. 13.7. Схема модели фитогельминтологического мониторинга

В банке данных о возбудителе фитогельминтоза должна быть собрана информация о систематическом положении, идентификации, вредоносности, распространенности, динамике развития, биологии, экологии фитогельминта, эпифитотиологии и методах обнаружения, обследования, диагностики. В характеристике поражаемой культуры

(растения-хозяина) должны найти отражение биология, экология, фенология, агротехника методы защиты и т.д. [170].

Мониторинг проводится, прежде всего, для практики, и его первостепенная задача – оценить фитогельминтологическую и эпифитотиологическую обстановку, предвидеть тенденции ее изменений и информировать об этих изменениях специалистов сельского хозяйства, ученых, администрацию для принятия решения с целью долгосрочного и оперативного управления ситуацией. С этих позиций, а также с обязательным учетом разнообразия и специфики фитогельминтов, фитогельминтозов, сельскохозяйственных культур, и следует подходить к концепции фитогельминтологического мониторинга в России в целом и по ее отдельным регионам [22, 101, 173].

В конце XX века в России фитогельминтологический мониторинг сельскохозяйственных культур осуществляли фитогельминтологические лаборатории (ФГЛ) при областных станциях по защите растений (СТАЗР). При нашем непосредственном участии было разработано положение о лабораториях, штатное расписание, обязанности специалистов, перечень типового оборудования и материалов, список наиболее опасных видов фитогельминтов. Ежегодно специалисты 38-ми ФГЛ анализировали более 200 тыс. растительных образцов и более 500 тыс. почвенных проб, обследовали 600–900 тыс. га, при этом возбудителей фитогельминтозов выявляли на 11–19% обследованной площади.

Разработанные нами методы диагностики, выявления, учета фитогельминтозов и оценки их вредоносности широко применялись специалистами ФГЛ. Итоги деятельности ФГЛ были подведены на Всесоюзном семинаре-совещании «Роль современных методов борьбы с фитогельминтами в интегрированной системе защиты растений» в г. Смоленске в 1990 г. [145]. В результате работы специалистов ФГЛ была изучена фитогельминтологическая ситуация в 38-ми областях и краях России. Из 40-ка видов наиболее экономически важных фитогельминтов были обнаружены 27 возбудителей фитогельминтозов. Наиболее широко распространены следующие фитогельминтозы: глободероз картофеля (36 областей и краев), бидероз зерновых [32], мелойдогиноз овощных культур защищенного грунта [37], дитиленхоз картофеля [26], лука и чеснока [23]. В отдельных областях обнаружены клеверная [7], люцерновая [6], свекловичная [4], соевая [2] гетеродеры, северная галловая нематода [3], рисовый [3] и земляничный [3] афеленхоиды; земляничный [5] и хмелевый [2] дитиленхи. Кроме того, выявлены очаги злаковой, капустной,

хмелевой цистообразующих нематод, британской и южной мелойдогин, стеблевой нематоды на хмеле, флоксе, тюльпане, хризантемной нематоды, пурпурной ангвины, а также корневые экто- и эндопаразитические нематоды земляники и кормовых трав [143, 145].

По данным специалистов ФГЛ, потери урожая достигали 30–70% от мелойдогиноза овощных культур в защищенном грунте, глободероза картофеля в личных подсобных хозяйствах, бидероза зерновых в Башкирстане, Татарстане, Горьковской области, гетеродероза люцерны в Ставропольском и Краснодарском крае, афеленхоидоза риса в Астраханской области и Краснодарском крае, дитиленхоза картофеля, лука, чеснока во многих областях и краях России.

При изучении вредоносности фитогельминтозов (пратиленхоза клевера, афеленхоидоза риса и мяты, мелойдогиноза огурца, томата, картофеля, глободероза картофеля, дитиленхоза лука и чеснока, комплексных болезней клевера), потери урожая от фитогельминтозов на этих сельскохозяйственных культурах колебались от 5 до 100% [143].

В XXI веке ФГЛ и СТАЗР были закрыты. В настоящее время фитогельминтологический мониторинг осуществляют Россельхозцентр и Россельхознадзор.

Удачным примером фитогельминтологического мониторинга является наблюдение за распространением возбудителя глободероза картофеля – золотистой картофельной нематоды (ЗКН). Первый очаг глободероза в России был зарегистрирован в 1948 г. в Калининградской области. В 1965 г. ЗКН была обнаружена в 7-ми областях, 204-х районах, 12-ти городах, 11-ти хозяйствах, на 8868-ми приусадебных участках. Площадь заражения составила 1075 га. В 2004 г. очаги глободероза обнаружены в 56-ти областях, 616-ти районах, 127-ми городах, 7874-х населенных пунктах, 337-ми хозяйствах и на 173 183-х приусадебных участках. Всего заражено ЗКН 53320 га сельскохозяйственных угодий. За 39 лет площадь под очагами ЗКН возросла в 50 раз. Выявление очагов глободероза и обнаружение ЗКН осуществляют визуальным и дистанционным способами, методами отбора и анализа почвенных образцов, сметок, клубней и биотестами.

В 2019 г. очаги ЗКН обнаружены в 58-ми субъектах РФ, в 751-м муниципальном районе и городском округе. Общая площадь выявленных очагов ЗКН составила более 393 121 га сельскохозяйственных угодий. Фитогельминтологический контроль за картофелеводческими хозяйствами привел к тому, что в полях севооборотов очаги ЗКН были ликвидирова-

ны. Сложнее решить эту проблему в частном секторе (фермерские, крестьянские, личные подсобные хозяйства), в силу большой численности и разбросанности очагов глободероза. Кроме того, эти хозяйства выращивают восприимчивые и нематодоустойчивые сорта картофеля. Если для сортов зарубежной селекции районирование разрешено только для глободероустойчивых сортов, то для отечественных сортов картофеля этот запрет не введен. Поэтому продолжается выращивание восприимчивых сортов: Невский, Лорх, Адретта и др. Кроме того, появилось большое количество бесхозных, заброшенных, необрабатываемых участков, почва которых заражена цистами ЗКН, в которых более 10-ти лет могут сохраняться жизнеспособные личинки [150, 159].

Сложность проведения фитогельминтологического карантинного мониторинга за возбудителями глободероза картофеля и его эффективность зависят от успеха взаимодействия Россельхознадзора и его сети с многочисленными организациями и частными лицами (рис. 13.8).

Ко всем без исключения производителям должно предъявляться главное требование – продажа картофеля только при предоставлении карантинного сертификата. Это требует постоянного мониторинга за фитогельминтологическим состоянием посадок картофеля. Фитогельминтологическое картирование сельскохозяйственных угодий проводится в развитых странах в законодательном порядке, и стало важным элементом землеустройства, защиты и карантина растений. Методология картирования полей и приусадебных участков разработана учеными ВИГИС [101, 151].

Практически бесконтрольно, с точки зрения фитогельминтологического мониторинга, торгуют картофелем на рынках и базарах. Необходимо и здесь найти такую форму влияния, посредством которой обеспечивался бы постоянный карантинный контроль. Наш и зарубежный опыт показывает, что такая форма существует. Это – наличие карантинного сертификата на картофель и получение соответствующего права продажи на рынке. Таким образом, сертификация является универсальным механизмом карантинного контроля за реализацией картофеля на всех трех уровнях, способным улучшить фитосанитарное состояние страны.

Рис. 13.8. Три уровня взаимоотношений госкарантина и организаций, учреждений, частных лиц, произносящих, продающих и покупающих семенной, продовольственный, технический и кормовой картофель

13.4. Средства и методы диагностики фитогельминтозов

Фитогельминтологическая диагностика подразделяется на клиническую и эпифитотиологическую. Клиническая диагностика фитогельминтозов направлена на распознавание симптомов болезни, идентификацию карантинного или особо опасного объекта и обнаружение фитогельминта в растении, его органах и семенах, в почве и других субстратах.

Для выявления, распознавания, учета фитогельминтозов применяют следующие методы: методы выделения возбудителя, его идентификации и установления, что фитогельминт вызывает болезнь; методы выявления и учета (балльная шкала для оценки поражения растений)

фитогельминтозов, имеющих характерные симптомы; дистанционные методы (визуальные, аэровизуальные, аэрофотосъемка); методы эпифитотиологического картирования сельскохозяйственных угодий [143].

Для идентификации возбудителей ФГЗ применяют следующие методы:

- микроскопический,
- электронно-микроскопический,
- сканирующей электронной микроскопии,
- серологический,
- иммуноферментного анализа,
- электрофореза в полиакриламидном геле,
- молекулярной гибридизации и полимеразной цепной реакции,
- растений-индикаторов с целью выявления видов ФГ в почве (клубневой дитилеух, галловые нематоды, свекловичная, соевая, клеверная гетеродеры и др.),
- растений-дифференциаторов с целью определения видов, патотипов, рас фитогельминтов (глободероз картофеля, гетеродероз зерновых, сои, мелойдогиноз овощных культур, дитилеухозы сельскохозяйственных культур).

Кроме определения возбудителя фитогельминтоза, для диагностики фитогельминтов важно знать о численности фитогельминтов в растениях и плотности популяций в почве. Это подчеркивает исключительное значение количественных методов в диагностике фитогельминтозов [68, 104, 235].

Методы обнаружения и выделения фитогельминтов из растительного материала: визуальный, компрессорный, инкубационный, центрифужно-флотационный и метод гомогенизации и ватного фильтра. Методы подсчета червеобразных нематод подразделяются на динамические (использование движения нематод), механические (пассивное выделение нематод путем декантации, отмучивания, седиментации, флотации, процеживания и т.д.), комбинированные (сочетающие динамический и механический принципы), биологические (основанные на проявлении симптомов у растений) [143].

Для метода растений-индикаторов при фитогельминтологической диагностике почв и других субстратов возможны три подхода к использованию: 1) выявление специфической биологической реакции,

вызываемой фитогельминтом у определенного вида растения-индикатора; 2) стимуляция выхода личинок из яиц и диапаузы, привлечение к растению-индикатору, в котором они заканчивают свое развитие, и по взрослым особям определяют вид фитогельминта; 3) установление роли фитогельминта как переносчика или вектора возбудителей вирусных и бактериальных болезней [120, 121, 167, 168, 183, 208].

Методы обнаружения и подсчета цистообразующих нематод в почве. Цисты извлекают с помощью метода промывки или флотационно-вороночным методом, а также цистовыделителями [101].

Разработанные в настоящее время методы диагностики глободероза имеют свои недостатки и преимущества, и ни один из них не является универсальным [11]. Поэтому эти методы необходимо применять целенаправленно, комплексно, используя их лучшие показатели (рис. 13.9).

Методы эпифитотиологической диагностики и технология сбора (получения) этой информации, алгоритмы обработки собираемых данных основаны на теоретических представлениях о развитии эпифитотиологического процесса при фитогельминтозах, взаимоотношениях популяций паразита, хозяина и окружающей среды в условиях хозяйств разного типа (коллективные, фермерские, крестьянские, личные подсобные хозяйства, агрофирмы, тепличные комбинаты) [143].

Анализ данных диагностики фитогельминтозов направлен не только на фиксацию состояния, но является составной частью эпифитотиологической диагностики и нацелен на прогноз развития фитогельминтозов и их вредоносности [170].

Все количественные оценки развития фитогельминтозов, состояния популяций фитогельминтов и защищаемых растений, экологических факторов должны проводиться в соответствии с требованиями статистики, допустимого минимального уровня точности, но с учетом пределов ошибки. Задача диагностики сводится к тому, чтобы число образцов, выборок, проб было как можно меньше, но они должны достаточно точно отразить развитие фитогельминтоза и его динамику в пространстве и во времени. К этому сводится оптимизация методов диагностики фитогельминтозов и их стандартизация (полное единообразие методов и обработки информации) [37, 81, 173].

Современный курс на специализацию земледелия, сокращение набора культур в севооборотах, появление разного типа хозяйств – от фермерских, крестьянских до мощных агрофирм – будет со-

Рис. 13.9. Схема применения разных методов выявления и диагностики очагов картофельных глободер

проводятся увеличением распространенности и вредоносности фитогельминтов. Их микроскопические размеры, большое видовое разнообразие, многочисленные факторы передачи делают фитогельминтологическую диагностику фундаментом всей эпифитотиологической и фитогельминтологической работы [5, 145, 147, 166].

Фитонематоды, которые заселяют органы растений и почву, представляют собой комплекс нематод разных экологических групп. Кроме паразитических нематод растений или фитогельминтов, в не-

матодофауне всегда присутствуют сапробиотические, хищные нематоды, микофаги. Поэтому когда мы пишем «фитогельминтологическая диагностика», фитогельминтозы, то сразу уточняем и отделяем одну группу фитонематод, то есть паразитических нематод растений – фитогельминтов, от других экологических групп фитонематод. Фитогельминтологическая диагностика и картирование сельскохозяйственных угодий (в особенности селекционных, семеноводческих хозяйств, питомников, теплиц) проводятся во многих странах, в том числе в России, в законодательном порядке, и стали важными элементами карантина и защиты растений [36, 101, 112, 116, 120, 190]. Установление причин угнетения растений, а также изучение вредоносности, распространения паразитических нематод при обследовании посадок и полей можно осуществить только в лабораторных условиях при фитогельминтологическом анализе образцов почвы и корней растений.

Фитогельминтологическая ситуация области или республики оценивается специалистами-фитогельминтологами на основе данных обследований посевов, насаждений, теплиц, питомников, зерно- и овощехранилищ, результатов анализа растений, семян, почвы, подтвержденных сообщений специалистов по карантину и защите растений о проявлениях фитогельминтозов. Кроме этих сведений используются данные, имеющиеся в контрольно-семенной инспекции о рисовой листовой и пшеничной нематодах, дитилинхах [145].

Работы по оценке фитогельминтологической ситуации в хозяйстве, районе, области, республике состоят из 4-х этапов: подготовительного, полевого, лабораторного и оформительного [38, 73, 74, 101, 143].

На подготовительном этапе работы специалисты-фитогельминтологи обобщают наблюдения специалистов карантина и защиты растений, агрономов хозяйств о поражении сельскохозяйственных культур паразитическими нематодами, о симптомах поражения растений, которые могли быть вызваны ФГЗ, выбирают объекты (культуры и виды фитогельминтов) для обследований. При планировании полевых работ намечают, в первую очередь, обследование полей, насаждений, хранилищ, теплиц селекционных, опытных учреждений и семеноводческих хозяйств [143].

Задачи второго этапа состоят в проведении обследований, в выявлении очагов ФГЗ, в результате которого получают сведения о пораженности сельскохозяйственных культур нематодными болез-

ниями, их распространенности на обследуемой площади, степени поражения каждой культуры и т.п. В хозяйствах обследуют, в первую очередь, питомники, теплицы и участки, где выращивают рассаду или саженцы, а также поля, с которых поливная и дождевая вода может поступать на нижерасположенные посевы [167, 168].

Аэровизуальные и маршрутные обследования проводят в целях получения материалов о поражении ФГЗ сельскохозяйственных культур на большой территории района. Количество и площадь обследуемых полей устанавливают в зависимости от общей площади культуры с таким расчетом, чтобы охватить наблюдениями не менее 10% площади посева (насаждения). Маршрутные обследования однолетних культур проводят, главным образом, во второй половине вегетации растений (когда произойдет увеличение численности фитогельминтов), перед или после уборки урожая. Многолетние культуры обследуют весной или осенью. Однако сроки обследования могут меняться в зависимости от ФГЗ, культуры и географической зоны [73, 120, 121, 143].

Организация учета состоит в общей оценке состояния растений, в отборе образцов растений и их тщательном осмотре. В одних случаях, когда присутствуют ясно выраженные симптомы ФГЗ, составляют сноп (рисовая листовая нематода) или осматривают растения непосредственно в поле или теплице (галловые нематоды). В случаях отсутствия специфических симптомов отбирают образцы растения и почвы с участков ослабленного роста и внешне здоровые для последующего фитогельминтологического анализа [74, 168].

В задачи фитогельминтологического обследования входит также сбор данных о вредоносности ФГЗ и установление зависимости проявления очагов ФГЗ от вида растения и от факторов внешней среды – типа и механического состава почвы, водного режима, предшественника, количества и качества удобрений и т.д. При проведении обследований следует иметь в виду, что проявление ФГЗ может усиливаться или ослабевать в зависимости от погодных условий, сорта, фазы развития растений, почвенных условий, уровня агротехники и т.д. [39, 67, 68, 170].

После сбора образцов растений и почвы, проб зерна, клубней, корнеплодов из хранилищ, образцов посадочного материала из питомников и теплиц, проводят их фитогельминтологический анализ в лаборатории.

13.5. Визуальные, аэровизуальные, дистанционные методы диагностики ФГЗ

Для эпифитотиологической оценки состояния почв, посадок, насаждений определяют распространенность (в %) или частоту встречаемости пораженных ФГЗ (обычно в баллах). Основным элементом оценки фитогельминтологической ситуации или интенсивности развития ФГЗ является показатель проявления болезни. Он определяется глазомерно, по интенсивности проявления симптомов. Симптомы на уровне растения, популяций растений являются основой для визуального, аэровизуального и дистанционных методов диагностики ФГЗ.

Симптомы, признаки, характеристики ФГЗ как основа выявления их очагов, балльной оценки их степени развития. ФГЗ, как болезни вызываемых разнообразными видами паразитических нематод, характеризуют себя в первую очередь многообразием симптомов, которые проявляются патологической реакцией на уровне клетки, ткани, поражением органа или растения, популяцией растений.

Симптомы фитогельминтозов, наблюдающиеся у растений, зависят от видовой принадлежности паразита, его локализации в органах, возраста и вида растения-хозяина. Фитогельминтозы по проявлению симптомов можно разделить на три группы: 1) с ярко выраженными симптомами и признаками на надземных органах (ангвинозы, афеленхоидозы риса, земляники, мяты; дитиленхоз клевера, люцерны, бурсафеленхоз сосны); 2) со специфическими симптомами при поражении подземных органов (мелойдогинозы, гетеродерозы, глободерозы, субангвиноз, дитиленхозы картофеля, лука, чеснока); 3) с неспецифическим характером проявления, то есть такие симптомы (симптомы голодания) вызывают фитогельминты при высокой численности в растениях (паратитиленхоз, геликотитиленхоз), в прикорневой почве (пратитиленхоз, лонгидероз), или они могут быть вызваны другими причинами [37, 53, 67, 73].

В табл. 13.2 представлены симптомы поражений фитогельминтами на уровне подземных, надземных органов, целого растения и популяций растения-хозяина и сельскохозяйственной культуры. Представленные симптомы помогут выявить очаги ФГЗ, а также на их основе разработаны балльные шкалы для оценки степени поражения фитопаразитическими нематодами.

Таблица 13.2

Симптомы поражения растений фитопаразитическими нематодами

Симптомы ФГЗ надземных органов растений	Симптомы фитогельминтов корневой системы растений	Симптомы фитогельминтозов на запасующих органах, органов вегетативного размножения	Общий вид растения пораженного фитогельминтозом
1	2	3	4
<p>1. Галлообразование на надземных органах:</p> <p>а) галлы вместо семян у пшеничных и злаковых трав (нематоды рода <i>Anguina</i>);</p> <p>б) галлы на стеблях полевицы, тысячелистника, горчачка и других трав (нематоды рода <i>Anguina</i> (рис. 13.10);</p> <p>в) галлы на корневой шейке пырея, пшеницы и других зерновых (нематоды рода <i>Paranguina</i>).</p> <p>2. Поражение надземных органов:</p> <p>а) гибель почек, пазушные почки развиваются в крошечные листья, побеги (нематоды родов <i>Aphelenchoides</i>, <i>Ditylenchus</i>);</p> <p>б) листья, стебли и другие органы – уродливые, сморщенные, скрученные, искривленные, деформированные (нематоды родов <i>Anguina</i>, <i>Ditylenchus</i>, <i>Aphelenchoides</i>) (рис. 13.14);</p>	<p>а) крючковидные галлы на кончиках корней злаковых трав (нематоды <i>Anguina radiculicola</i>);</p> <p>б) галлы, сингаллы на корнях (галловые нематоды <i>Meloidogyne</i> spp., ложногалловые нематоды <i>Nacobbus</i> spp.);</p> <p>в) утолщение корней и корневищ (галловые нематоды на каллах, амаралисе, бананах);</p> <p>г) некроз поверхности корней (эктопаразитические корневые нематоды <i>Paratylenchus</i>, <i>Pratylenchus</i>, <i>Cricanema</i>, <i>Rotylenchus</i> и др.);</p> <p>д) раны и некрозы внутри корней (эндопаразитические нематоды родов <i>Pratylenchus</i>, <i>Hirschmanniella</i>, <i>Helicotylenchus</i>, <i>Pratylenchoides</i>, <i>Radopholus similis</i>);</p>	<p>а) выпуклые утолщения на поверхности клубней, корнеплодов, корневищ (галловые нематоды);</p> <p>б) сухие гнили клубней, корнеплодов, корневищ – клубневая и стеблевая нематоды;</p> <p>в) на луковицах на поперечном разрезе видны бурые кольца – стеблевая нематода [48, 52, 77, 130, 167, 199, 203, 226, 231, 241]</p>	<p>1. Характерны признаки голодания (нахватает воды и удобрений): низкорослость, опадение листьев, мелколистность, хлороз листьев, пожелтение, обесцвечивание и высыхание листьев и другие симптомы, свидетельствующие о плохом усвоении питательных веществ из-за поражения корневой системы (нематоды родов <i>Heterodera</i>, <i>Globodera</i>, <i>Meloidogyne</i>, эндо- и экторазетеские корневые нематоды).</p> <p>2. Снижение массы и отмирание плодов citrusовых, плодовых, ягодных культур, банана (цитрусовая нематода, галловые нематоды, экто- и эндопаразитические корневые нематоды, <i>Rotylenchulus reniformis</i>).</p>

Окончание таблицы 13.2

1	2	3	4
<p>в) пятна, крапчатость, обесцвечивание на листьях (нематоды рода <i>Aphelenchoides</i>, <i>Ditylenchus</i>);</p> <p>г) ранее цветение или отсутствие цветения – дитиленхоз лука, афеленхоидоз земляники, мяты, паратиленхоз балламина, мяты;</p> <p>д) зараженные семена конских бобов – темные, деформированные, меньших размеров, поверхность покрыта мелкими пятнышками (стеблевые нематоды <i>D. gigas</i> и <i>D. dipsaci</i>);</p> <p>е) поражение стволов деревьев – красно-кольцевая болезнь ствола кокосовой пальмы (<i>Bursaphelenchus cocophilus</i>), потемнение древесины, ходы жуков-усачей, окрашивание хвойных (стволовые нематоды <i>B. xylophilus</i>, <i>B. micronatus</i>) [32, 48, 52, 67, 91, 129, 130, 161, 168, 167, 199, 203, 208, 226, 231, 244]</p>	<p>е) чрезмерное разветвление корней, бородастость корней (нематоды родов <i>Heterodera</i>, <i>Globodera</i>, <i>Meloidogyne hapla</i>, <i>Trichodorus</i>);</p> <p>ж) укороченные и утолщенные корни (<i>Trichodorus</i>, <i>Xiphinema</i>, <i>Belonolaimus</i>, <i>Dolichodorus</i>) [17, 47, 54, 91, 99, 129, 168, 183, 191, 199, 203, 226, 241]</p>		<p>3. Увядание, дефоляция, гибель растений в засуху – галловые нематоды, глободеры, гетеродеры [32, 48, 52, 67, 91, 129, 130, 161, 168, 167, 199, 203, 208, 226, 231, 244]</p>

Источник: [48].

Рис. 13.10. Галлы ангвин на листьях и стеблях
василька растопыренного (слева) и эрхарты длиннолистной
(справа)

Источник: [48, 129].

Рис. 13.11. Дителенхоз озимой ржи (слева)
и ангиноз пшеницы (справа)

Для оценки степени поражения используют разные шкалы, характеристика которых зависит от культуры, пораженных органов, симптомов ФГЗ и назначения учета. При учете ФГЗ используют иллюстрационные, словесные, балльные и процентные шкалы [38, 67, 120, 158, 167, 168].

Поражения фитогельминтозами на уровне сельскохозяйственной культуры или популяции растения-хозяина могут иметь неспецифичный характер проявления, то есть такие же явления могут вызвать другие причины. Однако учет этих проявлений при обследовании и диагностике болезней сельскохозяйственных культур поможет выявить массовое поражение фитогельминтозами. К ним относят следующие.

1. Почвоутомление. Это характерно для возбудителей глободероза картофеля, гетеродероза сахарной свеклы, сои, моркови, капусты, дитилинхоза лука и чеснока.

2. Предпочтение некоторых культур определенному типу или составу почвы. Этот феномен может быть обусловлен двумя причинами. Некоторые фитогельминты предпочитают определенные почвы (криконемы, триходориды – песчаные, паратиленхи – суглинистые, злаковая пунктодера – пойменные, пратиленхи – кислые почвы), и их вредоносность на этих почвах проявляется сильнее. Другой причиной, когда фитогельминтоз не проявляется на определенных почвах, может быть супрессивное свойство в отношении популяций фитогельминтов. Механизмы, посредством которых лимитируется плотность популяций фитогельминтов, не всегда ясны, но, видимо, они могут включать биотические и абиотические факторы. Например, хищные нематоды-мононхи снижают численность паратиленхов, нематодофаговые хищные грибы не дают возможности популяции мелойдогин достичь такого уровня, который мог бы вызвать эпифитотию мелойдогиноза в теплице.

3. Неэффективность удобрений, главным образом, минеральных, проявляется в очагах фитогельминтов в засушливых районах и во время засухи. Мелойдогиноз овощных культур, радофолез банана и цитрусовых, глободероз картофеля.

4. Преждевременное вырождение, упадок многолетних культур. Поражение корней персика, гуаявы, бананов мелойдогинозом, гетеродероз люцерны, клевера, тиленхулоз, радофолез цитрусовых, кактодероз кактусов.

5. Преждевременная гибель, увядание, летний покой, потеря растениями засухо- и зимоустойчивости. Возбудители фитогельминтозов уменьшают способность корней забирать воду и питательные вещества из почвы и, таким образом, вызывают симптомы дефицита воды и питательных веществ в надземных частях растений. Эти симптомы характерны для мелойдогиноза овощных, технических культур, декоративных, цветочных растений, бидероза зерновых, пратиленхоза клевера, зерновых.

6. Повреждение и гибель рассады или всходов. Обычно гибель вызывают грибы, но бывают случаи, когда ее вызывают фитогельминтозы (дитиленхоз проростков лука, томата, клевера, гречихи, люцерны, афеленхоидоз риса, мелойдогиноз огурца, сои, льна).

7. Пятнистый вид полей и посадок сельскохозяйственных культур – очаги низкорослых, угнетенных, погибающих и пораженных растений, просматривается почва или доминируют сорняки. Очаги продолжают увеличиваться, если выращивание восприимчивого растения продолжается (дитиленхоз клевера, люцерны, земляники, чеснока, лука, ячменя; гетеродероз сои, сахарной свеклы, зерновых, глободероз картофеля; афеленхоидоз риса и земляники, мелойдогиноз овощных, технических, кормовых культур).

8. Вырождение сортов. Этот симптом характерен для вирусов, но в случаях, когда фитогельминты распространяются с семенами и посадочным материалом, и для фитогельминтозов. Афеленхоидоз риса, земляники, хризантемы, дитиленхоз лука, чеснока, земляники, ангвиноз пшеницы, дитиленхоз картофеля. Кроме того, под воздействием фитогельминтов (мелойдогин, дитиленхов, соевой нематоды) наблюдается поражение патогенами устойчивых к ним сортов или гибридов (табак, томаты, соя, люцерна, малина).

9. Отрицательное влияние предшественников проявляется в том, что после выращивания выносливой к фитогельминтозу культуры значительно увеличивается численность фитогельминтов, которые вызывают у других восприимчивых культур эпифитотию фитогельминтоза (мелойдогиноз: люцерна – хлопчатник, клевер – лен; бидероз: озимая пшеница – ячмень, овес; пратиленхоз: розы – саженцы яблонь).

10. Резко улучшаются состояние и урожайность растений после fumигации почвы или внесения нематоцидов. Это наблюдается при сильном заражении почвы картофельными глободерами, мелойдогинами,

дитиленхами, геликотиленхами, пратиленхами на плантациях овощных, технических культур, картофеля, декоративных и цветочных растений.

11. Изменение состава трав пастбищ и многолетних трав. Исчезновение бобовых из травостоя при заражении почвы гетеродерами, пратиленхами.

Многие симптомы фитогельминтозов растений (хлороз, отставание в росте, увядание, некроз, укороченность, утолщенность и «бородатость» корней) часто выражены неясно или сходны с симптомами, обусловленными другими факторами. В таких случаях ущерб, причиняемый фитогельминтозами, часто относят на счет неблагоприятных условий, избытка или недостатка влаги или элементов питания, неизвестных причин, именуемых общим названием – «почвоутомление» [47, 48, 52, 54, 99, 129, 143, 167, 168, 183, 192, 208, 216, 225, 244].

Перечисленные симптомы поражения растений фитопаразитическими нематодами на уровне органов растений, самого растения и популяций растений отображают проявления фитогельминтозов на основе литературных и собственных наблюдений. В лучшем случае, каждому фитогельминтозу конкретного вида растения должно быть предпослано свое определение: под ФГЗ картофеля подразумеваются определенные симптомы на уровне корневой системы, надземных органов, растений. Эти симптомы и признаки ФГЗ характерны для типичных условий. В реальной жизни симптомы и признаки ФГЗ проявляются от минимума к максимуму, в зависимости от многих факторов окружающей среды [143]. Поэтому в описание симптомов включены не просто признаки, но их возможный диапазон. Иногда сам по себе признак (например, хлороз листьев) не может войти в определение как характерный для ФГЗ, зато он оказывается очень для него характерным в сочетании с другими признаками [170].

Фитогельминтоз – это закономерное отображение нормальной компенсаторно-приспособительной реакции растений на воздействие фитопаразитов, которые в данных условиях представляют для них угрозу. Это означает, что симптомы заболевания – не само заболевание, ровно, как и не его причина. Поэтому необходимо определить причину, то есть выделить и определить вид фитогельминта. В связи с этим диагностирование нематодного поражения в полевых условиях вызывает большие затруднения. Только при лабораторном (камеральном) анализе тканей, органов растений и прикорневой почвы можно окончательно установить, что возбудителями заболевания являются фитогельминты [143].

Визуальный метод диагностики ФГЗ. Степень развития ФГЗ определяется глазомерно, по площади пораженной поверхности органов растений или по интенсивности проявления симптомов. Для оценки степени поражения используют разные шкалы, характеристика которых зависит от культуры, пораженных органов, симптомов ФГЗ и назначения учета. При учете ФГЗ используют иллюстрационные, словесные, балльные и процентные шкалы [67, 73, 88, 120].

Разнообразие шкал существует потому, что невозможно пользоваться одной оценочной шкалой для всех ФГЗ. Словесными балльными шкалами пользуются при оценке слабоизученных фитогельминтозов, или в том случае, когда сложно определить ФГЗ в процентах. Словесная шкала имеет следующие градации: незараженные, внешне здоровые, внешне здоровые с фитогельминтами, слабо-, средне- и сильнопораженные ФГЗ растения [10, 104, 116, 158, 168].

В фитогельминтологии применяют словесно-балльные, комбинированные и процентные шкалы. Наиболее точную оценку степени поражения растений (листьев, плодов, корневой системы) проводят по равноступенчатой процентной шкале, имеющей следующие градации: 10...50...100% [74, 108, 167].

Визуальным методом обычно легче выявить пораженные фитогельминтами надземные органы растений, хотя и при этом способе существуют определенные трудности: при многих фитогельминтозах может быть длительный инкубационный период, влияние других фитопатогенов, сортовые особенности растений, оптимальная влажность почвы и т.д. [5, 30, 36, 53, 57, 59, 88].

Недостатком балльной оценки степени поражения ФГЗ является субъективность обследователя и изменчивость симптомов болезни во времени и пространстве. Поэтому мы поставили перед собой задачу количественно оценить эффективность балльной оценки развития глободероза картофеля восприимчивых сортов.

Проведенный корреляционный анализ взаимосвязей между субъективной балльной оценкой развития глободероза и объективными показателями, характеризующими состояние посадок картофеля в очаге золотистой картофельной нематоды, позволили выделить предикторы (покрытие почвы, выравненность травостоя, цвет, высота минимальная, высота средняя, высота максимальная, количество цист, яиц и личинок, фаза развития растений, число стеблей), для которых коэффициенты корреляции были достаточно достоверны ($R = -0,51-0,925$;

$R = 0,725-0,876$). Эти показатели свидетельствуют о том, что субъективная балльная оценка обследователей основывается на учете модифицированной, унифицированной шкалы для наземной визуальной оценки поражения глободероза, она достаточно объективна и может быть использована для установления фитогельминтологической ситуации и прогнозирования вредоносности глободероза [170].

Балльные шкалы для учета ФГЗ сельскохозяйственных, декоративных, лекарственных культур и лесных пород (рис. 13.12–13.17) были разработаны и применяются специалистами защиты и карантина растений, сотрудниками фитогельминтологических лабораторий [5, 73, 101, 143, 173].

Источник: [67].

Рис. 13.12. Шкалы пораженности афеленхоидозом и дитиленхозом земляники, дитиленхозом флокса. Баллы поражения: от 0 до V

Источник: [67].

Рис. 13.13. Шкалы пораженности листьев папоротников афеленхоидозом, растений и луковиц нарциссов дитиленхозом.
I–V баллы поражения

Рис. 13.14. Поражение корнеплодов свеклы дитиленхозом

Рис. 13.15. Поражение листьев
хризантемы афеленхоидозом
(*A. ritzemabosi*)

Рис. 13.16. Глободероз
картофеля

Рис. 13.17. Самки и цисты глободер картофеля

Дистанционные методы диагностики фитогельминтозов.

В связи с требованиями повышения эффективности выявления очагов фитогельминтозов и увеличения производительности труда при проведении учетов распространения фитогельминтозов, на примере глободероза картофеля разработаны дистанционные методы выявления и учета нематодных болезней, основанные на фиксации симптомов ФГЗ на уровне популяций растений.

Аэровизуальный и аэрофотографический методы дают возможность более раннего обследования очагов фитогельминтозов на посадках сельскохозяйственных культур [2, 101, 173].

Аэрофотосъемка значительно сокращает затраты труда и средств по сравнению с наземными способами выявления фитопатогенных организмов сельскохозяйственных культур на больших площадях. В нашей стране дистанционные методы начали разрабатывать с 1976 г. [76, 173]. В результате многолетних исследований сотрудников ВИГИС [21, 101, 143], ВНИИСХМ и Калужской инспекции по карантину растений были разработаны визуальный, аэровизуальный и аэрофотографический методы выявления очагов глободероза картофеля (рис. 13.18, 13.9). В ВИГИС впервые разработана методология изучения влияния различных факторов (фенологического, фитопатологического, фитогельминтологического, агрохимического состояния посадок картофеля) на эффективность дистанционных методов выявления очагов гло-

Источник: [143].

Рис. 13.18. Аэрофотоснимки участков картофеля, пораженных глободерозом (июль)

бодероза. Определение с помощью денситометра СР-25М оптических плотностей аэронегативов, дешифровка аэрофотоснимков, аэровизуальная, визуальная оценка глободероза и определение плотности популяции ЗКН в почве позволили выявить три группы факторов, влияющих на методы выявления очагов глободероза [21].

Выбор времени проведения визуальных, аэровизуальных обследований и аэрофотосъемки для обнаружения глободероза определялся началом фазы бутонизации картофеля, когда между инвазированными и здоровыми растениями устанавливался максимальный

Источник: [101].

Рис. 13.19. Каталог эталонных изображений посадок картофеля, пораженных глободерозом от 0 до 4 баллов (в масштабе 1:400, 1:500)

контраст, и заканчивался в фазу массового цветения, когда начинали проявляться симптомы других болезней (фитофтороз, макроспориоз, вирусные болезни). При проведении обследований в это время повышается вероятность однозначного определения поражений картофеля именно глободерозом [101].

Сравнение эффективности методов, применяемых для обнаружения очагов ЗКН, показало, что наиболее достоверен общепринятый метод отбора и анализа проб почвы (95–100%); меньшую эффективность показали визуальный (76–95%), аэровизуальный (53–82%), аэрофотографический (50–82%) методы. Дистанционные методы были более достоверны в районах массового распространения ЗКН. Они были более производительны и дешевле, чем традиционный метод [143].

Апробацию аэровизуального метода провели в Воронежской и Белгородской областях, где еще не были обнаружены очаги ЗКН. Рекогносцировочные аэровизуальные обследования проводили на вертолете КА-26 с высоты 50–100 м. За 16 часов полета обследовали посадки картофеля в 184-х населенных пунктах 18-ти районов областей. Впервые в обследованных областях выявили очаги ЗКН, что было подтверждено при осмотре растений высадки с вертолета. В Тамбовской области рекогносцировочные маршрутные аэровизуальные обследования проводились в 82-х населенных пунктах этих районов, где выявили новые очаги ЗКН и провели картирование в ранее обнаруженных очагах. При последующих наземных обследованиях, проведенных в этих областях, в 70–82% случаев была подтверждена достоверность аэровизуального метода в населенных пунктах, где были обнаружены потенциальные очаги глободероза с вероятностью 3 балла [143].

Аэровизуальный метод может быть эффективен при выявлении эпифитотических очагов гетеродероза сои, сахарной свеклы, зерновых, люцерны, мелойдогиноза томата, огурца, табака, хлопчатника, льна, афеленхоза риса, дитиленхоза люцерны и других фитогельминтозов [2, 101, 173].

Многочисленные опыты, проведенные в России и за рубежом еще в прошлом столетии, показали, что визуальный осмотр – это только первые шаги аэрофитомониторинга. Была доказана возможность использования для оценки пораженности сельскохозяйственных культур болезнями, в том числе фитогельминтозами, самолетов, вертолетов, сверхлегких (СЛА) и беспилотных (БПЛА) летательных аппаратов [2, 17, 21, 27, 101, 143, 173, 182, 190, 204, 215, 243].

13.6. Картографирование распространенности фитогельминтозов

Для объективной оценки фитогельминтологической ситуации, обработки и обобщения полученной информации с учетом пространственного распределения очагов фитогельминтозов составляют карты-схемы для хозяйств, районов, областей, краев, республик.

Главными достоинствами карт распространенности фитогельминтозов и фитогельминтов являются их наглядность, измеримость и информативность. Карты создают зрительную модель картографируемого материала, отражают наглядно фактические данные об инте-

ресующих объектах и позволяют найти закономерности в их распределении по территории обследуемого региона [143].

Измеряемость – важное свойство, тесно связанное с математической, статистической основой и обеспечивающее возможность использования карты для решения вопросов стратегии и тактики борьбы с фитогельминтозами. Информативность карты заключается в возможности хранения и передачи сведений о фитогельминтозах и фитогельминтах, а также изменениях, происходящих в процессе наблюдений за фитогельминтологической ситуацией в хозяйстве, районе, области. Сравнение данных за несколько лет позволяет проследить, как идет эпифитотический процесс при фитогельминтозе – усиливается, замедляется, стабилизируется. Кроме того, информативность карты можно повысить, нанося на нее данные о других карантинных или особо опасных патогенах, характеристике почвы, о свойствах природной среды.

Хронологические данные о плотности популяции фитогельминтов в почве агрофитоценозов хозяйств, населенных пунктов следует ежегодно анализировать, учитывая культуры, выращиваемые на одном и том же участке, после севооборота. Используя эти данные в компьютерной модели, в определенной степени можно прогнозировать динамику численности нематод и вредоносность фитогельминтозов в монокультуре и севообороте [143, 170].

Данные прогноза можно использовать не только для разработки и организации своевременной борьбы с фитогельминтами, но и для определения наиболее эффективного чередования культур в севооборотах, плодосменах, выбора агротехнических и агрохимических приемов и т.д.

В зависимости от целей составляют крупномасштабные и мелкомасштабные карты. Крупномасштабные карты составляют в хозяйствах на картографической основе плана внутрихозяйственного землеустройства (масштаб 1:5000 или 1:10000). Важнейшим требованием к карте является наглядность изображения, что достигается за счет применения стандартной системы условных обозначений, а также разнообразным оформлением элементов ее содержания [143].

Картирование очагов мелойдогиноза в теплицах. Основой мониторинга за состоянием фитогельминтологической ситуации в теплицах является система картирования. Картирование является одной из трудо- и времязатратных работ, при выполнении которой челове-

ский фактор имеет немалое значение. Точность оценки балла поражения корневой системы мелойдогинозом сильно зависит от глазомера работника, осуществляемого визуальный осмотр. Тот, кто на практике знаком с операцией оценки поражения, знает, как трудно порой присвоить второй или третий, третий или четвертый балл [168].

Подробная работа выполняется, как правило, сразу 2–4-мя работниками, опираясь на наглядную схему-шкалу. И все же, один человек может иметь склонность приуменьшать, а другой – преувеличивать визуальный результат. Соответственно, итог скорее субъективен, чем объективен. В сущности, формат шкалы не является главным для разработки стратегии защитных мероприятий. Более важными являются зараженность и характер распространения пораженных растений, площадь заражения мелойдогинозом в теплице.

Примеры обследования теплиц с целью выявления очагов мелойдогиноза. Разработанная система картирования и обследования является основополагающей в системе мониторинга мелойдогиноза. В теплицах ангарного типа, площадью по 1000 м², в течение всего производственного сезона проводилось обследование корневой системы растений огурца сорта Эстафета в первом и сорта Парус во втором культурообороте. По итогам составлены картограммы. Для этого осмотрена и дана балльная оценка поражения корневой системы более 8900 растений огурца в первом и 7800 во втором культурооборотах [168].

Для достижения наглядности результата работы по картированию цифровую оценку заменили цветовой, что доступно при компьютерной обработке данных стандартными функциями условного форматирования программы «Microsoft Excel». Присвоение цветовых значений возрастающими баллами поражения с увеличением интенсивности окраски делает картосхемы очень наглядными. Например, от 0 до 3-х: белый, светло-серый, серый, темно-серый – в черно-белом исполнении (рис. 13.20), или зеленый, желтый, оранжевый, красный – в цветном.

Главным достоинством таких карт распространенности фитогельминтозов является их наглядность, измеримость и информативность.

Картирование очагов мелойдогиноза позволяет выбрать схемы и способы обеззараживания почвы и другие защитные приемы, исходя из степени развития мелойдогиноза и распределения очагов по площади. Имея картосхемы одной тепличной площади за несколько лет, можно наглядно судить об эффективности проводимых защитных мероприятий.

Рис. 13.20. Фрагменты одной и той же картосхемы:
А – в цифровом оформлении, Б – в оттенках серого

В Приложении А приведены примеры картирования в теплицах очагов мелойдогиноза, показывающих эффективность проведенных мероприятий в борьбе с галловыми нематодами и демонстрирующих действие в теплицах водного и антропогенного МСП.

Картирование эпифитотических очагов глободероза картофеля. Картограммы, картосхемы наглядно характеризуют распространенность ЗКН, условия формирования эпифитотических очагов глободероза в полях севооборота и на приусадебных участках, помогают выявить факторы передачи и пути распространения ЗКН, дают возможность разработки и организации своевременной борьбы с карантинным фитогельминтозом [143]. Методы отбора почвенных образцов и картирование расположения цист ЗКН на полях и участках зависит от горизонтального и вертикального распределения цист ЗКН в почве, истории полей и приусадебных участков. Технология и оптимальная схема отбора образцов должны давать желаемый уро-

вень выявления цист или точности определения распределения цист ЗКН на обследуемой площади при минимальных затратах труда и средств [101].

Обследование приусадебных участков проводят специально подготовленные рабочие. Группа обследователей состоит из 3–4-х человек, один из которых руководитель, или старший обследователь. Он раздает обследователям мешочки и этикетки, соответствующие данным карты-схемы участков, расспрашивает владельцев приусадебных участков и заполняет карточку эпифитотиологического обследования (А.А. Шестеперов, Ю.Ф. Савотиков «Карантинные фитогельминтозы», 1995 г., с. 438–439, формы № 9, 10). При обследовании приусадебных участков на каждом из них по равномерной сетке (6×6 м) отбирают 40–70 первичных образцов (выемок) по 15–50 см³ почвы, в зависимости от размера участка. Первичные образцы отбирают почвенным буром, почвоотборником, металлическим совком на глубину 8–12 см и высыпают в мешочек из плотной ткани, снабдив его этикеткой. Если одна часть участка засажена картофелем, а другая прочими культурами, то с каждой отбирают отдельные образцы.

При обследовании полей рекомендуется предварительно для каждого из них нарисовать карту-схему с указанием направления рядков, склонов, ориентиров в виде высоких деревьев, телеграфных столбов, строений, оврагов и т.д. (рис. 13.21). В обследовании принимают участие 4–6 обследователей, один из которых назначается старшим. Он отмечает на карте-схеме маршруты движения обследователей, раздает мешочки, этикетки. Старший обследователь замеряет короткую сторону прямоугольного поля и делит ее на 3–4 участка, отмечая каждую точку ориентиром или шестом, что соответствует буквенным обозначениям в этикетках – «а», «б», «в», «г».

Обследователи идут по линии, на расстоянии 8 м друг от друга, и через каждые 6 м берут первичный образец (субобразец) объемом 40–50 мл почвы на глубину 8–18 см. После того, как они дойдут до ориентира, начинают высыпать первичные образцы (выемки) в другой мешочек (2Б) и т.д. Собранные почвенные образцы объемом 1,5–2,5 л оставляют на краю поля. Если позволяет влажность почвы, образцы просеивают и уменьшают их объем до 0,5–0,6 л по описанной выше методике. Этикетку помещают в мешочек так, чтобы она не соприкасалась с почвой: завязывают мешочек шпагатом, кладут этикетку, и вновь завязывают шпагатом. Если этикетка сгниет, то работа

Рис. 13.21. Схема поля с ориентирами и маршрутами для отбора почвенных образцов

по отбору образцов будет напрасной. Образцы, собранные с одного поля, упаковывают в ящики, пишут на них фломастером название поля и количество образцов.

При отборе почвенных образцов необходимо соблюдать осторожность, чтобы избежать разноса нематод на незараженные площади. При переходе с одного участка на другой инструменты, которыми зачищали почву и отбирали пробы, а также обувь нужно тщательно очистить или отмыть от приставшей к ним почвы.

Очень важно, чтобы все образцы маркировались по стандарту, независимо от того, где они отобраны.

Фитогельминтологический анализ почвенных образцов проводят в специализированных фитогельминтологических лабораториях, оснащенных типовым оборудованием согласно Перечню типового оборудования и материалов для работы с картофельной нематодой [101].

Все результаты анализов почвенных проб заносят в специальный журнал, с указанием данных образца и средней численности цист ЗКН и других видов цистообразующих нематод в 100 мл почвы. Полученные данные переносят на картограммы, для которых используют листы в клеточку или миллиметровку. Образцы оформления картограмм представлены на рисунке 13.22. На картограммах желательно указывать данные о предшествующих культурах, о наличии на границах полей приусадебных участков и другую информацию, помогающую понять причины возникновения очага ЗКН и его структуру.

Пример картограмм № 2 и 3 (рис. 13.22) показывает, что для полей характерной сложной конфигурации имеет смысл использовать картограммы. На картограмме № 1 наглядно видно, что цисты ЗКН занесены на поле с приусадебных участков, сильно зараженных ЗКН. Участки № 24-27 на картограмме 1 и огороды № 24-27 на картограмме 2 были не заражены или слабо заражены ЗКН, потому что их освоили два года назад (или на них картофель выращивали два года).

При картировании полей с очагами ЗКН используют картосхемы – упрощенное изображение карты в общих чертах, и картограммы – карты, показывающие штриховкой и цифрами интенсивность какого-либо явления в пределах нанесенной на ней территории.

Ранжирование очагов картофельных глободер. При систематизации картографических материалов по распространенности очагов картофельных глободер их обозначают не только на картосхемах полей севооборотов, но и на картах населенных пунктов, хозяйств

Картограмма № 1 распространности цист ЗКН на участке поля в деревне, выделенном колхозникам для выращивания картофеля (Уляхино, Владимирская область)

№ образ-ца	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
А	10	16	29	30	13	35	10	5	75	5	5	5	23	30	15	15	12	27	10	5	4	2	1	*	*	*	*
Б	7	12	33	17	23	13	15	10	13	0	5	2	15	15	34	15	28	30	7	3	*	*	0	5	4	1	*
В	12	18	03	10	30	05	05	2	17	5	1	15	6	6	7	7	10	05	4	15	05	*	*	*	*	*	*

Картограмма № 2 распространности цист ЗКН на поле площадью 53 га (Ново-Мальцево, Владимирская область)

№ образ-ца	1 - 2	3	4	5	6	7	8 - 9	10	11	12	13	14 - 15	16	17 - 18	19	20	21 - 22	23	24	25	26	27	28 - 31
А	*	0,5	*	0,8	*	0,7	*	0,2	2	0,8	*	*	0,2	*	*	*	*	*	*	1,5	*	*	*
Б	*	*	0,2	0,2	*	*	*	*	*	*	*	*	*	*	0,5	0,2	*	0,5	*	0,2	1	*	*
В	*	*	*	*	0,2	*	*	*	*	*	0,2	*	*	*	*	*	*	*	*	0,2	0,2	0,2	*

Картограмма № 3 распространности цист ЗКН на поле площадью 52 га (Залесье, Владимирская область)

№ образ-ца	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
А	11	16	18	20	14	30	4	4	5	5	30	24	29	25	13	8	3	10	7	9	8	4	0,5	•	•	•	•
Б	11	24	4	8	10	20	•	0,5	5	12	21	15	8	27	12	14	10	15	4	4	4	0,8	5	11	6	8	•
В	5	11	0,5	5	7	8	•	0,8	8	10	12	11	16	19	6	14	16	10	17	6	7	7	7	3	1	•	•

Примечание:

размер обследуемого участка - 30х170 м, площадью 0,5 га.

0,5...33 – число цист на 100 мл почвы на обследуемом участке;

• – цисты не обнаружены.

Рис. 13.22. Примеры картограмм распространности цист ЗКН на полях и приусадебных участках

районов, областей. Карты, картограммы, картосхемы расположения очагов глободероза позволяют эффективно использовать результаты обследований и формировать базу данных по хозяйствам, регионам. Ранжирование очагов ЗКН важно для принятия решений по организации мероприятий по борьбе с картофельными глободерами, как на текущий, так и на последующие годы [101].

При решении вопроса о применении того ли иного подхода в борьбе с карантинными видами нематод следует провести ранжирование очагов картофельных глободер [151].

Ранжирование (расстановка по степени важности, значительно-сти, размеру) очагов картофельных глободер проводят на основании картографических материалов, учитывая состав видов и прототипов карантинных фитогельминтов, их распространенность, категорию хозяйств, принадлежность территории и земельных угодий, площади очагов, специализации учреждений и расположения населенных пунктов. Ранжирование очагов картофельных глободер дает возможность принять решение о применении систем мероприятий по ликвидации очагов глободероза или локализации очагов картофельных нематод, с последующей их ликвидацией или осуществлением интегрированной системы борьбы с ними [101].

13.7. Эпифитотиологическое обследование одиночных очагов фитогельминтозов

Важной задачей эпифитотиологической диагностики является, прежде всего, установление причин возникновения очага или очагов карантинного фитогельминтоза. При этом применяется следующий порядок работы:

- 1) уточнение эпифитотической обстановки в хозяйстве и районе;
- 2) обследование очага и опрос владельца территории, где выявлен очаг;
- 3) обследование близлежащей территории с целью выявления других очагов;
- 4) изучение факторов передачи и путей распространения возбудителей фитогельминтозов;
- 5) анализ и синтез собранных данных, уточнение границ и элементов очага и эпифитотический анализ;
- 6) рекомендации по локализации очага фитогельминтоза.

При выявлении новых очагов дополнительно применяют методы эпифитотиологического обследования множественных очагов.

На основании собранных при оценке эпифитотиологической обстановки и опроса данных заполняется эпифитотиологическая карта (форма) и формулируется гипотеза о наиболее вероятном варианте

возникновения очагов фитогельминтоза из 3-х возможных: а) занос инвазии; б) формирование очага за счет перехода из природных очагов; в) реинвазия, то есть после затухания эпифитотии, ее возникновения. Сформулированные гипотезы проверяются на последующих этапах обследования эпифитотического очага [143].

На основании всех собранных данных делается вывод о целесообразности проведения в очаге отбора образцов, их фитогельминтологического анализа, уточняется характер необходимых ограничительных мероприятий и профилактики.

Динамика поражаемости растений фитогельминтозами в процессе эпифитотий изучается для получения фактических материалов, помогающих определить тип эпифитотии и механизм ее передачи. Динамика пораженности ФГЗ по декадам, месяцам, кварталам, годам проводится для сопоставления с динамикой действия того или иного анализируемого причинного фактора эпифитотий.

Наиболее ответственным этапом эпифитотиологического обследования является распределение очагов по территории, в севооборотах, участках, огородах личных подсобных хозяйств и т.д. Выделяются группы очагов, в зависимости от предполагаемых факторов передачи и путей распространения. В каждой группе определяются показатели развития фитогельминтоза, плотность популяции фитогельминта в почве, насыщенность восприимчивых растений, факторы передачи, пути распространения. И наоборот, могут произвольно отбираться группы. Например, по типам хозяйств, в которых определяют степень развития фитогельминтоза и путем сопоставлений выявляют различия в факторах передачи. При выраженных различиях в уровне поражаемости растений находят тот фактор, который мог определить разную интенсивность поражения или разную численность фитогельминта в очагах фитогельминтоза.

Выявление групп очагов производится и по таким признакам, как сроки заражения, период сохранения очагов, методы профилактики и борьбы, и т.д. Полученные ряды распределения иногда могут быть полезными для выяснения механизма развития эпифитотического процесса. Они используются также для оценки эффективности проведенных мероприятий.

Методология эпифитотиологического обследования очагов глободероза картофеля. Целью эпифитотиологического обследования является:

- а) выявление источника и путей передачи инвазии;
- б) установление структуры и границ очагов;
- в) определение территорий, подлежащих обеззараживанию;
- г) выявление очагов глободероза на приусадебных участках;
- д) обследование полей севооборотов с целью обнаружения очагов фитогельминтоза;
- е) обследование картофелехранилищ, мест хранения и транспортировки картофеля, зерна.

Методология эпифитотиологической характеристики очага включает (предусматривает):

- а) осмотр очага глободероза;
- б) опрос лиц, выращивающих картофель в зоне очага;
- в) обследование очага;
- г) лабораторные (камеральные) исследования;
- д) изучение документации [143].

Практически, эпифитотиологическое обследование начинается обычно с изучения документации, имеющейся в организациях по карантину и защите растений, а также в хозяйствах и агрофирмах.

На основании этих документов выясняют, были ли ранее зарегистрированы очаги фитогельминтоза, какие сорта выращивают, восприимчивые или нематодоустойчивые, насыщенность полей, участков восприимчивыми культурами, сортами, откуда поступают или поступил посадочный материал, клубни, семена и т.д. Следующим этапом эпифитотиологического обследования является опрос лиц (владельца личного подсобного хозяйств, фермеров или агрономов хозяйств). В результате этого опроса, как правило, выявляют дальнейшие направления эпифитотиологического обследования: лица, которых надо опросить, участки, поля, подлежащие обследованию, объем работы и т.д.

Как бы тщательно не проводили опрос, он не может заменить обследование очага фитогельминтоза. Обследованию подлежат сельскохозяйственные посадки, теплицы, картофелехранилище, рассадники, питомники и некоторые другие объекты. Необходимо освоить некоторые методические приемы при проведении опросов. Вначале нужно в популярной форме (учитывая культурный уровень опрашиваемого) разъяснить причину опроса, указать опрашиваемому, что от

точности и плотности его ответов зависит эффективность в ликвидации очага фитогельминтоза. Опрос следует вести в форме неторопливой беседы, вопросы ставить в понятной опрашиваемому форме. Не рекомендуется в ходе опроса заполнять карту (форму) эпифитотиологического обследования, так как это придает опросу формальный, дознавательный характер, и может вызвать у опрашиваемого опасения в отношении ответственности за различного рода допущения или нарушения фитосанитарных, карантинных или иных правил.

То, что необходимо записать в карту (форму) эпифитотического обследования, лучше внести после окончания опроса. При проведении опроса следует учитывать также, что некоторые интересующие данные могут быть забыты опрашиваемым. Эта забывчивость проявляется особенно у пожилых людей, в тех случаях, когда опрос ведется в быстром темпе. К некоторым особо важным вопросам при получении отрицательного ответа целесообразно спустя некоторое время вернуться, и поставить вопрос в другой форме. Умение вести опрос во многом определяет качество эпифитотиологического обследования. Довольно часто приходится опрашивать соседей, родственников владельца зараженного участка.

Пример опроса. В деревне Сивцево Гусь-Хрустального района Владимирской области в 1992 г. был обнаружен очаг ЗКН. Зараженность приусадебных участков колебалась от 10 до 250 цист на 100 см³ почвы. С целью выяснения факторов передачи инвазии были опрошены владельцы участков, где была выявлена высокая зараженность почвы. При опросе гражданки С. было установлено, что, работая заведующей столовой, она в 1972 г. взяла из столовой клубни польского картофеля для посадки на своем приусадебном участке. Из-за эпифитотии фитофтороза свои клубни картофеля не сохранились к весне, поэтому она решила использовать на семена польский товарный картофель. Ее примеру последовали другие сотрудники столовой. Через 5–7 лет заведующая столовой заметила очаги плохого роста картофеля. У нее и других сотрудников столовой была выявлена высокая зараженность цистами ЗКН почвы. В связи с обменом посадочным материалом и вспашкой почвы на участках одним устройством цисты ЗКН попали на другие участки.

Поскольку в ходе опроса и дальнейшего обследования полученные данные уточняются, и иногда изменяются, целесообразно первоначально заносить их в рабочий дневник, а в карты (формы) эпифитотиологического обследования вносить лишь уточненные

Форма 2.

СВЕДЕНИЯ ОБ ЭПИФИТОТИЧЕСКОМ ОЧАГЕ

Название очага дерева Уляхино.....

Характер очага (севооборот, поле, приусадебный, фермерский, садоводческий, места хранения и переработки с.х. продукции и т.д.)..... животноводческий комплекс, столовая

Источник возбудителя фитогельминтоза (вид растения, культура)..... картофель, томаты

Место расположения очага (возвышенность, склон, низина, равнина, пойма).....

широко распространен на полях и приусадебных участках

Характеристика почвы (дерново-подзолистая, черноземы, торфянистая, песчаная, суглинистая, глинистая, илистая и т.д.)

Дополнительная информация об очаге (применяется ли полив, имеются ли плодово-ягодные и другие насаждения, наличие водоемов, глубина залегания грунтовых вод (близкое), уровень плодородия (ниже среднего) и т.д.

Общая площадь очага ~**500 га**, в том числе под поражаемой культурой..... **150 га**

Общая площадь под культурой..... **700 га**

Всего заражено..... **150 га**

Предшественники, согласно севооборота и реально выращиваемые в предшествующие годы.....кукуруза, вика-овес, ячмень

Культура в год обследования **картофель, 1995**

Результаты обследования элементов очага:

а) соседних полей, участков **обнаружены цисты ЗКН в небольшой численности на полях, и с высокой численностью на приусадебных участках**

б) мест хранения с.х. продукции **обнаружены цисты ЗКН в картофелехранилище**

в) мест переработки и возможного сохранения (столовая, животноводческие помещения, навозохранилище, школа и др.)..... **методом биотеста обнаружены самки ЗКН**

г) дикой и сорной растительности **на пасле сладко-горьком, черном, растущие по берегу водохранилища, обнаружены единичные самки ЗКН на корнях**

Механизм и факторы передачи (семена, посадочный материал, органические удобрения, вода, ветер, животные, с.х. техника, транспорт) **Основной фактор передачи - семенные клубни и с.х. техника.**

Клубни сортов Синеглазка, Адретта, полученные от родственников, друзей из Калужской, Брянской, Калининградской областей. С.х. техника, которая использовалась для обработки почвы в колхозе, использовалась для обработки приусадебных участков, зараженных ЗКН. В результате цисты ЗКН попали на поля, где выращивали восприимчивые сорта картофеля.

Куда и когда вывозился посадочный материал, семена, навоз, торф, клубни, корнеплода, рассада, саженцы из зараженного хозяйства **не вывозили**

Восприимчивые к фитогельминтозу растения на территории хозяйства..... **Все выращиваемые сорта картофеля на полях и приусадебных участках, сорта томата в теплицах колхозников**

Результаты обследования в соседних хозяйствах, территориях и т.д..... **ЗКН была обнаружена на приусадебных участках в деревнях Парихино, Мальцево, Красный поселок.**

Дата **18 ноября 1995 г.**

Исполнитель **Шестеперов А.А.**

Рис. 13.23-2. Пример(ы) оформления формы 2
(СВЕДЕНИЯ ОБ ЭПИФИТОТИЧЕСКОМ ОЧАГЕ)

ную роль в пределах той или иной территории. С этой целью вначале определяют участки, поля, бригады, населенные пункты, хозяйства, районы, где обнаружены очаги фитогельминтоза. С помощью картографического способа устанавливают распространенность фитогельминтоза в хозяйстве. Подобный анализ позволяет устанавливать территории, на которых фитогельминтоз наиболее распространен среди сельскохозяйственных культур. На эти территории обращают особое внимание при проведении карантинных и профилактических мероприятий. Для разработки эффективных мер борьбы с фитогельминтами выявляют ведущие факторы и основные пути распространения возбудителя фитогельминтоза. Для этого проводят анализ причин (факторов) распространения фитогельминтоза.

С помощью картографического способа устанавливают территории угрожаемой зоны, сопредельные с неблагополучными. Затем обе группы территорий характеризуют по наличию или плотности популяции фитогельминтов. На эпифитотической карте сопоставляют направление движения очагов с путями распространения возбудителей фитогельминтозов, а также перевозок продуктов растениеводства и животноводства. В дальнейшем определяют связи факторов с распространенностью фитогельминтоза.

Исследование динамики эпифитотий ФГЗ. Для этого используют данные о распространении фитогельминтов (число участков, полей и т.д.), строят график по отрезкам времени и узнают продолжительность и характер волны развития фитогельминтоза.

Выявляют зависимость эпифитотического процесса от характера ведения сельского хозяйства. Для этого необходимо получить данные хозяйственно-экономического (тип хозяйства, размещение полей, участков, хозяйственные связи, сельскохозяйственная техника, посадочный материал, удобрения, компостные площадки, фермы и т.д.) и географического (природно-климатические особенности, рельеф, ландшафты, реки, водоёмы, дороги, склады и т.д.) характера. Эти данные получают из хозяйства, от специалистов по карантину и защите растений. Часть необходимых показателей устанавливают при помощи непосредственного обследования изучаемой территории, наблюдений, а также эпифитотиологического обследования. При этом желательно использовать специальную форму.

Как известно, в общей эпидемиологии применяют территориальный и популяционный подходы к определению очага. При терри-

ториальном подходе производится непосредственное обследование полей и посадок картофеля, получение данных о наличии фитогельминтов от агрономов по защите растений.

При обследовании используют комплекс методов: от аэрофото-съемки до методов отбора почвенных образцов и их фитогельминтологического анализа. При обнаружении очага глободероза проводится эпифитотиологическое обследование и составляется карта расположения очагов ЗКН.

За последнее время стал более предпочтительным популяционный подход. Это объясняется, с одной стороны, выделением в Западной Европе агрессивного вида картофельных глободер – бледной картофельной нематоды (БКН), появлением агрессивных патотипов, а с другой – широким распространением нематодоустойчивых сортов и гибридов картофеля. При популяционном подходе анализируют развитие эпифитотического процесса во времени и пространстве в зависимости от расового и видового состава популяций фитогельминтов и, соответственно, от насыщенности полей, участков восприимчивыми и непоражаемыми культурами, возможностью выращивания нематодоустойчивых сортов и гибридов [143].

В практической работе понятие эпифитотического очага привязывается к определенной территории (участок, группа участков, поле, севооборот, населенный пункт и т.д.). При этом говорят об эпифитотических очагах с единичным очагом и множественными очагами. Понятие очага остается довольно сложным, и в фитогельминтологии еще не разработанным. С точки зрения эпифитотиологии, эпифитотический очаг охватывает один или много очагов фитогельминтоза на определенной территории. Каждый зараженный фитогельминтозом участок является очагом, поскольку на этом участке могут быть выполнены или не выполнены рекомендованные мероприятия. Выращивание нематодоустойчивых сортов картофеля может привести к полному уничтожению ЗКН в почве. Однако, если рядом на участках выращивают восприимчивые инвазированные растения, то очаг глободероза продолжает существовать. Если на всех участках выращивают нематодоустойчивые сорта, то после биотеста можно констатировать, что очаг глободероза в данном населенном пункте ликвидирован.

Не так просто дело обстоит с характеристикой очага фитогельминтоза в полях севооборота. Во многих севооборотах объединены в одно поле несколько изолированных полей, которые имели раз-

ное прошлое. В других севооборотах крупные поля подразделяют на фрагменты, на которых выращивают разные культуры. Например, по 1/3 поля занимают картофель, кормовая свекла, вико-овсяная смесь. Поэтому формирование очагов ЗКН будет иметь разное проявление. При заносе с посадочным материалом и техникой распределение цист ЗКН на полях будет относительно равномерным. При включении приусадебных зараженных участков к полю будет наблюдаться очаг в месте расположения участков. При монокультуре картофеля очаги очень быстро охватят все поля, при севообороте – этот процесс затянется на годы (Приложение Б, рис. Б.1 – Б.4, Б.9).

Эпифитотический процесс при глободерозе в посадках картофеля личных подсобных хозяйств и в полях севооборота характеризуется относительной автономностью. Термином «автономность» подчеркивают, что поражение глободерозом на этих территориях определяется, прежде всего, внутренними факторами. Однако эта автономность относительная. Существенное значение имеют внешние факторы, определяемые эпифитотической обстановкой в населенном пункте, хозяйстве, в соседних хозяйствах, районе и т.д. Внутренними факторами для личных подсобных хозяйств являются монокультура картофеля, использование для посадочного материала клубней со своего собственного участка, зараженных клубней соседей, родственников или продовольственного картофеля, применения общей сельскохозяйственной техники для обработки почвы, отсутствие немато-доустойчивых сортов и гибридов картофеля.

Перечисленные факторы усиливают возможность возникновения очагов ЗКН и развитие глободероза.

Возможность возникновения очагов глободероза в полях уменьшается от следующих внутренних факторов: соблюдение севооборотов, в которых картофель на одно и то же поле возвращают через 5–6 лет, а лучше через 7–8 лет; посадка семенного картофеля высоких репродукций, полученных с незараженной территории; использование сельскохозяйственной техники только для обработки полей; постоянное обследование полей на зараженность ЗКН; применение органического удобрения, свободного от цист ЗКН. Соответственно, нарушение этих рекомендаций увеличивает вероятность появления очагов глободероза [146].

Внешними факторами, способствующими возникновению эпифитотии глободероза, являются появление очагов ЗКН в соседних хозяйствах, специализация и концентрация хозяйств, выращивающих

картофель, миграция населения, войны, нарушение карантинных правил и т.д. [153].

Совокупное действие внутренних и внешних факторов определяет пространственную структуру очагов глободероза с учетом того обстоятельства, что для каждого исторического отрезка времени характерен определенный уровень развития науки, определяющий потенциал возможностей по предотвращению эпифитотии [35, 38, 173, 183]. Вначале ограничивались карантинными требованиями, потом, с появлением фумигантов, ликвидировали очаги химическим методом и посадкой непоражаемых культур (Приложение Б, рис. Б.6 – Б.8). С появлением нематодоустойчивых сортов и гибридов стали использовать интегрированные методы борьбы с ЗКН [37, 101, 154]. При проникновении на территорию России БКН формирование эпифитотических очагов усложнится, что потребует нового методологического подхода.

13.8. Эпифитотиологическое обследование многочисленных очагов ФГЗ

В процессе обследования ставится задача выяснить причины и условия возникновения и распространения очагов фитогельминтозов в конкретных условиях для выбора целесообразного комплекса мероприятий. Непременной предпосылкой при этом является знание типов эпифитотического процесса при фитогельминтозах, которые развиваются среди восприимчивых растений [143].

Порядок эпифитотиологического обследования включает следующие разделы работы:

- 1) анализ динамики зараженности фитогельминтозами;
- 2) анализ структуры поражаемости по эпифитотиологическим признакам;
- 3) опрос владельцев земельных участков, где обнаружены очаги;
- 4) обследование, фитогельминтологический анализ, выявление факторов передачи;
- 5) логическая обработка собранных материалов и установление причинно-следственных связей в соответствии с имеющимися материалами о типах эпифитотических процессах при фитогельминтозах.

Динамика поражаемости растений фитогельминтозами в процессе эпифитотий изучается для получения фактических материалов, помогающих определить тип эпифитотии и механизм ее передачи. Распределение пораженности по декадам, месяцам, кварталам, годам или другим отрезкам времени, которые оказываются наиболее удобными для сопоставления с динамикой действия того или иного анализируемого причинного фактора.

Наиболее ответственным этапом эпифитотиологического обследования является распределение очагов по территории, в севооборотах, участках, огородах личных подсобных хозяйств и т.д. Выделяется группа зависимости от предполагаемых факторов передачи и путей распространения. В каждой группе определяются показатели развития глободероза и плотность популяции фитогельминта в почве, насыщенность восприимчивых растений, факторы передачи, пути распространения. И наоборот, группы могут отбираться произвольно. Например, по типам хозяйств, в которых определяют степень развития фитогельминтоза и путем сопоставлений выявляют различия в факторах передачи. При выраженных различиях в уровне поражаемости растений находят тот фактор, который мог определить разную интенсивность поражения или разную численность фитогельминта в очагах фитогельминтоза.

Выделение групп очагов производится и по таким признакам, как сроки заражения, период сохранения очагов, методы профилактики и борьбы, и т.д. Полученные ряды распределения иногда могут быть полезными для выяснения механизма развития эпифитотического процесса. Они используются также для оценки эффективности проведенных мероприятий.

В результате анализа динамики заболеваемости и ее структуры по эпифитотиологическим признакам формулируется гипотеза о причинах и условиях развития эпифитотии. При обследованиях, фитогельминтологическом анализе, опросе владельцев зараженных территорий ставится задача подтвердить или отвергнуть эту гипотезу. Так, при подозрении на семенной механизм передачи эпифитотии уточняется, все ли очаги возникли из-за посева зараженных семян, имеются ли очаги фитогельминтоза, в которых не использовали зараженные семена. Наряду с этим, проверяется зараженность партий семян и выясняют, откуда поступили зараженные семена. На основании всех собранных данных делается вывод об условиях развития эпифитотии. Очень часто

зараженный посадочный материал (рассада, саженцы, клубни, корнеплоды, луковицы и т.д.) является источником инвазии и причиной возникновения новых очагов фитогельминтозов [150].

Анализ и систематизация имеющихся материалов позволяют выделить группы эпифитотий, для которых свойственна некоторая общность признаков, характеризующих распространение агрессивного патотипа или вида возбудителя фитогельминтоза (глободероза, мелойдогиноза, дитиленхоза и др.) [2, 74, 167, 168].

Эпифитотии 1-й группы определяются своеобразной передачей возбудителя фитогельминтоза от одного источника инвазии. Например, от зараженного декоративного растения мелойдогинозом в гидропонной теплице. При длительном действии фактора передачи эпифитотия растягивается, однако заражения незараженных растений от инвазированных не наблюдается. Эпифитотии этой группы чаще развиваются при дитиленхозах проростков [182].

При 2-й группе эпифитотий наблюдается непосредственная передача возбудителя фитогельминтоза от источников инвазии незараженным (афеленхондоз риса, земляники, мелойдогиноз овощных культур, дитиленхоз клевера и люцерны) [74, 167, 168]. Эпифитотии этой группы могут быть эксплозивными (взрывными) или менее интенсивными и более продолжительными (растянутыми). В первом случае имеет место высокая степень поражения растений фитогельминтозом в разводочных теплицах, питомниках. Во втором случае может иметь место низкая поражаемость растений, но высокая зараженность растений фитогельминтами. Эпифитотии данной группы обычно развиваются при мелойдогинозе калл и других декоративных растений, а также афеленхондозе земляники и мяты при благоприятных условиях их выращивания.

Эпифитотии 3-й группы являются результатом заражения от источников инвазии через факторы передачи возбудителя (почва, вода, сельскохозяйственная техника, животные, транспорт), когда не требуется непосредственного контакта заражающих и заражающихся растений. В зависимости от активности (эффективности) фактора передачи, такие эпифитотии также могут быть эксплозивными или растянутыми. Эпифитотии этой группы встречаются при дитиленхозе гороха (выращивание после лука), когда поливная вода с личинками мелойдогин вызывает эпифитотии мелойдогиноза овощных культур. Так, эпифитотии глободероза картофеля на приусадебных участках

по конечному фактору передачи могут быть загрязненными цистами клубней или сельскохозяйственной техникой, используемой для обработки почвы [2, 38, 192]. Эпифитотии этой группы характерны для ФГЗ многолетних растений (бурсоафеленхоидоз сосны, радофлез (рис. 13.24), паратиленхоз клевера, афеленхоидоз земляники, тиленхунез цитрусовых). Эпифитотии данной группы зависят от влияния абиотических, биотических и антропогенных факторов [143].

Рис.13.24. Проявление эпифитотии ФГЗ.

Из-за поражения корневой системы радофлезом и мелойдогинозом растения банана падают под воздействием ветра

Нередко хозяйственная деятельность человека создает условия, благоприятствующие массовому распространению заболевания. Велика роль монокультуры картофеля в развитии эпифитотии глободероза [153].

Многолетняя посадка картофеля на одних и тех же площадях при заражении картофельной нематодой приводит к быстрому нарастанию ее численности в почве и, наконец, эпифитотии, поставившей под угрозу культуру картофеля в агрофирмах, на индивидуальных огородах и участках [156]. Чем чаще расположены посадки картофеля, чем они больше, тем вероятнее возможность распространения картофельной нематоды в короткие сроки [150]. Чем больше площади, занимаемые картофелем, чем чаще они расположены, чем больше разнообразных культур уступают место посадке картофеля,

чем чаще одна и та же культура возвращается на свое место, тем больше растет опасность эпифитотии глободероза [143]. Чем выше плотность популяции личинок картофельных глободер в почве, тем выше вероятность проявления глободероза не только у восприимчивых, но и устойчивых сортов картофеля.

Смешанные посадки восприимчивых и устойчивых сортов приводит к снижению толерантности растений устойчивых сортов и проявлению глободероза [2, 30, 38, 120].

Эпифитотиологическая характеристика многочисленных очагов глободероза и ЗКН. В 1992 г., из-за широкого распространения золотистой картофельной нематоды, на Гусь-Хрустальный район главой администрации Владимирской области был наложен карантин. Район по природно-климатическим условиям относится к зоне рискованного земледелия. Способствуют тому затяжные весны с возвратом поздних заморозков, частые и продолжительные дожди летом и во время уборки. Имеющиеся в районе пахотнопригодные земли характеризуются мелкоконтурностью, сложностью рельефа и низким естественным плодородием (они, преимущественно, песчаные и супесчаные). Такие природные условия предопределили в сельскохозяйственном производстве животноводческое направление и развитие картофелеводства.

Производство картофеля в разных по типу хозяйствах (от личных подсобных до агрофирм) направлено на удовлетворение своих потребностей и на продажу товарного картофеля. Наложение карантина на хозяйства, в которых картофелеводство является практически одной из рентабельных отраслей, вызывает большой экономический ущерб. Возникает вопрос, каким образом охватила эпифитотия глободероза картофеля хозяйства района. Попробуем ответить на этот вопрос с помощью ретроспективного эпифитотиологического анализа, на примере АПФК «Россия» (в прошлом – Колхоза имени 16-ой годовщины Октября).

Впервые очаги золотистой картофельной нематоды были выявлены в этом хозяйстве в 1976 г. на приусадебных участках. В очагах провели обеззараживание почвы тиазоном в дозе 270 кг/га и ДД (600 кг/га). В последующие годы высевали непоражаемые культуры и начали размножать нематодоустойчивый сорт Пригожий 2. Однако растения и клубни этого сорта сильно поражались фитофторозом. В результате, на приусадебных участках начали выращивать восприимчивые сорта картофеля, и очаги глободероза с течением времени восстановились. В

1990 г. на одном из полей севооборота был обнаружен очаг глободероза. На хозяйство был наложен карантин. При участии ВИГИС, Госинспекции по карантину растений и агрономов хозяйства были разработаны методические рекомендации «Комплекс мероприятий по локализации и ликвидации очагов золотистой картофельной нематоды в АПФК "Россия"». В хозяйстве была организована фитогельминтологическая лаборатория (ФГЛ), оснащенная цистовыделителем, оптикой и другими необходимыми материалами. В хозяйстве было обследовано более 1290 га полей севооборотов и приусадебных участков, отобрано 7160 средних образцов. В ФГЛ проанализировано 28 640 почвенных проб. На картосхемах полей были нанесены места обнаружения цист картофельной нематоды. Установлено, что при мелиоративных работах и укрупнении полей в контур полей попали сильно зараженные цистами приусадебные участки. Слабое заражение (1–4 цисты в 100 см³ почвы) обнаружено на полях, куда завозили навоз, в котором сохранились цисты ЗКН. На тех полях, где были обнаружены цисты с жизнеспособными личинками, запретили выращивать картофель. Регулярно весной (при посадке) и осенью (при уборке) проверяли семенной картофель. В фитогельминтологической лаборатории было проанализировано более 3,5 тыс. сметок. Семенной картофель был свободен от цист ЗКН. Кроме того, проанализировали факторы передачи и структуру очагов. При визуальном обследовании посадок картофеля в личных подсобных хозяйствах было установлено, что практически все они поражены глободерозом. Однако степень развития фитогельминтоза была разной, от 0 до 70%, в зависимости от плотности популяции картофельной нематоды, от 15 до 220 цист или от 5 до 50 тыс. яиц и личинок на 100 см³ почвы, плодородия, внесения минеральных и органических удобрений, уровня грунтовых вод. Кроме посадок картофеля, цисты ЗКН с жизнеспособными личинками были обнаружены в местах хранения картофеля, теплицах (где обычно сушат загрязненный цистами картофель), на грядках, среди плодовых деревьев.

Очень часто бывает трудно или невозможно при отсутствии растения-хозяина выявить и идентифицировать небольшие популяции фитогельминтов. Нами был разработан метод растений-индикаторов для выявления в почве небольших популяций фитогельминта [143]. Отобранные образцы почвы помещают в горшки, и в них выращивают лучшие виды растений-хозяев. После выращивания этих растений, на их надземных органах (дителинхоз лука, клевера, ячменя, афеленхои-

доз риса, земляники, злаков) или на корнях (мелойдогиноз овощных культур, пратиленхоз клевера) можно обнаружить типичные симптомы. На корнях растений-индикаторов можно увидеть белых, желтых, коричневых самок гетеродерид, самок галловых нематод. Из растений-индикаторов можно выделить фитопаразитических нематод и определить их вид (*Meloidogyne* spp., *Heterodera* spp., *Ditylenchus destructor*, *D. dipsaci*, *Aphelenchoides besseyi*, *A. fragaria* и др.).

Растения-индикаторы, имеющие крупные семена (бобы, тыква, горох, соя), клубни, корневища, луковицы, можно высаживать в разных местах очага с целью обнаружения мест локализации фитопаразита в почве, разных субстратах.

С помощью метода растений-индикаторов было установлено, что жизнеспособные личинки в цистах сохраняются на свалках, помойках, куда выбрасывают гнилой картофель, на территории животноводческого комплекса (места разгрузки картофеля на корм, навозохранилище), на берегах водоемов, мелиоративных каналов, вдоль дорог, а также в столовой, школе, гараже (табл. 13.2).

Таким образом, пораженные глободерозом посадки картофеля и указанные выше места обнаружения цист ЗКН являются эпифитотическим очагом глободероза, ликвидировать который можно только, применяя интегрированный метод, через 7–10 лет.

Фитогельминтологическая лаборатория хозяйства также проанализировала почвенные образцы, собранные с полей картофеля в хозяйствах района. В результате фитогельминтологического анализа, в 4-х хозяйствах в полях севооборота обнаружены цисты ЗКН с жизнеспособными личинками. Эпифитотиологический анализ этих очагов показал, что причиной инвазированности полей послужили семенные клубни, купленные в частном секторе, нарушение севооборотов (когда он выполняется на 1/3–1/2 части площади поля, удаленной от населенного пункта, а рядом с ними выращивают картофель практически в монокультуре). Кроме того, на полях, расположенных рядом с населенными пунктами, картофель выращивали в монокультуре из-за экономических (дешевле подвозить удобрения, семена и клубни), социальных (меньше воруют картофель) и др. причин.

Таким образом, эпифитотиологическое обследование охватывает не только поля крупных хозяйств, но и все участки, где выращивают поражаемые культуры, сорные и дикорастущие растения. В период формирования многоукладности сельского хозяйства в нашей стране эпи-

Таблица 13.2

**Встречаемость ЗКН на территории населенного пункта (д. Уляхино)
при использовании 3-х методов обследования**

№ п/п	Место обследования	Метод обследования		
		Флотацион- ный	Растений- индикаторов	Биотест
1	2	3	4	5
1.	Картофелехранилище	0	-	0
1.1	Территория вокруг хранилища	0	0	0
1.2	Кучи сметок	0	+	0
1.3	Кучи сгнившего картофеля	0	+	0
1.4	Кучи сметок около крытого навеса	0	+	0
1.5	Мусор (сорняки, стебли и корни картофеля, почва) в овраге	-	+	-
2.	Помойки около:			
2.1	Домов	-	+	-
2.2	Дорог и на дорогах	-	+	-
2.3	Столовой	-	+	-
2.4	Детсада	-	+	-
2.5	Гостиницы	-	+	-
2.6	Школы	-	+	-
3.	Животноводческий комплекс			
3.1	Территория	-	+	-
3.2	Площадка приготовления навоза	0	+	-
3.3	Торф	0	0	0
3.4	Торф + навоз	0	+	+
3.5	Навоз жидкий	-	0	+
3.6	На краях навозохранилища	-	+	-
3.7	Площадка для корма	-	+	-
3.8	Кормушка животных	-	0	0
3.9	Выгонная площадка	-	+	0
3.10	Канавы около дорог	-	+	-
3.11	Берега ручья	-	+	-
3.12	В щелях между бетонных плит	-	+	-
4.	Хранение техники			

Окончание таблицы 13.2

1	2	3	4	5
4.1	Гараж	-	+	-
4.2	Парк сельскохозяйственной техники и тракторов	-	+	-
5.	Школьный участок	-	+	-
6.	Личное подсобное хозяйство			
6.1	Участок под картофелем	+	+	-
6.2	Огород	+	+	-
6.3	Пленочная теплица	+	+	-
6.4	Подпол, картофелехранилище	+	+	+
6.5	Садовый участок	0	+	-
6.6	Свинарник	0	+	-
6.7	Навоз из-под коровы	-	+	0
6.8	Почва декоративных растений	-	+	+
7.	Дороги			
7.1	Канавы вдоль дорог	-	+	+
7.2	Откосы дорог	-	+	-
8.	Мелиоративные канавы			
8.1	Около труб	-	+	-
8.2	В метях разрушения	-	+	-
9.	Водохранилище			
9.1	Берега водохранилища	0	+	-
9.2	Места водопоя животных	-	+	-
10.	Остров с посадкой картофеля	-	+	-
11.	Берега ручья за плотиной	-	+	-
12.	Дно оврагов	-	+	-
13.	Поле, на котором не выращивали картофель более 7-ми лет	+	-	+
14.	Огород, заросший травой; заброшенный хутор	-	+	-
15.	Пастбища	-	+	-

Примечание:

- – исследования не проводились;

+ – обнаружены цисты или самки;

0 – исследования проводились, но нематод не обнаружили;

* – обнаружены старые цисты без жизнеспособных личинок (метод окрашивания).

фитотитологический мониторинг необходимо осуществлять в крупных, средних, мелких хозяйствах, на огородах и садовых участках. При эпифитотитологической характеристике очагов глободероза на территории населенного пункта предусмотрена следующая методология:

- а) изучают документацию в хозяйстве и проводят опрос лиц, выращивающих картофель в зоне очага;
- б) для облегчения учета результатов эпифитотитологического обследования заполняют специальные формы 1 и 2 (рис. 13.23);
- в) с помощью метода растений-индикаторов и фитогельминтологического анализа проб определяют границы и факторы передачи возбудителя глободероза в полях севооборота и приусадебных участках;
- г) с помощью метода растений-индикаторов определяют жизнеспособность личинок в старых цистах;
- д) с помощью метода «сигнальных посадок» выявляют агрессивные патотипы и виды картофельных глободер;
- е) с помощью картографического способа устанавливают территориальное расположение очага глободероза, пути распространения ЗКН, места хранения возбудителей глободероза.

Для каждого очага заполняют карточку эпифитотитологического обследования.

13.9. Полная схема ретроспективного эпифитотитологического анализа при фитогельминтозах

1. Анализ многолетней динамики заболеваемости фитогельминтозом.
2. Анализ годовой динамики заболеваемости фитогельминтозом, повышения и спада заболеваемости, а также в отдельные годы, отличающиеся по агрометеорологическим данным от среднеемноголетних данных.
3. Анализ показателей заболеваемости фитогельминтозами по культурам, выделенных эпифитотитологическим обследованием, в специализированных хозяйствах и севооборотах в регионах.
4. Анализ динамики плотности популяции фитогельминта по среднеемноголетним данным, в годы повышения и спада заболеваемости и в отдельные годы.

5. Анализ многолетней и годовой динамики заболеваемости в хозяйствах, выделенных по эпифитотиологическим признакам (высокий уровень поражения фитогельминтозом, большое число очагов).
6. Эпифитотиологическая оценка территорий риска, культур и сортов риска, времени риска и факторов риска.
7. Эпифитотиологический анализ популяционного, расового и видового состава возбудителей фитогельминтоза, характеристики агрессивных и вирулентных вариантов.
8. Эпифитотиологическая оценка восприимчивости культур, сортов, гибридов, наличие растений-хозяев в биоценозе и агро-биоценозе, а также резервуарных растений.
9. Эпифитотиологическая характеристика очагов фитогельминта в природе и агроэкосистемах.
10. Рекомендации по проведению необходимых мероприятий по ограничению и ликвидации очагов фитогельминтозов.
11. Прогноз места, времени и условий формирования агрессивного патотипа, расы, варианта, вида возбудителя фитогельминтоза.

В результате анализа динамики заболеваемости и ее структуры по эпифитотиологическим признакам формулируется гипотеза о причинах и условиях эпифитотии. При обследовании, фитогельминтологическом анализе, опросе владельцев зараженных территорий ставится задача подтвердить или отвергнуть эту гипотезу. Так, при подозрении на семенной механизм передачи эпифитотии уточняется, все ли очаги возникли из-за посева зараженных семян, имеются ли очаги фитогельминтоза, в которых не использовали зараженные семена. Наряду с этим проверяется зараженность партий семян, и выясняют, откуда поступили зараженные семена. На основании всех собранных данных делается вывод об условиях развития эпифитотии. Очень часто зараженный посадочный материал (рассада, саженцы, клубни, корнеплоды, луковицы и т.д.) является источником инвазии и причиной возникновения новых очагов фитогельминтозов [143].

Полученная информация может быть представлена в виде таблиц на федеральном и региональном уровнях. Сейчас появилась возможность заносить подобного рода информацию на компьютерные карты. Эти карты являются основой географической информационной системы (ГИС) – компьютерного комплекса, предназначенного

для сбора, обработки, хранения и отображения пространственно-временной информации. В результате обработки данных в системе ГИС будет дан более обоснованный картографический анализ фитогельминтологической ситуации, как отдельного региона, так и РФ в целом. Применение ГИС существенно облегчает разработку прогноза расселения фитопатогенов с помощью «оверлея» (логического положения различных слоев карт, например: климат – культура – фитогельминт) и получение прогностической картинки [2, 37, 156, 173].

Требования к информации фитогельминтологического мониторинга:

- стандартизированный характер получаемой информации;
- математически обоснованный объем контрольных выборок (обследуемых площадей) и их репрезентативности (представленности полей с разным агро- и экофоном);
- территориальные (пространственные) характеристики фитогельминтологических ситуаций;
- эпифитотиологическая (агроэкологическая) информация (сорт, предшественник, механизмы передачи и т.д.);
- стандартные формы учета и метода обобщения результатов слежения на хозяйственном, региональном и федеральном уровнях;
- формирование баз данных с использованием компьютерных моделей;
- картирование на уровне поля, севооборота, агроландшафта, хозяйства, района, области.

Таким образом, фитогельминтологический мониторинг, как составная часть карантинного и фитосанитарного мониторинга, формирует необходимую основу для фитосанитарного надзора, который формулирует проблемы, принимает управленческие решения, ставит задачи исполнителям, организует проверку исполнения с целью улучшения карантинной и фитогельминтологической ситуации в стране.

13.10. Анализ фитосанитарного риска возможного проникновения и распространения возбудителей нематодных карантинных болезней в РФ

Во многих странах наиболее опасные возбудители нематодных болезней включены в списки карантинных объектов [22, 38, 44, 183, 218, 226]. Возникает вопрос, какие возбудители фитогельминтозов могут быть отнесены к карантинным вредным организмам и внесены в Перечень вредителей, болезней, растений и сорняков, имеющих карантинное значение для России. В настоящее время в Список A1 и A2 разных стран мира включено более 20-ти видов фитогельминтов, которые в той или иной степени отвечают требованиям, предъявляемым к карантинным объектам:

- 1) отсутствует или встречается ограниченно в пределах государства;
- 2) является паразитом, способным наносить существенный вред произрастающим культурам и нанести потенциальный экономический ущерб;
- 3) может проникнуть, акклиматизироваться в условиях страны.

В России 4 фитогельминтоза являлись карантинными – глободероз картофеля (*Globodera rostochiensis*, *G. pallida*), бурсафеленхоз сосны (*Bursaphelenchus xylophilus*) и мелойдогиноз картофеля (*Meloidogyne chitwoodi*). В настоящее время Перечень карантинных организмов пересматривается с точки зрения принципа анализа фитосанитарного риска, создаваемого вредным видом.

Анализ фитосанитарного риска (АФР) – краеугольный камень всех фитосанитарных систем. На его основе составляются национальные перечни карантинных вредных организмов. Различные системы АФР разрабатываются с 1990-х гг. Была предложена система количественной оценки риска в рамках АФР, которая сейчас используется в России и ряде других стран. С этого времени были детализированы некоторые схемы АФР, в частности, в Интернете была опубликована очень подробная схема, разработанная Европейской и Средиземноморской организацией по карантину и защите растений (ЕОКЗР) в виде регионального стандарта по фитосанитарным мерам [81]. А.И. Сметник [22] предостерегал, что нельзя переоценивать концепцию анализа фитосанитарного риска как универсальную методоло-

гию, и необходимо учитывать другие подходы в определении карантинного вредного организма.

Одним из таких подходов может быть использование оценочного метода при анализе сложных систем. Критерием в этом случае может быть балльная оценка основных показателей, характеризующих вредный организм [87, 143, 145, 215].

Все многообразие параметров и показателей, которыми может быть охарактеризован карантинный фитогельминтоз, подразделяют на 3 категории, включив в них только основные, ведущие, первостепенные критерии.

1. Карантинные.

- 1.1. Карантинный объект в других странах и ЕОЗР.
- 1.2. Экспертная оценка о включении в Список карантинных организмов в России.
- 1.3. Географическое распространение и встречаемость в пределах России.
- 1.4. Переносчик возбудителя карантинного заболевания.
- 1.5. Разработанность методов диагностики, идентификации и выявления очагов.
- 1.6. Проводится ли досмотр и сертификация подкарантинных грузов, в которых может быть обнаружен фитогельминт.
- 1.7. Контроль за интродукцией растений-хозяев фитогельминта, досмотр и сертификация растений и растительных продуктов в местах происхождения.
- 1.8. Возможность карантинного обеззараживания растительной продукции и проведения карантинных мероприятий.
- 1.9. Подготовленность персонала к обнаружению, диагностике, идентификации.
- 1.10. Риск завоза на территорию России.

2. Экономические (хозяйственные).

- 2.1. Экспериментальная патогенность, вредоносность возбудителя фитогельминтоза.
- 2.2. Экономические потери в странах и регионах распространенности.
- 2.3. Потенциальные экономические потери в РФ.

- 2.4. Экономическое значение возможных поражаемых культур или растений.
- 2.5. Вероятность эпифитотии фитогельминтоза в РФ.
- 2.6. Потери от комплексной болезни с участием возбудителя фитогельминтоза.
- 2.7. Наличие и ассортимент нематодоустойчивых сортов и гибридов.
- 2.8. Разработанность и эффективность защитных мероприятий.
- 2.9. Фитосанитарный риск для 4-х типов хозяйств (крестьянских, фермерских, акционерных, государственных).
- 2.10. Информированность специалистов карантина и защиты растений, ученых НИИ, селекционных центров.
3. Эпифитотиологические (экологические).
- 3.1. Биопотенциал возбудителя фитогельминтоза.
- 3.2. Стадии выживания, факторы надежности, возможность перезимовки.
- 3.3. Экологическая пластичность возбудителя фитогельминтоза.
- 3.4. Эффективность механизма и факторов передачи возбудителя фитогельминтозов.
- 3.5. Круг растений-хозяев и наличие среди них интродуцированных растений.
- 3.6. Распространенность и концентрация в хозяйствах растений-хозяев.
- 3.7. Вероятность выращивания восприимчивых культур в севообороте, плодосмене, монокультуре.
- 3.8. Наличие агрессивных патотипов, рас, популяций.
- 3.9. Благоприятность среды и вероятность обоснования.
- 3.10. Экологическое сопротивление среды возбудителю фитогельминтоза.

В список предполагаемых карантинных возбудителей фитогельминтозов были включены виды фитогельминтов, которые являются карантинными объектами в других странах или представляют серьезную опасность для сельскохозяйственных культур, лесных и цветочно-декоративных растений России.

1. Ангвиноз пшеницы – возбудитель *Anguina tritici* (Steinbuch, 1799) Chitwood, 1935 – пшеничная ангвина.

2. Афаленхоидоз риса – *Aphelenchoides besseyi* Christie, 1942 – рисовая листовая нематода, рисовый афеленхоид.
3. Афеленхоидоз земляники – земляничный афеленхоид *A. fragariae* (Ritzema-Bos, 1891) Christie et Steiner – земляничная нематода.
4. Бурсафеленхоз сосны – *Bursaphelenchus xylophilus* (Steiner et Buhner, 1924) Nickle, 1975 – сосновая стволовая нематода.
5. Дитиленхоз риса – *Ditylenchus angustus* (Butlek, 1913) Filipjev, 1936 – рисовый дитиленх, стеблевая рисовая нематода.
6. Дитиленхоз картофеля – *D. destructor* Thorne, 1945 – клубневой дитиленх, клубневая нематода.
7. Дитиленхоз конских бобов – *D. dipsaci* (Kühn, 1857) Filipjev, 1936 – гигантская раса стеблевой нематоды.
8. Дитиленхоз люцерны – *D. dipsaci* – люцерновая раса стеблевой нематоды.
9. Дитиленхоз сахарной свеклы – *D. dipsaci* – свекловичная раса стеблевой нематоды.
10. Дитиленхоз тюльпана – *D. dipsaci* – тюльпановая раса стеблевой нематоды.
11. Гетеродероз сои – *Heterodera glycines* Ichinohe, 1952 – соевая гетеродера, соевая цистообразующая нематода.
12. Гетеродероз сахарной свеклы – *H. schachtii* Schmidt, 1871 – свекловичная гетеродера, свекловичная цистообразующая нематода.
13. Гетеродероз кукурузы – *H. zea* Koshy, Swarupet Sethi, 1971 – кукурузная цистообразующая нематода.
14. Глободероз картофеля – *Globodera pallida* (Stone, 1973) Behrens, 1975 – бледная глободера, бледная картофельная цистообразующая нематода.
15. Глободероз картофеля – *G. rostochiensis* (Wollenweber, 1923) Behrens, 1975 – золотистая глободера, золотистая картофельная цистообразующая нематода.
16. Мелойдогиноз картофеля, моркови, сахарной свеклы, кукурузы, пшеницы, ячменя и ряда других культур – возбудитель *Meloidogyne chitwoodi* Golden et al, 1980 – колумбийская галловая нематода, мелойдогина Читвуда.

17. Мелойдогиноз овощных культур, лекарственных, цветочно-декоративных растений закрытого грунта – возбудители *M. incognita* (Kofoed et White, 1919) Chitwood, 1949 – южная галловая нематода; *M. javanica* (Treub, 1885) Chitwood, 1949 – яванская галловая нематода; *M. arenaria* (Neal, 1889) Chitwood, 1949 – арахисовая галловая нематода.
18. Накоббоз сахарной свеклы, тепличных растений – *Nacobbus aberrans* (Thorne, 1935) Thorne Allen, 1944 – ложная галловая нематода, накобус аберанс.
19. Радофлез цитрусовых – *Radopholus citrophilus* Huettel et al, 1984 – цитрусовая норовая нематода.
20. Радофлез банана, табака, перца и других субтропических сельскохозяйственных растений – *R. similis* (Cobb, 1893) Thorne, 1949 – банановая норовая или сверлящая нематода.
21. Ротиленхулез хлопчатника – *Rotylenchulus reniformis* Linford et Oliveira, 1940 – почковидная нематода.
22. Переносчики (векторы) карантинных непомовирусов – *Xiphinema americanum* Cobb; *X. californicum* Lamberti et Bleve-Zacheo – ксифинема; *Longidorus diadecturus* – лонгидорус.

При использовании экспертных оценок возникали методологические и организационные трудности. Во-первых, потребовалось все критерии подразделить на 3 группы и предложить экспертам оценить показатели «от/до» баллов. Во-вторых, подобрать квалифицированных экспертов (не менее 10-ти), которые могли бы выступать в данном качестве, отвечать критериям объективности и непредвзятости. Полученные данные экспертных оценок показали надежность и достоверность результатов.

В условиях недостаточного информационного обеспечения используются экспертные системы оценок. Они в определенной мере позволяют определить вероятность или проявление сравниваемых сопоставимых показателей для разных видов возбудителей фитогельминтозов при ограниченности или ненадежности фактических и экспериментальных данных.

Каждый показатель карантинного, экономического, эпифитотологического критериев для перечисленных выше возбудителей фитогельминтозов оценивался по 10-ти балльной шкале, с привычным качественным описанием степени проявления показателя или его

вероятности: 0 баллов – показатель не проявляется. 2 балла – очень слабая вероятность или проявление показателя. 4 балла – слабое. 6 баллов – среднее. 8 баллов – сильное. 10 баллов – максимальное. Критерием в определении возможного карантинного вида фитогельминта является индекс, получаемый суммированием всех баллов.

Для каждого тестируемого возбудителя фитогельминтоза рассчитаны индексы, характеризующие карантинные, экономические, эпифитотологические критерии (табл. 13.3). Числовые значения параметров, показателей и их суммирование дали возможность сравнить индексы разных возбудителей фитогельминтозов со стандартными карантинными видами и квалифицировать некоторые из них как возможные карантинные организмы для России. Примененная оценочная методика обеспечила достаточно высокую степень градации индекса – от 81-го до 196-ти. Для стандартных (подчеркнутые виды) возбудителей фитогельминтозов – бледной и золотистой картофельных глободер, получены самые высокие индексы: 196 и 190 соответственно. Индекс сосновой стволовой нематоды был меньше 179-ти. Наша оценка фитосанитарного риска для этих видов совпала с результатом достаточного сложного подхода к анализу фитосанитарного риска для двух возбудителей фитогельминтозов (глободероз картофеля и бурсафеленхоз сосны), который провел А.Д. Орлинский [81]. Для большинства видов фитогельминтов очевидна разница в индексах по сравнению со стандартными.

Тестируемые виды фитогельминтов в зависимости от величин индексов можно разделить на 3 группы. В первую группу, которая характеризуется самыми высокими индексами (196–165), вошли стандартные виды и 4 потенциальных карантинных возбудителя фитогельминтозов. Один из высоких индексов (180) отмечен для возбудителей мелойдогиноза растений в защищенном грунте. Эпифитотии мелойдогиноза зарегистрированы во многих регионах выращивания овощных культур в теплицах. Патогенные галловые нематоды (южная, яванская, песчаная) представляют серьезную опасность для всех овощных культур и большинства цветочно-декоративных растений, выращиваемых в тепличных комбинатах, хозяйствах и оранжереях. Условия защищенного грунта – оптимальные температура и влажность почвы, длительный вегетационный период, бессменное выращивание растений-хозяев, отсутствие врагов – благоприятны для развития возбудителей мелойдогиноза. Потери овощных культур от мелойдогин составляют от 20 до 50%, а в отдельных случаях – 80–90%. Теплолюбивые

Таблица 13.3

Сравнительная оценка возбудителей фитогельминтозов по карантинным, экономическим, эпифитотологическим критериям

№ п/п	Возбудитель фитогельминтоза	Индекс критерия			Σ
		карантин- ного	экономи- ческого	эпифито- тио-логи- ческого	
1.	Пшеничная ангина	55	42	55	152
2.	Рисовый афеленхрид	65	53	59	177
3.	Земляничный афеленхрид	36	46	60	142
4.	Сосновый бурсафеленх	53	63	63	179
5.	Рисовый дитиленх	49	44	49	142
6.	Клубневой дитиленх	40	40	58	138
7.	Стеблевая нематода, гигантская раса конских бобов	45	40	48	124
8.	Стеблевая Н., люцерновая раса	49	42	45	136
9.	Стеблевая Н., свекловичная раса	37	42	48	127
10.	Стеблевая Н., тюльпанная раса	40	28	44	112
11.	Соевая гетеродера	55	60	55	170
12.	Свекловичная гетеродера	38	51	55	144
13.	Кукурузная гетеродера	33	47	39	119
14.	Бледная глободера	71	63	62	196
15.	Золотистая глободера	66	61	63	190
16.	Колумбийская мелойдогина	63	62	58	183
17.	Мелойдогины в закрытом грунте	47	66	67	180
18.	Ложная галловая нематода	39	36	42	117
19.	Цитрусовая норовая нематода	32	27	22	81
20.	Банановая норовая нематода	32	28	26	86
21.	Почковидная нематода	30	27	26	83
22.	Ксифинемы и лонгидорус – переносчики карантинных вирусов	43	40	46	129

виды галловых нематод в открытом грунте в РФ практически не выживают. В теплицы их завозят с луком на выгонку из Средней Азии и с посадочным материалом цветочных растений из субтропических и тропических стран. Отсутствие карантинных ограничений замедляет и затрудняет успешно начавшееся внедрение в теплицах нематодоустойчивых сортов и гибридов томата, которые могут поразиться завезенными агрессивными расами и видами мелойдогин.

Включение южной, яванской, песчаной и других галловых нематод в Перечень карантинных организмов и соблюдение карантинных требований, направленных на предупреждение проникновения и расселения в теплицах отсутствующих или ограниченно распространенных в нашей стране видов мелойдогин, приведет к снижению затрат на проведение дорогостоящих истребительных мероприятий.

Другой возбудитель мелойдогиноза, поражающий в открытом грунте картофель, морковь, сахарную свеклу, пшеницу и другие сельскохозяйственные культуры – колумбийская галловая нематода, набрала 183 балла и замкнула группу потенциальных карантинных фитогельминтозов. Этот вид мелойдогин в 1995 г. включен в Список А2 ЕОЗР. Большинство специалистов также рекомендуют включить в Перечень карантинных организмов колумбийскую галловую нематоду. Однако до настоящего времени не разработаны методы диагностики и идентификации этого возбудителя мелойдогиноза и не подготовлены кадры для работы с ним. Поэтому внесение в Перечень совместно с колумбийской галловой нематоды возбудителей мелойдогиноза растений защищенного грунта важно с точки зрения обучения специалистов на материале пораженных мелойдогинами растений из теплиц и отработки методов диагностики мелойдогиноза в открытом грунте.

Два возбудителя экономически важных фитогельминтозов – соевая цистообразующая нематода (170 баллов) и рисовая листовая нематода (177) – вошли в группу потенциальных карантинных фитогельминтов. Их желательно включить в Список А2, поскольку они ограниченно распространены на территории России и на большие расстояния могут быть завезены с семенами.

Фитогельминты – переносчики возбудителей карантинных болезней вошли во вторую группу. Пшеничная ангвина (индекс 152) является переносчиком возбудителя желтого слизистого бактериоза пшеницы. Некоторые виды ксифинем и лонгидорусов являются векторами карантинных неповирусов. Поэтому эти фитогельминты

должны быть включены в Перечень вместе с основным карантинным заболеванием. Необходимо отметить, что обнаружение и идентификация этих фитогельминтов значительно проще и достовернее, чем диагностика переносимых ими возбудителей болезней. Кроме этих видов, во вторую группу вошли 6 фитогельминтозов: дитиленхозы риса (142), люцерны (136), конских бобов (124), картофеля (137), афеленхоидоз земляники (142), гетеродероз сахарной свеклы (144). Возбудители этих фитогельминтозов могут быть включены в Список АЗ «Потенциально опасные организмы для РФ, которые могут быть обнаружены в семенах и посадочном материале».

Третью группу возбудителей фитогельминтозов составили нематоды, у которых индекс был меньше 119-ти баллов. Среди них преобладают фитогельминты, которые поражают субтропические и тропические растения и не представляют серьезной опасности для сельскохозяйственных культур России.

На основе экспертной балльной оценки показателей карантинных, экономических, эпифитотиологических критериев в Список А1 Перечня вредителей, болезней, паразитарных растений и сорняков, имеющих карантинное значение для РФ, рекомендовали включить следующих возбудителей фитогельминтозов:

1. Бледная картофельная цистообразующая нематода *G. pallida*.
2. Сосновая стволовая нематода *B. xylophilus*.
3. Колумбийская и южная, яванская, арахисовая галловые нематоды *M. chitwoodi*, *M. incognita*, *M. javanica*, *M. arenaria*.

В Список А2 рекомендуем включить следующих возбудителей фитогельминтозов:

1. Золотистая картофельная цистообразующая нематода *G. rostochiensis*.
2. Соевая цистообразующая нематода, соевая гетеродера *H. glycines*.
3. Рисовая листовая нематода *Aphelenchoides besseyi*.

По прошествии более 20-ти лет большинство указанных видов вошли в Перечень карантинных объектов.

Приказом Министерства сельского хозяйства Российской Федерации № 501 от 15.12.2014 г. утвержден перечень карантинных объектов, который состоит из Списков А1, А2, АЗ:

1. А1 – Карантинные объекты, отсутствующие на территории Российской Федерации;

2. А2 – Карантинные объекты, ограниченно распространенные на территории Российской Федерации;
3. А3 – Регулируемые некарантинные вредные организмы.

В Список А1 вошли объекты, указанные в табл. 13.4.

Таблица 13.4

Нематодные возбудители болезней растений, включенные в Список А1

Возбудители болезней растений нематодные		
1	Бледная картофельная нематода	<i>Globodera pallida</i> (Stone) Behrens
2	Колумбийская галловая нематода	<i>Meloidogyne chitwoodi</i> Golden et al.
3	Корневая галловая нематода	<i>Meloidogyne enterolobii</i>
4	Ложная галловая нематода	<i>Nacobbus aberrans</i> (Thorne) Thorne & Allen (Sensu lato)
5	Ложная колумбийская галловая нематода	<i>Meloidogyne fallax</i> Karssen
6	Рисовая нематода	<i>Aphelenchoides besseyi</i> Christie
7	Соевая нематода	<i>Heterodera glycines</i> Inhinode
8	Сосновая стволовая нематода	<i>Bursaphelenchus xylophilus</i> (Steiner et Buhrer) Nickle

В Список А2 вошла *Globodera rostochiensis* – золотистая картофельная нематода.

В Список А3 вошли виды, представленные в табл. 13.5.

Таблица 13.5

Нематодные возбудители болезней растений, включенные в Список А3

Возбудители болезней растений нематодные		
1	Стеблевая нематода	<i>Ditylenchus dipsaci</i> Filipjev
2	Стеблевая нематода картофеля	<i>Ditylenchus destructor</i> Thorne

В «Единый пречень карантинных объектов Евразийского экономического союза» № 25 от 30.03.2018 г. эти виды фитопаразитических нематод были включены.

Авторы методологии оценки АФР признали, что существующая практика оценки требует модернизации. Этот стандарт был признан многими странами – членами ЕОКЗР слишком сложным для использования [81]. Было предложено на первом подготовительном этапе проводить выбор вредного организма на основе экспертной оценки.

На следующих трех этапах будет проведена оценка фитосанитарного риска, анализ его управления и документирования результатов АФР.

Таким образом, экспертная балльная оценка показателей карантинных, экономических, эпифитотиологических критериев для включения фитопаразитических нематод в Перечень вредителей, болезней, паразитарных растений и сорняков, имеющих карантинное значение для РФ, показала свою эффективность и была одобрена на семинаре, приведенном Европейской и Средиземноморской организацией по карантину и защите растений (ЕОКЗР) в Евразийском экономическом союзе.

14. ЭПИФИТОТИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЗАЩИТЫ СЕЛЬСКОХОЗЯЙСТВЕННЫХ КУЛЬТУР ОТ ФИТОГЕЛЬМИНТОЗОВ

*Какого бы рода проблема перед нами не стояла,
нам всегда не хватает информации, чтобы решить ее окончательно.*

Третий закон Симпсона

14.1. Управление эпифитотическим процессом при фитогельминтозах в агроэкосистемах

Мелойдогиноз овощных культур в защищенном грунте, глободероз картофеля и томата в личных подсобных хозяйствах, гетеродероз зерновых в Башкортостане, Татарстане, Горьковской области, гетеродероз сои в Приамурье и на Дальнем Востоке, гетеродероз люцерны в Ставропольском и Краснодарском краях, афеленхоидоз риса в Астраханской области и Краснодарском крае, дитиленхоз картофеля, лука, чеснока, земляники во многих других областях и краях России имели и имеют характер эпифитотий, когда наблюдается массовое поражение, как по числу растений, так и по охвату территорий [48, 145, 167, 168].

Сущность эпифитотий фитогельминтозов может быть понята лишь на основе эпифитотиологического анализа, который базируется на изучении эпифитотического процесса при болезнях растений. С одной стороны, это процесс взаимодействия между популяциями фитогель-

минта и растения-хозяина, с другой – это ряд связанных между собой и возникающих один из другого эпифитотических очагов фитогельминтоза. В последнем определении выражены непрерывность и дискретность эпифитотического процесса, а также (и это главное) намечен переход от отдельных заболеваний растений к массовому поражению, от очагов в биоценозах к эпифитотиям фитогельминтозов в агроэкосистеме.

Для сохранения вида фитогельминта обязательна смена возбудителей индивидуальных растений-хозяев, внешне воспринимаемая как заражение. Этот процесс, то есть непрерывная цепь последовательных заражений, происходит при участии инвазированного растения (источник возбудителя инвазии), механизма сохранения и передачи возбудителя фитогельминтоза и восприимчивого растения, что составляет биологическую основу эпифитотического процесса. Три названных звена являются непосредственными участниками и обязательными условиями осуществления эпифитотического процесса. Поскольку эпифитотический процесс немыслим без его постоянного движения во времени и пространстве, то есть развития, то трех участников процесса в их взаимоотношенности и взаимодействии называют движущими силами эпифитотического процесса. Развитие процесса при фитогельминтозах отмечается, чаще всего, в агроценозах при выращивании сельскохозяйственных растений и, естественно, подвержено влиянию антропогенных факторов. Природные (абиотические и биотические) и антропогенные факторы влияют на эпифитотический процесс через основные движущие силы, то есть их влияние опосредственное. Поэтому их называют вторичными движущими силами, и они определяют качественную и количественную характеристики эпифитотического процесса [143].

Необходимым условием научно-методологического обеспечения работ по изысканию способов и средств борьбы с фитогельминтозами является разработка эпифитологических (экологических) методов управления фитосанитарной обстановкой в агроэкосистемах. На основе эпифитотического подхода к изучению этих вопросов могут быть экологически и фитосанитарно правильно определены стратегия и тактика интегрированной системы защиты растений от фитогельминтозов [146].

Стратегия защиты сельскохозяйственных культур от возбудителей фитогельминтозов сочетает, насколько это возможно и целесообразно, все методы и средства борьбы, чтобы не допустить проникновения, размножения патогенных видов и удерживать плотность

популяций вредных нематод ниже уровня, причиняющего экономические потери. Тактика борьбы представляет собой применение прогрессивных и эффективных методов в их различных сочетаниях, направленных на одно из уязвимых звеньев эпифитотического процесса при фитогельминтозах. При защите сельскохозяйственных культур от массовых фитогельминтозов важно, чтобы методы управления воздействовали на три звена эпифитотического процесса и не допускали появления очагов фитогельминтозов.

На уровне источника возбудителя инвазии необходимо проводить следующие мероприятия: уничтожение инвазированных основных, резервуарных, второстепенных растений-хозяев, фитопрочку, браковку инвазированных посевов и посадок на семенные цели, пространственную и временную изоляцию посевов и семенного материала, постоянный фитогельминтологический мониторинг (табл. 14.1).

Для исключения из эпифитотического процесса семенного, псевдосеменного, миграционного механизмов сохранения и передачи возбудителей фитогельминтозов требуются следующие мероприятия: фитогельминтологический анализ и сертификация посадочного материала, использование здоровых сертификатных семян и посадочного материала, дезинвазия семян, удаление галлов, растительных остатков, щуплых семян, почвы, цист и фитогельминтов [148].

При почвенном МСП имеют важное значение агротехнические и агрофитоценотические приемы: севооборот, плодосмен, выращивание невосприимчивых сортов и культур, враждебных растений, ловчих культур. Необходимо подчеркнуть эпифитотиологическую функцию севооборотов. Научно обоснованное чередование культур во времени и пространстве следует рассматривать не только как средство разрыва трофических связей популяций фитогельминта и растения-хозяина, но и как мощный фактор биоценотического характера, влияющий на формирование структурных комплексов агробиоценозов, очагов фитогельминтозов и на незащищенные стадии паразитов. С учетом схемы севооборота можно более рационально и экологически безопасно организовать борьбу с фитогельминтами, имеющими стадии сохранения (цистообразующие нематоды, паратилеми, мелойдогины) или многолетний цикл развития (лонгидориды), использовать враждебные или ловчие промежуточные, пожнивные культуры, создавать фитосанитарные барьеры. Путем обогащения почвы органическими веществами и внесения удобрений, мелиоран-

Таблица 14.1

Управление эпифитотическим процессом при фитогельминтозах путем воздействия на источник возбудителя инвазии (ИИ)

№ п/п	Фитогельминтоз	Мероприятие	Время проведения	Место проведения мероприятий
1	2	3	4	5
1.	Карантинные и особо опасные фитогельминтозы	Эпифитотиологический мониторинг. Обследование и фитогельминтологический анализ	В течение года	Селекционные учреждения, семеноводческие хозяйства, сельскохозяйственные угодья, хранилища, свалки, личные подсобные хозяйства и т.д.
2.	Карантинные и особо опасные фитогельминтозы	Выявление, локализация и ликвидация ИИ и эпифитотических очагов	В течение года	Тепличные хозяйства, питомники, рассадники
3.	Мелойдогиноз овощных, технических, декоративных, плодовых культур	Уничтожение резервуарных второстепенных растений-хозяев (сорняки, кустарники, деревья)	В период вегетации	На всей территории
4.	Афеленхоидоз риса, земляники; дитиленхоз чеснока, лука, земляники, клевера, люцерны, тюльпанов, нарциссов	Фитопрочистки, апробация и браковка инвазированных семенных посевов и посадок, уничтожение инвазированных линий, клонов. Сокращение сроков эксплуатации плантаций	В период вегетации и после хранения	Селекционные учреждения, семеноводческие хозяйства, фермы, любительские коллекционные посадки, карантинные питомники
5.	Ангвиноз злаковых трав	Скашивание инвазированных трав	В период цветения	На лугах и пастбищах, на полях
6.	Глободероз картофеля, гетеродероз зерновых	Скашивание и запашка инвазированных растений через 50 дней после посадки	Весна, начало лета	Семеноводческие, фермерские, крестьянские хозяйства
7.	Мелойдогинозы сельскохозяйственных культур	Уничтожение инвазированных кустарников, деревьев на берегах каналов, арыков, поливных сооружений	В течение года	На территории хозяйств
8.	Дитиленхоз картофеля, лука, чеснока	Изолированное хранение продовольственной, технической продукции и кормов от семенного и посадочного материала	В период хранения	Хранилища

Окончание таблицы 14.1

1	2	3	4	5
9.	Афеленхоидоз риса, дитиленхоз клевера, люцерны, гетеродероз сои, сахарной свеклы	Пространственная и временная изоляция производственных посевов от семенных	В период вегетации	Хозяйства
10.	Дитиленхозы, афеленхоидозы, МЗ, ГЗ, гетеродерозы и другие ФГЗ	Уничтожение инвазированных растений, растительных остатков, семян, клубней, паделицы, сорняков-резервентов.	Период уборки урожая	Хозяйства
11.	Афеленхоидоз, дитиленхоз цветочно-декоративных, плодово-ягодных культур	Терапия, биотехнологические методы оздоровления селекционного и ценного материала	В период вегетации	Оранжереи, селекционные учреждения, биотехнологические центры
12.	Афеленхоидоз, дитиленхоз земляники	Обследование и фитогельминтологический анализ растительности в лесополосах и других прилегающих угодиях	До посадки	Селекционные учреждения, семеноводческие хозяйства
13.	Мелойдогинозы, накоббоз, лонгидороз	Фитогельминтологический анализ саженцев, рассады в питомниках плодово-ягодных, декоративных растений	До продажи	Селекционные учреждения, семеноводческие хозяйства

тов, интродукции антагонистов нематод повышают супрессивность почв и снижают численность фитогельминтов. Супрессивность почв в очагах фитогельминтозов значительно возрастает при выращивании люпина, горчицы, рапса и других сидеритов [32, 52, 67, 167].

Эпифитотиологическая роль нематодоустойчивых сортов и гибридов картофеля, томата, сои, люцерны, клевера, риса, табака и других культур в полях севооборота проявляется в снижении плотности популяций ЗКН в почве, ослаблении их биопотенциала и уменьшении их ареалов. В связи с возможностью появления агрессивных рас, патотипов и видов паразитических нематод нужно осуществлять фитогельминтологический мониторинг за расовым и видовым составом возбудителей фитогельминтозов [165, 169].

При водном МСП мероприятия включают: уничтожение источников инвазии в местах соприкосновения с водой, использование поливной воды после прохождения отстойников, применение капельного метода орошения. Специфический трансмиссивный МСП, для которого характерно участие насекомых-переносчиков, можно предотвратить путем применения инсектицидов, системных инсекто-нематодицидов и других приемов, ограничивающих численность и активность насекомых. Трансмиссивный механизм передачи требует особого внимания к органическим удобрениям, фитогельминтологическому анализу с помощью растений-индикаторов, компостирования, термообработки, уничтожения сорняков на компостных площадках (табл. 14.2). При почвенно-мультипликативном и других антропогенных МПС обязательны: фитогельминтологический анализ растительного материала почвы, субстрата; деинвазия почв, грунтов в рассадных теплицах; обязательный фитогельминтологический контроль за посадочным материалом (рис. 14.1).

Чтобы не произошло инвазирование здоровых восприимчивых растений, необходимо проводить карантинные и профилактические мероприятия, агротехнические методы (севооборот, нематоустойчивые сорта, гибриды, культуры), уничтожение сорняков, использование чистой сельскохозяйственной техники, проведение фитопрочисток, применение гранулированных нематодицидов с целью защиты семенных посадок (табл. 14.3).

Таблица 14.2

**Управление эпифитотическим процессом при фитогельминтозах
путем воздействия на МСП**

№ п/п	Фитогельмин- тоз	МСП	Мероприятие	Время про- ведения	Место проведения меропри- ятий
	1	2	3	4	5
1	Афеленхоидоз риса, арахиса, дитиленхоз конских бобов	Семенной	Фитогельминто- логический анализ и сертификация семенного материала	В течение года	Каран- тинные и контрольно- семенные инспекции
			Дезинвазия семян: химическая, терми- ческая, термо-хими- ческая	Перед по- севом	Селекцион- ные учреж- дения

Продолжение таблицы 14.2

	1	2	3	4	5
2	Афеленхидоз риса, арахиса, дитиленхоз конских бобов	Семенной	Фитогельминто- логический анализ и сертификация семенного материала	В течение года	Каран- тинные и контрольно- семенные инспекции
3			Дезинвазия семян: химическая, терми- ческая, термо-хими- ческая	Перед по- севом	Селекцион- ные учреж- дения
4	Дитиленхоз лука, люцерны, клевера, риса, ангвиноз пше- ницы	Псевдосе- менной	Сертификация по- севного материала, удаление галлов, щуплых семян, рас- тительных остатков (флотация, просеи- вание, обеззаражи- вание)	В течение года	Селек- ционные учреждения, семено- водческие хозяйства, агропроиз- водители
5	Гетеродероз сои, сахарной свеклы, клеве- ра, зерновых	Псевдо- семенной контак- тно-по- чвенный	Своевременная уборка в оптималь- ных условиях, недо- пущение попадания почвы в семена	При уборке	Селек- ционные учреждения и семено- водческие хозяйства
6	Дитиленхоз, афеленхидоз земляники, дитилен хозы декоративно- цветочных культур, хмеля, лука, картофе- ля, мелойдо- гиноз	Миграци- онный	Фитогельминто- логический анализ и сертификация посадочного ма- териала. Термиче- ское, химическое термохимическое обеззараживание	Перед по- садкой	Контроль- но-семен- ные, карантинные госинспек- ции, селек- ционные учреждения
7	Глободероз картофеля, гетеродероз хмеля, сахар- ной свеклы, тиленхулоз, кактедероз, ротиленхулоз, геликотиленхоз	Почвен- но-кон- тактный миграци- онный	Очищение от почвы, мойка клубней, кор- неплодов, корневищ и др. посадочного материала	Перед по- садкой	Семено- водческие хозяйства, агропроиз- водители

Продолжение таблицы 14.2

	1	2	3	4	5
8	Бурсафеленхоз сосны, радианафеленхоз кокосовой пальмы	Трансмиссивный специфический	Уничтожение насекомых-переносчиков или применение приемов ограничивающих их численность	В течение года	Лесхозы, хозяйства
9	Дитиленхоз клевера, люцерны, ангвиноз пырея	Трансмиссивный неспецифический	Запрет выпаса животных на полях кормовых трав	В течение вегетации	Хозяйства
10	Ангвиноз пшеницы, ангвинозы злаковых трав, афеленхоидоз риса	Псевдо-семенной трансмиссивный	Защита посевов от птиц с помощью сеток, применение чучел и хищных птиц	В период уборки	Селекционные учреждения, семеноводческие хозяйства
11	Дитиленхоз клевера, люцерны, картофеля, мелойдогиноз овощных, гетеродероз свеклы, глободероз картофеля	Трансмиссивный неспецифический	Эпифитотиологический мониторинг, фитогельминтологический анализ навоза, компоста. Термообработка при компостировании навоза	В течение года	Животноводческие комплексы, навозохранилища
12	Пратиленхоз, гиришманниелоз, мелойдогиноз, дитиленхоз риса	Водный	Полив – от зараженных чеков к зараженным. Использование отстойников	В период вегетации	Хозяйства
13	Мелойдогиноз, гетеродероз зерновых	Почвенно-пылевой	Пар, занятый непоражаемыми культурами. Своевременная обработка почвы	В период вегетации	Хозяйства, подверженные ветровой, почвенной эрозии
14	Пратиленхоз, гиришманниелоз, мелойдогиноз, дитиленхоз риса	Водный	Полив – от зараженных чеков к зараженным. Использование отстойников	В период вегетации	Хозяйства

Окончание таблицы 14.2

	1	2	3	4	5
15	Мелойдог- ноз овощных, технических, плодовых культур	Водный	Использование капельного метода орошения	В период вегетации	Хозяйства
16	Мелойдог- ноз овощных, технических, плодовых культур	Водный	Выращивание не- поражаемых, враж- дебных и ловчих растений. Примене- ние черного пара	В течение года	Хозяйства

Рис. 14.1. Схема примеров антропогенных МСП возбудителей дитиленхоза земляники

Два важнейших эпифитотиологических принципа борьбы с болезнями растений – это предотвращение контакта фитогельминта с восприимчивыми растениями и ликвидация очага фитогельминтоза. Старая пословица «Лучше грамм профилактики, чем килограмм борьбы» вполне подходит к возбудителям почвенных и семенных инвазий. Применяемая система защиты растений должна предотвращать занос и развитие фитогельминтов (картофельные глободеры,

Таблица 14.3

Управление эпифитотическим процессом при фитогельминтозах путем воздействия на восприимчивые растения (недопущение ФГ к ВР)

№ п/п	Фитогельминтоз	Мероприятие	Время проведения	Место проведения мероприятий
1	2	3	4	5
	Карантинные и другие фитогельминтозы	Карантинные и профилактические	В течение года	Хозяйства
		Пространственная и временная изоляция полей, посадок. Севооборот, плодосмен, культуuroоборот. Непоражаемые предшественники, враждебные растения. Поддержание необходимых расстояний между участками, рядами, растениями		
2.	Гетеродерозы сельскохозяйственных культур, глободероз картофеля, мелойдогиноз томата, сои, перца; дитиленхоз клевера, люцерны, овса	Замена на нематодоустойчивые сорта и гибриды, включение в севообороты непоражаемых культур	В период вегетации	Хозяйства
3.	Глободероз, дитиленхоз, триходероз картофеля; дитиленхоз, афеленхоидоз земляники	Применение системных гранулированных нематодцидов и жидких нематодцидов при поливе с целью защиты семенных посевов и посадок	В период вегетации	Семеноводческие хозяйства, селекционные учреждения
4.	Гетеродероз зерновых, гетеродероз сои, клевера, люцерны	Использование генетически гетерогенных посевов и посадок	В период вегетации	Хозяйства
5.	Гетеродерозы, глободерозы, мелойдогинозы, лонгидероз, дитиленхозы сельскохозяйственных культур	Выбор, обследование и подготовка земель под закладку селекционных, семенных плантаций	В течение года	Селекционные учреждения, семеноводческие хозяйства

Окончание таблицы 14.3

1	2	3	4	5
		Рационализация, размещение и последовательность орошения, ухода за разновозрастными посадками		
		Химическое, агротехническое уничтожение (подавление) сорняков		
6.	Дитиленхозы, мелойдогинозы, гетеродерозы, пратиленхозы, глободерозы растений с вегетативным размножением	Незараженный и незараженный почвой с ФГ посадочный материал	В период вегетации	Хозяйства
7.	Дитиленхозы, афеленхоидозы цветочных, декоративных и ягодных культур	Получение от здоровых материнских растений незараженных семян, органов вегетативного размножения и клонов, полученных методами биотехнологии	В течение года	Селекционные учреждения, семеноводческие хозяйства, фермеры
8.	Пратиленхозы, триходерозы, лонгидерозы, тиленхулозы, мелойдогинозы, ротиленхулезы многолетних растений	Выращивание здоровых растений на почве после термической стерилизации, фумигации или после черного пара	В течение года	Хозяйства
9.	Радофелез, геликотиленхоз бананов, цитрусовых, дитиленхоз и афеленхоз земляники	Перенос (перемещение) плантации на незараженные поля	В течение года	Хозяйства

соевая и люцерновая нематоды, рисовый афеленхоид, мелойдогины) в районах, свободных от этих паразитов.

Другой метод «предотвращения» – использование свободного от возбудителей болезней посадочного материала, что крайне важно при посадке в незараженную или физически, химически простерилизованную почву. Этот прием имеет основное значение для защиты теплиц от галловых нематод, рассадников от дитиленхов, мелойдогин, афеленхоидов и других инвазий рассады и саженцев.

При обнаружении первого очага фитогельминтоза необходимо своевременно организовать проведение мероприятий по его локализации и ликвидации, соблюдать правила внутреннего и внешнего карантина, провести организационно-хозяйственные мероприятия и обучение агрономических кадров. Важно организовать систематическое наблюдение за потенциальными местами возникновения очагов фитогельминтоза [101, 159].

При защите сельскохозяйственных культур от опасных фитогельминтозов важно состоит из выявления проблемы (например, очага фитогельминтоза), конструирования ее решения и реализации этого решения (плана).

Структура процесса выработки управленческого решения состоит из ряда взаимосвязанных процедур и соответствует основным фазам технологии принятия решения [38, 44, 112, 136].

Переход от общих принципов теории принятия решения к анализу, разработке управленческого решения (плана) для целей эпифитотиологии представлен на рис. 14.2. Планирование справедливо рассматривается как главное звено в управлении эпифитотическим процессом при фитогельминтозах. На рис. 14.3 показана схема последовательности работы фитогельминтолога при составлении плана противоэпифитотических мероприятий при обнаружении очага карантинного фитогельминтоза. Применительно к генеральной цели противоэпифитотической защиты растений (предупреждение заноса возбудителей фитогельминтозов и возникновения инвазионных заболеваний в агробиоценозах, а при выявлении очагов – локализация, ликвидация и предупреждение выноса возбудителей), следует выделить три направления мероприятий (рис. 14.3).

В карантине растений используют три основных эпифитотических подхода:

- 1) учет особенностей эпифитотиологии отдельных групп инвазионных болезней;
- 2) использование результатов эпифитотической диагностики по выявлению конкретных причин и условий развития эпифитотического процесса;
- 3) оценка потенциальной и фактической эффективности противоэпифитотических мероприятий и их доступности для практического применения.

Рис. 14.2. Этапы разработки плана мероприятий по локализации и ликвидации эпифитотического очага фитогельминтоза

Рис. 14.3. Схема планирования противоэпифитотических мероприятий в очаге

Средства противоэпифитотической защиты сельскохозяйственных культур и методы их использования определяются общим уровнем развития наук о фитогельминтозах и, естественно, находят применение не только в карантине, но и в защите растений.

Таким образом, защита сельскохозяйственных культур от возбудителей фитогельминтозов сочетает все методы, средства борьбы и профилактики, чтобы не допустить проникновения, размножения патогенных видов и удержать плотность популяций вредных нематод

ниже уровня, причиняющего экономические потери. Компонентом тактики является мероприятие или комплекс методов, направленных на одно из уязвимых звеньев эпифитотического процесса при фитогельминтозах. В целом, тактика защиты растений от фитогельминтозов обусловлена их эпифитотиологией и представляет собой применение прогрессивных и эффективных методов в их разных сочетаниях.

14.2. Стратегия и тактика управления ЭП при ФГЗ растений, размножающихся семенами

Первый случай распространения инвазии с семенами был описан Т. Нидхемом в 1743 г. В обнаруженных среди семян пшеницы галлах он выделил «нитеподобных филаментов», которые вернулись к жизни после помещения их в воду. Он заключил, что это – черви, угрицы или змеи, и обозначил их как *Vibrio tririci*, впоследствии переименованных в *Anguina tritici*. Это была первая документально зафиксированная нематода-паразит растений [17]. Пшеничная угрица в галлах вместе с семенами пшеницы широко распространилась в странах Европы, Азии, Америки в конце XIX – начале XX веков [32, 48, 143, 183, 216]. Фитосанитарный контроль и полный отказ от зараженных семян пшеницы способствовали ликвидации очагов ангвиноза пшеницы в этих странах [17, 52, 225]. Однако пшеничная ангина сохранилась на посевах зерновых в горных районах Индии, Афганистана, Сербии, Узбекистана [17, 130, 131, 226].

Двести лет спустя после описания пшеничной угрицы было установлено, что с семенами передаются другие виды ангвин – стеблевые нематоды *Ditylenchus* spp., почковые нематоды рода *Aphelenchoides* [48, 129, 183, 216, 244].

Много сообщений имеется о переносе фитопаразитических нематод с посадочным материалом [32, 67, 129, 168, 191, 199, 241].

С точки зрения эпифитотиологии различают три вида ассоциации семян, посадочного материала с фитопаразитическими нематодами.

1. Перенос фитогельминтов (ФГ) с семенами.

1. ФГ рода *Ditylenchus*, *Aphelenchoides* переносится внутри и снаружи тканей семян клевера, бобов, лука, риса, арахиса.
2. Семена злаков с галлами, вызываемые нематодами рода *Anguina*.
3. Растительные частицы с ФГ (р. *Ditylenchus*, *Aphelenchoides*) вместе с семенами.

4. Семена с почвой, содержащей яйца личинок, цист нематод *Heterodera glycines*, *H. schachtii*, *H. avenae*.

II. Перенос ФГ с органами вегетативного размножения растений, со спящими подземными органами растений, с посадочным материалом.

1. С клубнями картофеля (*G. rostochiensis*, *G. pallida*, *Meloidogyne* spp., *Ditylenchus destructor*, *D. dipsaci*).
2. С корневищами бегонии, мяты, пиона, канны, ириса, калл (*Meloidogyne* spp., *Aphelenchoides* spp., *Ditylenchus dipsaci*, *D. destructor*, *Pratylenchus* spp., *Paratylenchus* spp.).
3. С клубнелуковицами гладиолуса, шафрана (*D. dipsaci*).
4. С луковичками лука, чеснока, тюльпана, нарцисса (*D. dipsaci*).
5. С воздушными луковичками чеснока (*D. dipsaci*).
6. С усами земляники, лапчатки (*D. dipsaci*, *Aph. fragariae*).
7. С черенками стеблей кактусов (*M. incognita*, *Cactodera cacti*).
8. С черенками стеблей с листьями у хризантемы (*Aph. ritzemabosi*).
9. С черенками листьев сенполии (*M. incognita*, *M. arenaria*, *A. ritzemabosi*).
10. С клубневидными корнями георгин (*D. destructor*), свеклы (*H. schachtii*, *Nacobbus aberrans*, *M. hapla*), корневыми черенками флокса, первоцвета (*D. dipsaci*), малины (*M. hapla*), традесканции (*Scutellonema* sp.).

III. Перенос экто- и эндонаразаитических корневых нематод, в том числе переносчиков вирусов, с органами вегетативного размножения растений, загрязненных почвой с ФГ, клубнями, клубнелуковицами, луковичками, корневыми черенками, клубневидными корнями (нем. родов *Heterodera*, *Globodera*, *Cactodera*, *Meloidogyne*, *Nacobbus*, *Pratylenchus*, *Paratylenchus*, *Hirschmaniella*, *Radopholus similis*, *Tylenchulus semipenetrans*, *Rotylenchulus reniformis*, *Xiphinema*, *Longidorus*, *Trichodorus*).

IV. Перенос ФГ с рассадой, саженцами и укорененными кустами и деревьями (в сосудах, вазонах): фикусы (*H. fici*), цитрусовые (*Tylenchulus semipenetrans*, *P. similis*), сосна обыкновенная горная (*Bursaphelenchus xylophilus*, *B. mucronatus*).

Значение передачи возбудителей ФГЗ с семенным (посевным) и посадочным материалом велико. Цистообразующие и галловые нематоды широко распространились по всему земному шару, и представ-

ляют серьезную опасность для многих сельскохозяйственных культур [52, 183, 225]. Пораженные дитиленхами семена кормовых бобов могут создавать очаги инвазии, переходящие в эпифитотии. Семена являются единственным путем передачи таких возбудителей вредоносных заболеваний риса как афеленхоидоз и дитиленхоз. Очень опасны гетеродеры и мелойдогины, которые, однажды попав с посадочным материалом в почву, заражают ее, и от них чрезвычайно трудно, или даже невозможно избавиться. Так, личинки в цистах *G. rostochiensis* могут более 7–10 лет сохраняться в почве и в отсутствие растений-хозяев [67, 77, 91, 226].

С точки зрения эпифитотиологии, для семенного МСП возбудителей ФГЗ главным элементом является фитосанитарная сертификация семенного и посадочного материала. Это подтверждают международные стандарты по фитосанитарным мерам (МСФМ), подготовленные Секретариатом Международной конвенции по карантину и защите растений в качестве части всемирной программы политики и технической помощи Продовольственной и сельскохозяйственной организации ООН в отношении карантина и защиты растений. Фитосанитарная регламентация – это официальное правило по предотвращению интродукции и/или распространения организмов и ограничению экономического ущерба от карантинных вредных и регулируемых некарантинных вредных организмов, в частности, установление процедур по фитосанитарной сертификации [22, 38, 44, 173].

Фитосанитарная сертификация – это применение фитосанитарных процедур, таких как досмотр, анализ, надзор или обработка, предпринятое для осуществления фитосанитарных регламентаций, приводящее к выдаче фитосанитарного сертификата. Вредные организмы, для которых предназначена фитосанитарная сертификация – это такие организмы, которые причиняют экономически неприемлемое воздействие на рассматриваемую культуру и передаются, главным образом, через посевной и посадочный материал, и, в связи с этим, определяются как карантинный вредный организм или регулируемый некарантинный вредный организм [22, 37, 81]. В Разделе 13.10 представлены виды ФГ, которые включены в Списки А1, А2 и А3 (в том числе, см. табл. 13.4 и 13.5).

Зарубежные ученые утверждают, что в интенсивном сельскохозяйственном производстве отсутствие централизованной системы эффективного контроля за фитосанитарным состоянием семян и посадочного материала обязательно приведет к катастрофическим последствиям [183, 203, 231, 244]. В нашей стране, при отсутствии подготовленных специалистов-фитогельминтологов и нормативных документов, в фитосанитарный сертификат не входит показатель фитогельминтологического состояния семян и посадочного материала. Значительно проще и дешевле выполнить фитогельминтологическую экспертизу, которая позволяет выбрать незараженные партии семян и посадочного материала. Фитогельминтологический анализ позволяет уточнить возможность обработки слабозараженных семян, чтобы зараженность свести до минимума или полностью ее исключить.

В том случае, когда зараженный ФГ семенной и посадочный материал попадает на поля, плантации и теплицы, приходится выполнять систему мероприятий в борьбе с опасными ФГЗ. В этот комплекс входят и применяются организационно-хозяйственные меры (направленные на предохранение от заражения, уменьшение инвазионной нагрузки, снижение скорости ее накопления, иммунную защиту), агротехнические (сбалансированное внесение удобрений, выполнение комплекса приемов семеноведения и семеноводства, разработка и внедрение порогов вредоносности болезней в ГОСТ, фитоэкспертиза семян и посевов, соблюдение режимов посева, полива, оптимальные сроки сева и уборки, условия хранения семян и т.п.) и химические (протравливание, инкрустация семян, использование смесей системных и контактных препаратов и т.д.) мероприятия, селекция ФГ, прогноз распространения и развития ФГЗ, карантин растений [32, 52, 168, 167, 199, 241].

14.3. Карантинно-профилактические мероприятия – экономически выгодные в защите растений от фитогельминтов в защищенном грунте

Среди фитогельминтов имеются возбудители карантинных болезней. В борьбе с этими болезнями осуществляются два этапа эпифитотических принципов: предотвращение контакта фитогельминта с восприимчивыми растениями и ликвидация очага фитогельминтоза. Старая поговорка: «Лучше грамм профилактики, чем килограмм борьбы» вполне подходит к возбудителям карантинных и особо опасных фитогельминтозов.

Значение карантина для предприятий защищенного грунта на порядок выше, чем для открытого растениеводства, а все научные рекомендации и разработки будут на практике неэффективны при несоблюдении самых простых, но чрезвычайно важных мер – технологической дисциплины и карантинного режима теплиц.

В случае проникновения на территорию тепличного хозяйства карантинных видов нематод *Meloidogine chitwoodi* (O'Bannon, Santo, Finley, 1980), *Globodera rostochiensis* (Wollenweber, 1923), *G. pallida* (Stone, 1973; Behrens, 1975), а так же ложной колумбийской галловой нематоды *Meloidogine fallax* (Karssen, 1996), корневой галловой нематоды *Meloidogine enterolobii* (Well, 1983), ложной галловой нематоды *Nacobbus aberrans* (Thorne and Allen, 1944) на хозяйство накладывается карантин, устанавливается фитосанитарный режим, определяются истребительные, химические, карантинные, агротехнические и профилактические мероприятия по локализации и ликвидации очагов карантинных нематод [22, 38, 44, 168].

В настоящее время фитогельминтологический мониторинг за карантинными видами паразитических нематод на территориях тепличных комбинатов и хозяйств не проводится. Поэтому случайное проникновение карантинных видов нематод приведет к значительным экономическим потерям для хозяйств.

Карантинно-профилактические мероприятия являются одними из наиболее экономически оправданных методов, а следовательно – самыми выгодными.

Карантин в защищенном грунте различают по направленности на внешний и внутренний. Основной задачей внешнего карантина на тепличных предприятиях является исключение проникновения возбу-

телей карантинных фитогельминтов на территорию хозяйства. Задача внутреннего карантина направлена на локализацию мелойдогиноза в границах очага и недопущение его проникновения на другие площади.

При постройке теплиц необходимо предусматривать конструкцию, обеспечивающую проведение обязательной стерилизации почвы паром, систему канализации для стока воды при мойке коридоров и проходных дорожек, а также дезинфекционные ванны для обеззараживания колес техники, работающей в теплице.

Почву для теплиц и парников, под рассаду и для подсыпки растений, нельзя употреблять с огородов или участков, бывших под овощными культурами, а также в местностях с наличием галловых и золотистой картофельной нематод в открытом грунте. Почва перед завозом должна быть предварительно проверена на наличие галловых нематод осмотром корней диких восприимчивых растений и методом растений-индикаторов [143, 168].

На околотепличной территории нельзя допускать скопления мусора и сорняков (последние обкашиваются, их уничтожают или опрыскивают 10%-ным раствором хлората магния). Территорию вблизи теплиц нельзя использовать для выращивания картофеля, томатов, кабачков, тыквы и других поражаемых галловыми и золотистой картофельной нематодами культур.

Завоз в тепличные комбинаты почвы, зараженной галловой нематодой, не допускается. Субстрат для приготовления торфо-перегнойных горшочков должен быть термически обеззаражен.

В теплицах, с самого начала их эксплуатации, организуется и поддерживается образцовая чистота и порядок. Перед входом в теплицы и секции в пол врезаются дезинфекционные ванны (60–80 x 30–40 x 15–20 см) с помещенным в них матом, смоченным 30%-ным раствором поваренной соли или аммиачной селитры.

Дезинфекционные коврики при входе в теплицу пропитывают дезинфекторами ежедневно, обувь и халаты обслуживающих теплицу рабочих по окончании работы не выносят из теплицы, инвентарь тщательно моют.

Полный комплект инвентаря закрепляется за каждой теплицей или отделением, маркируется и не передается для использования в другие теплицы и секции или на открытом грунте. Не допускается содержание в теплице под стеллажами ящиков, горшков, лопат, грабель

и т.д. Инвентарь следует после использования отмывать от почвы водой и хранить в специальном помещении.

В условиях растущего экономического взаимодействия между различными хозяйствами, мероприятия внешнего карантина призывают повысить внимание к закупаемым материалам растительного происхождения. Так, недопустимо осуществлять закупку растительного материала в хозяйствах и странах, где имеются очаги МЗ. Наибольшая опасность для тепличных хозяйств, пользующихся европейским и другим зарубежным растительным материалом – завезти с ним карантинный объект.

Контролировать приобретаемый посадочный материал нужно, обязательно отбирая образцы от каждой поступающей партии. Образцы должны содержать почву и корни из зоны живых корней объемом от 0,5 до 1 дм³. У многолетних растений отбирают корни массой 0,2–0,5 кг и почву из прикорневой зоны. При поступлении выгоночного материала, выращиваемого в открытом грунте (корни петрушки, корни сельдерея, лук-репка), анализируются почвенные сметки. Анализ проводят вороночным методом и методом растений-индикаторов. Первый метод требует меньше времени на проведение, но необходим специальный уровень подготовки в определении выделившихся нематод. Второй метод длительный по времени проведения, но его результат понятен широкому кругу специалистов тепличных комбинатов [143].

Основой профилактики мелойдогиноза в рассадных теплицах является выявление способов проникновения возбудителя в рассадный комплекс. Ввиду того, что сохранение мелойдогин в семенах овощных культур не зарегистрировано, фитогельминтологический контроль семян не проводится. Инвазирование рассады может проходить через загрязненный яйцами или личинками мелойдогин рассадный субстрат, с поливной водой, либо с орудиями труда и материалами производства. Зараженная рассада овощных культур в этом случае становится источником инвазии в новом цикле развития заболевания растений теплиц. Защитные действия, направленные против развития мелойдогиноза в рассадном комплексе, в первую очередь должны предусматривать систему карантинных мероприятий на основе фитогельминтологического анализа используемых материалов [38].

Для выращивания должна использоваться только здоровая, свободная от мелойдогиноза рассада овощных или декоративных культур. Осмотр проводят согласно «Методическим указаниям по мониторингу

мелойдогиноза в рассадных теплицах». При обнаружении характерных вздутий – галл, вся партия выращенной рассады уничтожается.

Недопустимо вносить в рассадную теплицу на «дорастивание» или по другим причинам горшечные цветы, не являющиеся выращиваемой культурой на этой территории, поскольку они могут послужить источником инвазии. Часто в тепличных комбинатах микроочагами являются декоративные и лекарственные горшечные растения, зараженные галловыми нематодами. При обильном поливе личинки с водой выливаются из поддона и попадают на грунт или на пол, а потом разносятся по теплицам с овощными культурами [102].

Требуется исключить проникновение домашних животных – кошек и собак в культивационные сооружения для предупреждения переноса частиц инвазированной почвы на лапах и шерсти. При проведении работ по вывозу и замене отработанного грунта или субстрата необходимо разработать маршруты движения машин без пересечения направлений движения вывозящего и завозящего транспорта. После работы рабочие поверхности и колеса необходимо промыть струей воды. Замену грунта целесообразно проводить в осенне-зимний период, при пониженных температурах. Новый и старый, отработанный, грунты должны складироваться на разных площадках, имеющих твердое бетонное или асфальтовое покрытие. Бурты грунта должны быть чистыми от сорной растительности [168].

Все входы в тепличный блок, секцию или теплицу должны оснащаться дезковриками, пропитанными 30%-ным раствором аммиачной селитры или крутым раствором марганцовокислого калия [88].

Очаги мелойдогиноза, обнаруженные работниками, необходимо отметить маячком – колышком, веревкой, бумажным флажком. Работы, выполняемые в теплицах, должны осуществляться по маршрутному плану: вначале работы выполняются в чистой зоне, а затем – в очаге. Для предупреждения разноса инвазионных личинок на чистые территории для работы в очаге следует использовать одноразовые бахилы. Для выполнения работ в очаге мелойдогиноза действия всех работников (тепличница, слесарь, пчеловод, агроном и др.) должны подчиняться одному требованию, единому для всех. В секциях с обнаруженными очагами должен действовать запрет на свободный проход по этой территории персонала, не занятого в технологическом процессе или в срочных ремонтных работах. Также необходим запрет на перемещение инструмента, закрепленного за данной территорией

(лопаты, ножи, маркеры, грабли и др.). После выполнения работ инструмент необходимо промыть и высушить [168].

Работы в очаге, связанные с обработкой грунта, следует проводить в бахилах, аккуратно, без разбрасывания и рассыпания грунта. Так, удаление с корнем больных растений необходимо проводить с земляным комом, погрузив его в полиэтиленовый мешок для дальнейшей утилизации. Место выкопки можно засыпать аммиачной селитрой массой 60–100 г или обработать «Фитовермом, П». Новое растение высаживать в эту лунку нецелесообразно. Как правило, новое растение, не вступив в фазу плодоношения, также погибает [143].

Полив в очаге следует проводить аккуратно, без разбрызгивания и растекания воды.

По окончании культурооборота необходимо провести тщательное обследование корней растений, с составлением картосхемы очагов, если такие обнаружены.

В основе разработки культурооборота в очаге галловых нематод должны лежать следующие принципы: использование мелойдогינוустойчивых сортов и гибридов томата, перца, чередование культур с различной устойчивостью для максимального подавления и снижения плотности популяции их и других вредных организмов, включение враждебных, непоражаемых и ловчих растений [165].

В качестве профилактического метода можно применять все агротехнические приемы, направленные на улучшение роста и развития растений, тем самым способствующие снижению вредоносности галловой нематоды: иммуностимуляторы и рострегуляторы, микроудобрения и биопрепараты, мелиоранты, разрешенные к применению. В борьбе против галловых нематод во многих случаях недооценивается уничтожение сорняков на всей территории тепличного хозяйства, в то время как они являются резерватами галловых нематод [168].

Сегодня многие тепличные хозяйства находятся под профессиональной охраной, основная задача которой – недопущение хищения продукции и материальных ценностей, несанкционированного выноса их с территории предприятия. Представляется целесообразным проведение инструктажа с работниками данных ЧОП или служб на предмет недопущения проноса и провоза на территорию предприятия предметов и объектов, потенциально способных служить источниками инвазирования опасными заболеваниями и вредителями.

Агрономические службы совместно с руководством охранных служб должны разработать и внести соответствующие пункты в должностные инструкции и регламенты. На проходных предприятия посетителей и сотрудников об установлении запрета на пронос и провоз на территорию тепличных комбинатов потенциально опасных объектов должен извещать плакат с примерным перечнем запрещения. Отделы кадров предприятий обязаны инструктировать вновь нанимаемых сотрудников о требованиях неукоснительного выполнения карантинной дисциплины, под роспись вручая им правила поведения на территории тепличного комбината [168].

Обязанность соблюдения карантинно-профилактических мероприятий и ответственность за нарушения должны быть включены особыми пунктами в перечни должностных обязанностей и контракты, также должны предусматриваться депремирование, штрафы, возможно – возмещение материального ущерба в тех случаях, когда нарушение карантинного режима привело к данным последствиям.

В системе мер по выявлению и уничтожению очагов галловых нематод в защищенном грунте важное место должны занимать информационно-пропагандистские мероприятия. Цель которых – доведение до всех работающих в теплицах информации о галловых нематодах, их опасности, путях распространения, мерах профилактики и мерах борьбы с ними. С этой целью специалисты фитогельминтологических лабораторий, агрономы по защите растений должны регулярно проводить семинары, читать лекции, распространять плакаты, листовки о галловых нематодах. Агрономам по защите растений, при проведении разъяснительной работы среди рабочих и бригадиров, очень важно опираться на актив специалистов и тех тепличниц, которые на собственном опыте убедились во вредоносности галловых нематод.

В пропагандистской работе есть важный принцип «Лучше один раз увидеть, чем семь раз услышать». Поэтому у агронома по защите растений должны быть сосуды с пораженными корнями, зафиксированные раствором: 15 ч этилового спирта, 10 г дистиллированной воды, 1 ч 4%-ного формалина, 1 ч ледяной уксусной кислоты. При проведении семинаров этот материал необходимо демонстрировать слушателям. В функции агронома по защите растений входят подготовка и переподготовка обследователей (бригада или звено по защите растений, тепличницы, бригадиры) для проведения картирования теплиц [168].

14.4. Агрофитоценотический метод борьбы с фитогельминтами

Агрофитоценология выявляет характер взаимоотношений культурных и сорных растений, их влияние на другие организмы, включая вредные, в агрофитоценозах [34]. Агрофитоценозы – это совокупность культурных и сорных растений, характеризующаяся определенным составом, строением и взаимодействием и формирующаяся на сравнительно однородной в экологическом отношении сельскохозяйственной территории [12, 105]. Условность агрофитоценозов как природного явления заставляет относить их к определяющим внешним и внутренним экологическим факторам: антропогенным, абиотическим, биотическим. Человек является главным автором агрофитоценозов, и его многообразное воздействие на структуру растительности проявляется во времени и пространстве. Агрофитоценозы обеспечивают питание животному населению и многочисленным микроорганизмам, которые, в свою очередь, оказывают на растительность положительное, отрицательное или нейтральное влияние [8, 79].

Культурные растения формируют обычно 90–99% органической массы всего полевого сообщества и определяют формирование фитоценотической среды, выступая как средообразователь. Использование севооборота является примером искусственно создаваемого агрофитоценоза во времени и пространстве с целью повышения адаптивного потенциала сельскохозяйственных растений и регулирования численности вредных организмов. В агрофитоценозах наблюдаются практически те же формы взаимоотношений между растениями и вредными организмами, что и в фитоценозах в природе [124, 125].

Агрофитоценотические основы борьбы с фитогельминтами заключаются в создании искусственных растительных сообществ (агрофитоценозов) из видов культурных растений, подавляющих или снижающих численность патогенных фитогельминтов [165].

В агрофитоценотический метод входят приемы, которые используют биологические, физиологические, биохимические особенности определенных видов растений или их органов, продуктов их жизнедеятельности и ризосферной микрофлоры, микрофауны для снижения плотности популяций фитогельминтов в почве путем замедления развития последних или гибели [165].

Накопленный опыт по разработке и использованию агрофито-ценотических методов позволяет выделить 7 основных направлений защиты растений от фитогельминтов:

- 1) фитогельминтологическая оценка севооборотов, плодосменов;
- 2) фитогельминтологическая оценка предшественников;
- 3) применение нематодоустойчивых сортов и гибридов;
- 4) использование ловчих растений;
- 5) применение враждебных растений;
- 6) использование растительных препаратов, полученных из ловчих или враждебных растений, то есть стимуляторов выхода личинок галловых нематод из яиц, или растительных нематостатиков и нематацидов;
- 7) уничтожение сорняков – резерваторов нематод (рис. 14.4).

Научные основы агрофитоценотического метода борьбы с фитогельминтами заключаются в представлении о биоценотических характеристиках растений. Растения-хозяева не должны выращиваться в монокультуре, и они должны быть ограничены во времени и пространстве от популяции фитогельминтов.

Эффект от приемов агрофитоценотического метода имеет во многом взаимообуславливающий причинный характер (рис. 14.5), который зависит от видов растений, сопутствующих полезных и вредных организмов, от корневых выделений, растительных остатков и от вида фитопаразитических нематод.

При выращивании сельскохозяйственных культур и составлении севооборотов (плодосменов) необходимо учитывать видовые особенности фитогельминтов, для которых характерен узкий или широкий круг растений-хозяев. Олигофаг золотистая картофельная нематода *Globodera rostochiensis* (ЗКН) может размножаться на нескольких видах семейства пасленовых (Solanaceae) в условиях России, а местный вид – северная галловая нематода *Meloidogyne hapla* – поражает более 550-ти видов растений, в том числе и картофель. Другой полифаг, эндопаразитическая нематода *Pratylenchus penetrans*, поражает более 350-ти видов растений из разных семейств. Стеблевая нематода *Ditylenchus dipsaci* может размножаться на растениях 450-ти видов, а клубневая нематода *D. destructor* – на 70-ти видах растений и 60-ти видах грибов (*Alternaria* spp., *Fusarium* spp., *Helminthosporium* spp. и др.) [67, 77, 91, 167].

Рис. 14.4. Концепция агрофитоценологического метода (АФМ) борьбы с фитогельминтами (ФГ) в почве

Рис. 14.5. Схема взаимодействия элементов агрофитоценоза с фитогельминтами (ФГ).

При использовании агрофитоценотического метода в борьбе с ЗКН, его эффективность зависит от глубины и времени нахождения цист в почве, от абиотических и биотических факторов (в сухих и промерзших почвах цисты сохраняются лучше, чем во влажных и незамерзших; в плодородных почвах, где биологическая активность выше, их численность ниже, чем в малоплодородной почве, где долговечность цист выше) [143].

Растения-нехозяева не поддерживают размножение фитогельминтов и могут быть включены в севооборот или плодосмен. Растения-антагонисты значительно снижают плотность популяций фитогельминтов в почве после их выращивания или запашки в результате выделения токсических для нематод веществ [165].

Фитогельминтологическая оценка севооборотов, плодосменов, культуuroбоorотов поможет рекомендовать противонематодных предшественников и севообороты, которые используют особенности выращиваемых растений подавлять, замедлять рост и развитие популяций вредных организмов, в том числе паразитических нематод, разрушать покоящиеся стадии (цисты, яйцевые мешки, яйца, личинки) с помощью веществ, которые выводят их из стадии покоя или их убивают. Кроме того, выращивание растений в севообороте способствует усилению жизнедеятельности антагонистов и врагов фитогельминтов [32, 80, 104, 120].

При фитогельминтологической оценке 7-ми типов севооборотов с разным насыщением картофеля восприимчивых сортов, после 3-х ротаций установлено, что только 7-ми и 8-ми полные севообороты с 14,3 и 12,5% насыщением картофелем снижали в 2 и в 2,5 раза плотность популяций золотистой картофельной нематоды (ЗКН). 4-х полный севооборот с насыщением картофелем от 25 до 75% значительно увеличивал численность ЗКН в почве. При 75%-ной насыщенности картофелем севооборота, после 3-й ротации плотность популяции возросла в 1000 раз – от 20 до 20 200 яиц и личинок в 100 см³ почвы. При 25%-ной насыщении картофелем численность ЗКН увеличилась в 12,5 раз – с 200 до 2500 яиц и личинок ЗКН. Снижение плотности популяции ЗКН до минимума наблюдается в случае выращивания восприимчивого картофеля с интервалом в 10–12 лет [143, 170].

Изучение эффективности плодосменов в очаге ЗКН в личных подсобных хозяйствах подтвердило закономерности, выявленные для севооборотов. При 80%-ной насыщенности восприимчивыми со-

ртами картофеля численность ЗКН за 5 лет возросла в 6,3 раза (с 2800 до 17 633 яиц и личинок в 100 см³ почвы), при 60%-ной насыщенности картофелем, с включением выращивания кукурузы и капусты, численность ЗКН увеличилась в 1,5 раза. Один плодосмен (капуста, картофель, кукуруза, картофель, топинамбур) и другой плодосмен (подсолнечник, картофель, капуста, картофель, свекла кормовая) снизили плотность популяции ЗКН в 1,8 и 2,6 раза (с 11 200 до 6232 и с 9600 до 3660 яиц и личинок в 100 см³ почвы соответственно). Плодосмен, в который были включены картофель, свекла кормовая, гречиха, картофель, бобы конские, снизил плотность популяции в 6,2 раза (с 8100 до 1344 яиц и личинок ЗКН). В другом плодосмене, в котором выращивали свеклу кормовую, кукурузу, овощные культуры (свекла столовая, морковь, лук, тыква, кабачки), картофель и подсолнечник, численность ЗКН сократилась в 5,9 раза (с 4200 до 710 яиц и личинок) (овощные культуры в скобках выращивали одновременно на участке, а другие культуры занимали всю площадь участка). При выращивании на зараженном участке непоражаемых культур (гречихи, бобов конских, свеклы кормовой, овощей, капусты) плотность популяции ЗКН снизилась в 7,2 раза (с 1300 до 184 яиц и личинок) [143, 165].

Разработаны противонематодные севообороты для борьбы с цистообразующими (картофельные глободеры, свекловичная, овсяная, соевая), галловыми и стеблевыми нематодами. Включение в севооборот устойчивых видов промежуточных культур, таких как белая горчица, редька масличная, гречиха, значительно снижает плотность популяций свекловичной и картофельной цистообразующих нематод [2, 37, 52].

Желательно использовать противонематодные севообороты со многими культурами, так как они позволяют снизить давление фитогельминтов, а во многих случаях, и исключить использование нематодицидов. Но, чем большим набором культур отличается севооборот, тем чаще в него включаются культуры с меньшим вкладом в покрытие постоянных издержек. В связи с этим снижаются экономическая эффективность севооборота и чистые доходы хозяйства. Поэтому составление севооборота требует тщательного взвешивания всех определяющих факторов и является компромиссом между противонематодным севооборотом и «больным севооборотом» [165].

К этому методу можно отнести отвод сельскохозяйственных угодий, зараженных карантинными (картофельные глободеры, мелойдо-

гины, нематоды – переносчики вирусов) или особо опасными видами фитогельминтов под культурные пастбища. Искусственное пастбище представляет собой не случайный набор различных трав, а сложный, сбалансированный агрофитоценоз, включающий определенный набор видов растений, животных и микроорганизмов в определенных условиях для конкретных травоядных животных. Культурные пастбища (клевер белый, ежа сборная), размещенные на месте очагов ЗКН, более эффективно снижают плотность популяций ЗКН, чем многолетние травы (клевер луговой, тимopheевка). На песчаных почвах жизнеспособные личинки ЗКН были обнаружены после 7-ми лет выращивания многолетних трав в поле. На пастбище после 5-ти лет были обнаружены цисты, но без жизнеспособных личинок ЗКН, что подтвердил метод биотеста. Это объясняется тем, что на пастбище, после выпаса коров, увеличилась масса органического вещества и создавался благоприятный водный режим в почве для размножения врагов ЗКН [2, 124, 165].

При картировании полей на зараженность почвы цистами ЗКН установлено, что единичные цисты ЗКН были обнаружены по краям полей, которые располагались недалеко от приусадебных участков, в почве которых была высокая численность ЗКН. Поэтому цисты с этих участков попадали на края полей с помощью паводковых и дождевых вод, ветром, с помощью животных и людей [151].

Для того, чтобы использовать основную незараженную часть поля для выращивания картофеля, мы рекомендуем на площади у края поля (на расстоянии 30–50 метров) засевать травами: козлятником, клевером (луговым, розовым, белым), райграсом многоукосным, ежей сборной, тимopheевкой луговой. Этот прием поможет защитить основную часть поля от возможного проникновения цист ЗКН, пополнить кормовую базу для животноводства и замедлить процессы водной и ветровой эрозии. Важнейшие признаки бобовых и злаковых трав – продолжительность вегетации более 3-х лет, образование сплошного травостоя, покрытие почвы, отсутствие сорняков, максимальный среднегодовой прирост биомассы [165].

Применение нематодоустойчивых сортов и гибридов сельскохозяйственных культур в очагах фитогельминтозов более эффективно в противонематодных севооборотах. В настоящее время селекционеры вывели нематодоустойчивые сорта и гибриды картофеля (ЗКН), овса и других зерновых (овсяная нематода), сои (соевая цистообразующая нематода), риса (рисовый афеленхрид), томата (галловые нематоды)

и других культур [169]. Нематодоустойчивые сорта на зараженных фитогельминтами полях и посадках дают хорошие урожаи и способствуют обеззараживанию почвы от фитопаразитов (табл. 14.4). При возделывании глободероустойчивых сортов картофеля на участках, зараженных ЗКН, наблюдали значительное снижение популяции ЗКН: после 1-го года выращивания число яиц и личинок в почве снизилось на 60–78%, через 2 года – на 84–90%, после третьего – на 91–95%. Быстрое снижение численности паразита объясняется тем, что устойчивые сорта картофеля, так же, как восприимчивые, выделяют в почву вещества, стимулирующие выход личинок из цист. Привлекаемые диффузатами корней личинки проникают в них. В корнях устойчивых сортов только 2% личинок (от числа проникших) проходили весь цикл развития, причем в основном формировались самцы. В то время как в корнях восприимчивых сортов полный цикл развития проходили 96% проникших в корни личинок.

Таблица 14.4

Изменение численности цист, яиц и личинок ЗКН в 100 см³ почвы после выращивания восприимчивых и устойчивых сортов картофеля

№ п/п	Сорт	Число цист		Число яиц и личинок		Увеличение (+) или снижение (-) численности, %
		весна	осень	весна	осень	
1	Гатчинский	145	210	9983	18770	+88
2	Жуковский ранний	185	95	11225	4935	-56
3	Фреско	182	155	10868	2275	-79
4	Расинка	173	73	10875	1078	-90
5	Адретта	177	210	10312	34170	+202
6	Невский	165	188	10300	15232	+48
7	Местный	150	210	8980	24150	+169

Растения-нехозяева ЗКН подразделяются на враждебные (тагетис, хрен, тысячелистник обыкновенный, девясил, люпин) и нейтральные (валериана, зверобой, календула), а также растения-провокаторы (озимая рожь, Melissa, алтей лекарственный), которые выделяют вещество, вызывающее выход личинок ЗКН из цист и их гибель в отсутствии растения-хозяина. Для характеристики растений, влияющих на плотность популяций ЗКН, используют вариант – черный пар, который

снижает плотность популяций ЗКН в почве от 15–40%, в зависимости от почвенных и агрометеорологических условий, и является критерием оценки растений по воздействию на ЗКН [143].

При изучении влияния видов растений сельскохозяйственных, декоративных и лекарственных культур на плотность популяции ЗКН установлено, что все виды растений снижали численность ЗКН от 21% до 89%. При сравнении с воздействием черного пара на численность ЗКН (снижение от 43% до 49%) испытываемые виды растений можно разделить на III группы: высокоэффективные, среднеэффективные в снижении плотности популяции ЗКН в почве на уровне воздействия черного пара, слабоэффективные.

К первой группе относятся следующие виды растений: горох посевной (снижение плотности популяции ЗКН в почве на 85–90%), овес (снижение – 85–95%), капуста (-83–91%), морковь (-75–92%), лук (-71–90%), горчица (-65–78%), редис (-60–86%), рапс яровой (-60–84%), петрушка (-46–76%), сорго суданский гибрид (-44–82%), рожь (-34–87%), вика-овсяная смесь (-25–80%), амарант (-22–78%), девясил (-52–63%), свекла кормовая (-52–62%), горечавка (-51–62%).

Ко второй группе относятся следующие виды: бархатцы (-47–50%), крапива (-42–52%), пшеница яровая (-40–48%), бобы (-39–52%), чеснок (-39–48%), кабачки (-36–64%), марь белая (-33–39%), зверобой (-37–45%), фенхель (-36–48%), пижма (-34–40%).

К малочисленной третьей группе отнесли тыкву (-31–30%) и ячмень яровой (-18–22%) [170].

По литературным источникам известно, что лекарственные растения являются враждебными для многих видов фитогельминтов [30, 52, 67, 143]. В наших исследованиях лекарственные растения (амарант, горчица, валериана, марь белая, чеснок, девясил, горечавка, крапива, зверобой, пижма) показали эффективность в снижении плотности популяции ЗКН. Лекарственные растения (горчица, лук, амарант, девясил, горечавка) показали высокую эффективность в снижении численности ЗКН. Максимальную эффективность (65–78%) показала горчица. В то же время, такие известные враждебные растения как бархатцы показали эффективность снижения плотности популяции ЗКН ниже 47–50%, что не отличается от эффективности черного пара. Другие лекарственные растения (марь белая, зверобой, фенхель, пижма) слабо влияли на плотность популяции ЗКН [170].

При применении враждебных растений, кроме эффекта снижения плотности популяций фитогельминтов, желательны: высокая энергия вегетативного роста, развитие мощной корневой системы, подавление других патогенов, вредителей, сорняков, повышение продуктивности последующих культур [143].

Многие враждебные растения обладают нематотическими (убивающими фитогельминтов) и немастатическими (обездвиживающими нематод, которые восстанавливают активность после снятия ингибирующего влияния вещества) свойствами. Водные настои календулы лекарственной, ромашки аптечной, пижмы обыкновенной обладают немастатической активностью. Водные настои в концентрации от 2–10% сока чеснока, хрена, одуванчика, водяного кресса обладали высокой нематотической биологической эффективностью (100%) [168].

При проникновении ЗКН на приусадебные участки, где картофель выращивают практически в монокультуре, и в почве отсутствуют враги ЗКН, фитогельминт имеет тенденцию к быстрому и резкому увеличению численности, поскольку она практически не регулируется «врагами». В зоне с ризосферой корневой системы растений определенного вида создается биохимическая и информационная обстановка, своеобразный потенциал из активных веществ, привлекающих личинок ЗКН или отрицательно действующих на них и другие организмы. Восприимчивые растения своими прижизненными активными выделениями (корневые диффузаты, содержащие CO_2) привлекают личинок ЗКН, которые выходят из цист и проникают в молодые корни, паразитируя в них. Они могут быть использованы как «ловчие растения». К ним относят восприимчивые виды растений, которые убирают или уничтожают перед завершением цикла развития самок ЗКН [143].

В случае борьбы с ЗКН с помощью ловчих растений применяли загущенную посадку клубнями восприимчивых сортов картофеля (50–60 тыс. растений/га). В связи с тем, что от проникновения личинок ЗКН в корни и появления желтых самок проходит 60–70 дней, выросшие после посадки растения скашивают и запахивают на 45–55 день. Снижение плотности популяций ЗКН в почве, в зависимости от их численности, колеблется от 40 до 65%. Чем выше плотность популяций, тем выше эффективность [165].

Применение этого приема для очищения почвы от клубневой нематоды может привести к обратному эффекту – к увеличению численности этого фитогельминта. Личинки и взрослые особи могут

продолжать питаться в запаханных растениях и сорняках, откладывать в них яйца.

Влияние видов сорняков на эпифитотическую ситуацию в агрофитоценозах объясняется тем, что они являются промежуточными или вторичными хозяевами возбудителей дителенхозов и других болезней, вредителей, способствуют поддержанию других эпифитотических процессов при фитогельминтозах, выживанию фитопаразитов, когда культурные растения не обеспечивают их пищей. Этим засоренность посевов противодействует фитосанитарному эффекту севооборотов, что характерно при засорении посевов сорняками-хозяевами клубневой и стеблевой нематод. Поэтому уничтожение сорняков-резервуаров фитогельминтов является важным приемом агрофитоценотического метода.

Роль второстепенных растений в эпифитотическом процессе при ФГЗ

На плантации земляники, пораженной дителенхозом, некоторые растения сорняков (лапчатка гусиная, кипрей розовый, сныть обыкновенная, будра плющевидная, одуванчик лекарственный и др.) могут быть инвазированны дителенхами и иметь характерные симптомы. На эпифитотический процесс (ЭП) при дителенхозе земляники второстепенные растения не оказывают значительного влияния, поскольку численность в них минимальна (в 10–1000 раз меньше) по сравнению с пораженными растениями земляники. И многие из них являются однолетними. Однако роль второстепенных растений-хозяев в ЭП при дителенхозе земляники может возрасти, если сценарий будет другой. При распахке пораженной плантации и поддержании почвы в течение следующего года в состоянии черного пара, если не будут выполняться все необходимые мероприятия, вырастут инвазированные сорняки. Они становятся источниками возбудителя дителенхоза. Посадка здоровой рассады земляники на этой плантации приведет к началу ЭП среди молодых растений земляники, и второстепенные растения-хозяева, пораженные земляничным дителенхозом, могут вызвать эпифитотию дителенхоза земляники. Такой же сценарий наблюдался у ЭП при мелойдогинозе табака, когда при содержании под черным паром выросли сорняки – второстепенные растения-хозяева. Они поразились мелойдогинами и поддержали ЭП при мелойдогинозе. Посадка здоровой рассады табака на этом поле не спасла от эпифитотии мелойдогиноза и значительных потерь урожая табака от галловых нематод [68, 97, 103].

Универсальный характер биоценотической регуляции сполна проявляется в теплицах и оранжереях. В защищенном грунте воссоздана, сконструирована экосистема, в которую входят культивируемые и сорные растения с одной стороны, а с другой – как полезные, так и вредные организмы, в том числе галловые нематоды (ГН). Условия теплиц в высшей степени благоприятны для всех видов галловых нематод. Если вид, сорт, гибрид восприимчив, то в условиях теплиц галловые нематоды быстро увеличивают свою численность. Восприимчивые растения могут быть использованы как «ловчие растения». К ним относят восприимчивые виды растений, которые убирают или уничтожают перед завершением цикла развития ГН (конские бобы, вика, горох, соя, фасоль). Ловчие растения должны быть хорошими хозяевами для всех видов галловых нематод, встречающихся в теплицах; иметь достаточно крупные семена, небольшой период прорастания и дружность появления всходов, способность развивать мощную корневую систему; они не должны поддерживать численность патогенных организмов, поражающих огурцы и томаты; они должны вписываться в культурообороты и технологию выращивания культур в теплицах (табл. 14.5).

Таблица 14.5

Результат разных форм применения враждебного растения водяного кресса против галловых нематод

Способ применения	Развитие мелойдогиноза огурца, %		Биологический эффект, %
	в I культуро-обороте	во II культуро-обороте	
Запахивание растительной массы	2,4	1,6	33
В виде сока в разбавлении 1:100	1,8	1,4	22
Контроль	1,2	16,8	-

Растения-нехозяева ГН могут быть враждебными. Бархатцы (тагетис), люпин, кориандр, горчица снижают плотность популяции ГН в почве за счет выделения или путем высвобождения из разлагающихся остатков растений веществ, которые убивают или инактивируют ГН [168].

В настоящее время начинают выращивать цветочные, декоративные, плодово-ягодные растения в теплицах, зараженных галловыми нематодами. Как и в случае с овощными культурами, виды этих растений могут различаться по устойчивости к мелойдогинам. Например, земляника не поражается южной, песчаной, яванской галловыми нематодами,

но на ней хорошо развивается северная галловая нематода. Нюотки лекарственные, наоборот, поражаются 4-мя видами галловых нематод. Поэтому при включении в культуруоборот цветочных и декоративных растений необходимо проверить их восприимчивость к распространенным видам галловых нематод в теплицах методом биотеста [143].

В основе разработки культуруоборота в очаге галловых нематод должны лежать следующие принципы: 1) использование мелодогоиноустойчивых сортов и гибридов томата, перца; 2) чередование культуру с различной устойчивостью для максимального подавления и снижения плотности их популяции и других вредных организмов; 3) включение враждебных и ловчих растений (рис. 14.6).

Рис. 14.6. Схема по использованию агрофитоценоотических методов борьбы с мелодогонозом в зависимости от результатов картирования

В борьбе против галловых нематод во многих случаях недооценивается уничтожение сорняков на всей территории тепличного хозяйства. Галловые нематоды сохраняются на сорняках, растущих на вспомогательных территориях. Часто сорняки растут на площадках уничтожения растительных остатков и приготовления почвенных смесей. Во многих случаях очаги ГН в этих местах сохраняются после перезимовки. Уничтожение сорняков – резерватов галловых нематод необходимо проводить в течение всего года.

Часто в тепличных комбинатах микроочагами мелойдогиноза являются декоративные (бегонии, монстера, традесканции, сансевиера, пеларгонии, кактусы, узамбарские фиалки, каллы, крассаулы и др.) и лекарственные (алоэ, агавы, каланхое, золотой ус и др.) растения, зараженные галловыми нематодами. При обильном поливе личинки ГН с водой выливаются из поддона и попадают на грунт или на пол, а потом разносятся по теплицам.

Применение растительных препаратов, полученных из ловчих или враждебных растений, как прием агрофитоценотического метода эффективен в условиях защищенного грунта. Полив водным раствором 0,1% сока плодов огурца в качестве способа борьбы можно использовать при низкой и высокой плотности популяций галловых нематод. При отсутствии растений влажный грунт поливают из расчета 2–3 л/м². Через 10 дней полив повторяют. Препарат провоцирует выход личинок из состояния анабиоза, повышает их двигательную активность в поисках хозяина. В результате израсходуются энергетические запасы, и большая часть личинок погибает. Водные растворы соков растений-хозяев используют для увеличения биологической эффективности применения ловчих и враждебных растений (табл. 14.5 и 14.6).

Таблица 14.6

Эффективность метода ловчего растения (соя) в борьбе с галловыми нематодами для защиты культуры огурца в производственном опыте

Варианты опыта	Распространенность МЗ, %		Урожайность огурца, кг/м ²		БЭ, %	ХЭ, %
	до	после	до	после		
соя+экстракт огурца	59	28	21,6	24,2	52,5	10,5
соя	60	40	18,0	22,9	33,0	23
экстракт огурца	59	36	15,9	21,7	46,0	29
контроль	35,5	48	25,7	22,6	-	-

Обработка очагов ГН фитопрепаратом водяного кресса (разведение сока 1:20) на ранних этапах вегетации томата привело к снижению развития мелойдогиноза (биологическая эффективность (БЭ) = 30–40%) и сокращению выпадов растений. Систематический полив фитопрепаратом растений через 25–30 дней повысил его эффективность [168].

Факторы, повышающие эффективность приемов агрофитоценотического метода в борьбе с фитогельминтами:

1. Оптимальная температура, влажность почвы;
2. Оптимальная кислотность почвы для роста корней определенной культуры;
3. Повышение содержания гумуса в почве;
4. Вспашка на глубину пахотного слоя при фрезеровании;
5. Внесение минеральных и органических удобрений;
6. Минимальный уровень в семенном материале и в почве вредных организмов;
7. Уничтожение сорняков с применением гербицидов.

Таким образом, тактика защиты растений от фитопаразитических нематод может удачно реализовываться за счет арсенала безнематодных методов, в числе которых все возрастающую роль могут играть приемы агрофитоценотического метода.

14.5. Биологические средства защиты растений

В основе сельскохозяйственных экосистем лежат агробиоценозы – посевы и посадки культурных растений со всем сообществом населяющих их организмов. Именно в агробиоценозах осуществляется вся полнота межвидовых и межпопуляционных отношений, в том числе хищнических, паразитических и антагонистических, лежащих в основе биометода. Для комплекса нематод агробиоценоз характеризуется иерархией трех уровней:

- первый – флористический (культура и сопровождающие ее сорняки, микориза);
- второй – фитогельминтологический (паразитические нематоды растений и грибы, сапробиотические нематоды) – консументы I порядка;
- третий – паразитоценологический (хищники, паразиты и антагонисты нематод) – консументы II порядка [76, 79, 143].

О важности объективного выделения этих уровней свидетельствуют работы наших крупнейших отечественных нематологов – И.Н. Филиппева (в книге «Нематоды вредные и полезные в сельском хозяйстве») и А.А. Парамонова (три тома «Основ фитогельминтологии»). Они первые обратили внимание на триединую трофическую связь организмов

в посевах сельскохозяйственных культур: «растение – фитогельминты – хищные нематоды и другие паразиты». Поскольку именно растение является главным прокормителем и продуцентом жизнеобеспечивающей продукции всех гетеротрофов трофической цепи, то именно оно во многом определяет специфику связанных с ним фитогельминтов, сапробиотических нематод, хищников и паразитов [72].

В целом же, благодаря воздействию этих механизмов, в системе агробиоценозов достигается тот или иной уровень воздействия фитогельминтов на растения и биологических агентов на возбудителей фитогельминтозов или эктопаразитических корневых нематод.

Необходимые качества для потенциального агента биоконтроля:

1. Безопасность для других организмов (человека, животных, растений) и окружающей среды. Если враги нематод могут воздействовать на другие патогенные организмы или вредителей, то это является преимуществом.
2. Экологическая совместимость – то есть, для биологического агента подходят условия, при которых проявляется вредоносность ФГ.
3. Совместимость биоагентов и фитогельминтов, например, температурная совместимость – параметры оптимальной температуры для нематод и их врагов должны совпадать.
4. Потенциал контроля – уничтожение или снижение плотности популяций фитогельминтов за короткий период, вирулентность и патогенность, продолжительность действия на нематод.
5. Адаптация к окружающим условиям, включая биотические и абиотические факторы.
6. Стойкость к окружающим условиям, наличие стадий переживания неблагоприятных условий.
7. Отсутствие природных врагов и паразитов – гиперпаразитизм.
8. Возможность расселения, распространения, проникновения в почвенные горизонты и органы растения.
9. Выдерживание конкуренции со стороны других врагов нематод.
10. Высокий репродуктивный потенциал.
11. Возможность нахождения жертвы.
12. Возможность продуцировать токсические метаболиты.
13. Спектр эффективности агента биоконтроля.

14. Возможность культивирования в промышленных масштабах.
15. Долговечность, сохранность свойств и вирулентности.
16. Легкость и технологичность применения биопрепаратов.

Одним из примеров удачного использования биологических регуляторов галловых нематод в теплицах может служить препарат Нематофагин МФ, представляющий мицелиальную суспензию хищного нематофагового гриба *Arthrobotrys oligospora* [2, 88, 168].

Биологический метод регуляции численности галловых нематод предопределяет подавление развития мелойдогин с помощью других живых организмов или продуктов их жизнедеятельности, в основу которого положено явление хищничества, паразитизма и антагонизма, существующее в мире живых существ. Использование естественных врагов в борьбе с мелойдогинами основывается на двух подходах. В первом случае создают оптимальные условия для массового размножения и накопления организмов-антагонистов в почве. Внесение органических удобрений (навоз, торфонавозный компост, биоперегной, жмых, кора и т.д.), раствора сахара способствуют бурному развитию антагонистических для мелойдогин организмов. Во втором случае разрабатывают приемы массового размножения антагонистов (бактерий, грибов-нематофагов, хищных нематод, клещей) и на этой основе готовят препараты, которые вносят в почву для подавления галловых нематод. В опытных условиях высокую биологическую эффективность в снижении численности мелойдогин в защищенном грунте показали хищные грибы *Arthrobotrys oligospora*, *Duddingtonia flagrans*, гриб-паразит яиц и самок *Paecilomyces lilacinus*, патогенные бактерии *Pasteuria penetrans* [168].

В этой связи в регуляции численности фитопаразитических нематод открываются широкие возможности перед бионематицидами, основу которых составляют микроорганизмы, являющиеся естественными врагами нематод. Наиболее перспективные биоагенты против галловых нематод – препараты, созданные на основе бактерий, грибов, актиномицетов и антибиотиков. Как показали исследования последних лет, биологическую защиту вполне можно считать альтернативой химическим нематицидам [236].

Биопрепараты Интеграл, Бактофит (на основе *B. subtilis*), Псевдобактерин-2 (на основе *Pseudomonas aureofaciens*), БТБ, Бикол (на основе *B. thuringiensis*), триходермин в борьбе с галловыми нематодами

на овощных культурах были менее эффективны, чем акарин. Тем не менее, их биологическая эффективность колебалась от 37 до 70%, что свидетельствует о перспективах использования этих препаратов в защищенном грунте [91, 130, 168, 173].

14.6. Физические методы борьбы с фитогельминтами

К физическому методу борьбы с фитогельминтами относится термическая обработка почвы, семян и растительного материала, вымачивание, действие электрического тока, радиоактивного излучения, ультразвука, ультрафиолетовых лучей и осмотического давления [35, 40, 69, 102, 174, 215, 217].

Термический способ обеззараживания почвы, семян или растений применяется достаточно широко. Термическая обработка почвы сводится к пропариванию ее на большой глубине при помощи полых труб с отверстиями, через которые под давлением поступает горячий пар из резервуаров с водой. Пропаривание почвы применяют в теплицах, парниках и питомниках [88, 183].

При обработке почвы горячим паром следует учитывать, что она не должна быть очень тяжелой, холодной и сырой. Эти качества ухудшают структуру почвы, пропаривание ее требует много энергии, что снижает эффективность обеззараживания и удорожает обработку. Не рекомендуется обрабатывать чрезмерно сухую почву, так как в ней повышается устойчивость фитогельминтов к повышенным температурам, что делает пропаривание малоэффективным [30, 47, 52].

Перед обработкой почвы паром ее очищают от растительных остатков и корней, проводят тщательную вспашку, рыхление и проветривание. Эффективность этого метода обеззараживания почвы от фитогельминтов может быть гарантирована в том случае, если во время пропаривания проводится тщательный контроль за прогреванием почвы. С этой целью в отдельных точках обрабатываемого участка устанавливают термометры.

Обеззараживание почвы паром с доведением ее температуры до 100°C в течение 30–60-ти мин уничтожает все виды фитогельминтов, в том числе галловых нематод [37, 88, 91], кроме того, с точки зрения эпифитотиолога, важно термическое обеззараживание тары, используемого инвентаря. Ящики для рассады, тару, различный инвентарь укладывают в штабель, укрывают термостойкой пленкой, закрепив

ее по периметру мешочками с песком, и затем подводят шланг для подачи пара, который поступает под пленку в течение 1–2-х часов. Для мытья и обеззараживания пластмассовых ящиков, используемых для транспортирования овощей, используются также конвейерные установки, где их последовательно промывают 10%-ным раствором кальцинированной соды и водой. Весь инвентарь (лопаты, ведра, скамейки, тележки) надо обмыть водой и оставить в пропариваемой теплице близ паропровода, где они подвергнутся прогреву при высокой температуре [168].

Еще одним физическим методом борьбы с галловыми нематодами является промораживание почвогрунтов. В почве, охлажденной до -10°C , галловая нематода погибала в течение суток, при охлаждении до -3°C гибель наступала только после 7-ми суток. При этом в глубоких слоях почвы (40–50 см) температура держалась близкой к нулю. Сложность промораживания грунтов в теплицах обусловлена большой толщиной почвенного массива, а также содержанием органики [88, 91, 143].

Вынесенный с осени из теплиц зараженный грунт, сложенный в штабеля или кучи высотой 1–1,5 м, за зиму промерзает до самой подшвы (в условиях Центра Европейской части России или Сибири). При этом за суровую зиму он полностью обеззараживается от галловых нематод и может вновь использоваться в хозяйстве [168].

Для обеззараживания растительного материала (луковиц, клубней, кустов) от фитогельминтов широко применяется обработка его горячей водой. Например, при закладке на хранение лука, зараженного стеблевой нематодой, рекомендуется обработать его теплой водой ($43,5^{\circ}\text{C}$) в течение 2-х часов. Небольшие партии лука-севка, зараженного стеблевой нематодой, выдерживают при температуре $45\text{--}46^{\circ}\text{C}$ в течение 10–15-ти мин, $50\text{--}52^{\circ}\text{C}$ – 5–10-ти мин, $55\text{--}57^{\circ}\text{C}$ – 3–5-ти мин. Однако подобная обработка лука не обеспечивает полного его обеззараживания от нематод. Температуру горячей воды и экспозицию обработки необходимо предварительно уточнять применительно к сорту и размерам луковиц. Эффективность способа повышается, если луковицы предварительно выдержать в воде комнатной температуры в течение 2–4-х часов. Подобным способом проводят дегельминтизацию луковиц нарциссов, ирисов, лука (при температуре $43,5^{\circ}\text{C}$), чеснока (1 час при температуре $46\text{--}47^{\circ}\text{C}$) [67, 69, 109]. Хранение луковиц нарциссов

после обработки при повышенной температуре (до 30°C) усиливает ее эффективность. Обработку горячей водой нужно проводить до начала роста корней, так как иначе можно вызвать их повреждение.

Основным методом обеззараживания земляники от фитогельминтов считается прогревание рассады в горячей воде. Рекомендуются выдержать рассаду земляники в воде при 46–47°C в течение 10-ти мин. Полная гибель фитогельминтов достигается в результате прогревания рассады при температуре 46–47°C в течение 15-ти мин. Однако такое прогревание приводит к очень большой гибели рассады, если обработка проводится без специальной аппаратуры, позволяющей выдержать режим прогревания. Луковицы нарциссов можно в значительной степени освободить от стеблевой нематоды погружением их на 3–4 часа в воду при 43–44°C. Для обеззараживания рассады земляники от *D. dipsaci* применяют мокрую термическую обработку (прогрев в воде при 48°C в течение 15-ти минут после зимнего хранения при 0–1°C с последующей высадкой в грунт; или при температуре 50°C в течение 5-ти минут) [30, 40, 109].

В борьбе со стеблевыми нематодами используют и такой прием, как вымачивание зараженного растительного материала. Пораженные растения помещают в корзину или сита и ставят в наполненную водой емкость с таким расчетом, чтобы их дно на 15 см не достигало дна емкости с водой. Таким способом можно значительно снизить зараженность фитогельминтами лука-севка, зубков чеснока или растений земляники. При этом лук-севок и зубки чеснока вымачивают в течение 3–4-х суток при комнатной температуре, рассаду земляники – в течение 5-ти суток [167].

При вымачивании зубков чеснока в течение 3–4-х суток нематоды опускались на дно бочек, в которые погружались корзины с чесноком. В конце вымачивания корзины погружали на 2 минуты в 4%-ный раствор формалина, и только после этого высаживали в почву. Также вымачивают лук-севок (0,5%-ный раствор), землянику (в течение 5-ти суток) [77, 80].

14.7. Эпифитотиологическая целесообразность применения нематацидов

Для дальнейшего развития химического метода, и, прежде всего, повышения его экологической и санитарно-гигиенической безопасности, остаются недостаточно разработанными вопросы применения нематацидов. Повышение экологичности фитосанитарных мероприятий и снижение их отрицательного воздействия на объекты окружающей среды в значительной мере связаны с оптимизацией современного ассортимента нематацидов, с пополнением его препаратами селективно-го действия с биорегуляторной активностью [38, 68, 76, 173].

Поскольку нематоды являются микроскопическими животными, они питаются внутри растений или переживают неблагоприятные условия в пахотном слое почвы, борьба с ними достаточно сложна. Часто используют для обеззараживания почвы и семян бромистый метил [22, 44], но даже при интенсивной фумигации почвы невозможно полностью ликвидировать вредные ФГ в полевых условиях. Нередко широкое поражение нормальной почвенной микрофлоры и фауны создает экологический «вакуум», где немногие выжившие (или вторично занесенные) возбудители фитогельминтозов быстро накапливаются в отсутствие нормальных конкурентов и врагов. Поэтому, как только переносимый с почвой фитогельминт занесен в агроэкосистему, его нужно считать, по меньшей мере, потенциальной угрозой для любого будущего использования данного поля или участка, теплицы [2, 35, 168].

Исходя из этого, можно полагать, что в России почвенные фумиганты и нематациды будут, вероятно, применять на большей площади в борьбе с карантинными фитогельминтами, но значительно более умело. Целью будет достижение «допустимых потерь», «рентабельности борьбы», «подавления очага фитогельминта» и «долговременного подавления» с использованием минимальных количеств фумигантов или вообще отказа от них, когда это возможно. Это будет резко отличаться от применения больших доз фумигантов и нематацидов и сопутствующих «экологических встрясок», часто наблюдаемых в наши дни [68, 80, 104, 215].

Кроме прямого действия на фитопаразитических нематод, контактные нематациды (тиазон) оказывают не менее, а нередко и более сильное отрицательное влияние на фауну и флору организмов, входящих в состав ризосферы корней и почвы. Тем самым возможно нару-

шение биоценотического равновесия и размножение второстепенных ФГ [30, 32, 37, 78, 80].

Действие химических препаратов должно быть направлено на возбудителя ФГЗ, чтобы вызывать у него максимальные (летальные) изменения и причинить минимальный вред растению. Применение химических препаратов в терапевтических дозах часто создает недостаточную концентрацию препарата в растениях, чтобы полностью обеспечить гибель ФГ. Это дозы обычно способны подавить или ограничить его размножение и вредоносность [36, 53, 68].

Препараты по их воздействию на фитогельминтов делят на нематостатические (фитOVERM) и нематацидные (дазомет, карбатион) [30, 38, 143]. Последние вызывают необратимые процессы в организме ФГ, которые приведут их к гибели. При нематостатическом воздействии ФГ временно теряют свою способность к движению, но сохраняют жизнеспособность. При удалении препарата или снижении его концентрации ФГ восстанавливают свою жизнеспособность и жизнедеятельность.

Между нематостатическим и нематацидным действием некоторых препаратов (видат) проявляется скорее количественное, чем качественное влияние на численность ФГ [52, 120, 199].

Отличительной чертой неподвижности нематод является ее обратимый характер: популяции ФГ, находящихся в состоянии обездвиживания, могут снова двигаться и размножаться после удаления фактора, подавляющего размножение. Однако степень обратимости зависит от экспозиции и дозы препарата [91, 231].

Обеззараживание ФГ обратимо лишь до тех пор, пока ФГ сохраняет жизнеспособность. При оценке обратимости действия препарата, вызывающего обеззараживание или гибель ФГ, необходимо учитывать чувствительность к данному фактору разных стадий паразита (яйцо, инвазионные личинки, личинки старших возрастов, взрослые стадии, находящиеся в ангидриобиозе и т.д.) [68, 80, 104].

Во всех случаях подавление или прекращение жизнедеятельности ФГ под влиянием химических препаратов зависит от реакции последних с определенными структурами (нервной и пищеварительной системы, дыхательной, окислительно-восстановительной, выделительной) [30, 36, 80].

Это позволяет предполагать, что нематацидные вещества действуют благодаря их прямому связыванию с компонентами клеток паразита и нарушением осмотического давления [91, 120].

В целом, имеющийся опыт и сведения, приводимые в научной литературе, позволяют сделать вывод, что негативные тенденции при применении фумигантов, нематодицидов, нематостатиков, системных нематодицидов, средств для стимуляции защитных механизмов преодолимы, если их применять с учетом спектра их действия на элементы ЭП (источник возбудителя инвазии, механизм сохранения и передачи возбудителей, восприимчивость растений-хозяев), не допуская и предотвращая появления очагов ФГЗ, применяя фитосертифицированный посадочный материал, предотвращая проникновение и размножение ФГ, усиливая процесс устойчивости растений, процесс активизации врагов ФГ в агробиоценозе (рис. 14.7).

Химические средства воздействия на ЭП при ФГЗ.

Рис. 14.7. Эпифитотииологическая целесообразность применения химических препаратов в защите растений от ФГ

Тактика систем «Интегрированная защита растений» (ИЗР) включает разработанные методы защиты растений и способы борьбы с вредными организмами в соответствии со стратегической задачей обеспечить высокую биологическую, хозяйственную, экономическую и экологическую эффективность проведенных мероприятий. Структурная модель ИЗР, представленная на рис. 14.8, состоит из цели, принципов и методов, которые могут быть использованы для разработки и применения в защите сельскохозяйственных культур от фитогельминтов.

Рис. 14.8. Цель, принципы и методы интегрированной защиты растений

15. ЭПИФИТОТИОЛОГИЧЕСКИЙ ПОДХОД В РАЗРАБОТКЕ И ОРГАНИЗАЦИИ ПРОВЕДЕНИЯ СИСТЕМ МЕРОПРИЯТИЙ ПО ЛОКАЛИЗАЦИИ И ЛИКВИДАЦИИ ОЧАГОВ ЗКН

Промедление опасно.

Тит Ливий

*Тяжелую болезнь вначале можно вылечить, но трудно распознать,
когда же она усилилась, ее легко распознать,
но уже трудно вылечить.*

Н. Макиавелли

15.1. Первый опыт в организации проведения мероприятий по борьбе с очагами ЗКН в Калужской области

В 1987 г. в селе Каракозово Перемышльского района Калужской области на приусадебных участках были выявлены очаги ЗКН. На территорию колхоза имени 1 Мая был наложен карантин. Специалисты Госинспекции по карантину растений по Калужской области попросили ученых ВИГИС помочь в организации локализации и ликвидации очагов ЗКН. Были разработаны рекомендации «Системы комплексных мероприятий по локализации и ликвидации очагов ЗКН», в которые вошли вопросы выявления и учета глободероза картофеля, картирования очагов ЗКН, определения видов и патотипов картофельных глободер, проведения систем мероприятий по борьбе с ЗКН.

На полях хозяйства цист ЗКН не обнаружили. Однако практически все приусадебные участки были заражены (табл. 15.1).

До обработки почвы нематидом из 556-ти обследованных приусадебных участков только 4,4% участков были свободны от цист ЗКН. В 36,4% участков численность цист не превышала 10-ти, а численность яиц и личинок ЗКН – 860-ти экз. На остальных участках заражение почвы колебалось от 11 до 90 цист и от 1100 до 9950 яиц и личинок ЗКН. Специалисты карантинной службы предполагали, что цисты ЗКН, возможно, завезли немецкие войска во время ВОВ. В связи с небольшой численностью цист ЗКН в почве, эта гипотеза для большинства приусадебных участков вызывает сомнение. В г. Кондрово Калужской области, куда, вероятно, цисты ЗКН завезли немцы

Биологическая эффективность применения нематодилов тиазона при обработке почвы, зараженных ЗКН, приусадебных участков населенных пунктов (сел Корекозово, Русиново, Малый Санчур) Перемышльского района Калужской области (1989 г.)

Таблица 15.1

Ф.И.О. владельца участка	Шифр образ-ца	Численность ЗКН в 100 см ² почвы									
		до обработки				после обработки тиазоном					
		всего цист	яиц	личинки	живых	цист	яиц	личинки	из них живых	Б.Э. %	
1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	
Вдовина П.Т.	1	4	60	30	0	2	0	0	0	100	
Шабунина А.В.	2	3	78	19	0	0	0	0	0	100	
Копченев И.П.	3	3	40	30	1	5	445	185	20	89,6	
Меркулова М.И.	4	2	69	0	0	3	372	147	15	89,8	
Вдовин И.В.	5	2	31	30	1	12	294	132	12	90,9	
Уваров Н.В.	6	7	19	9	0	4	138	120	0	100	
Сафронова М.М.	7	3	98	39	1	11	341	165	22	86,7	
Сергеева А.А.	8	6	120	99	2	2	90	60	0	100	
Кухтинова Е.П.	9	4	20	10	0	3	21	12	0	100	
Денисова П.С.	10	5	19	19	0	9	246	99	9	90,9	
Ульянина Н.И.	11	0	0	0	0	5	45	15	0	100	
Рыбакова П.И.	12	4	75	64	2	6	120	54	6	88,9	
Агеева А.А.	13	6	136	48	0	6	170	36	0	100	
Меркулов А.Я.	14	7	111	97	1	3	102	33	3	90,9	

Продолжение таблицы 15.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Головина М.В.	15	7	271	153	3	3	0	10	2	96,5
Федина В.И.	16	6	194	152	3	4	108	44	4	90,9
Никитина А.Н.	17	8	273	76	1	8	256	80	8	90
Маргышова А.П.	18	5	210	151	4	5	180	60	5	91,7
Швец А.В.	19	4	127	98	2	4	124	32	4	87,5
Сафронова А.С.	20	7	97	18	0	2	0	0	0	100
Замулаева Е.Я.	21	18	96	30	0	12	300	96	12	87,5
Лукашова М.С.	22	21	231	94	2	11	550	264	22	91,6
Сигутин В.В.	23	4	47	9	0	16	832	320	32	90
Лавриков К.И.	24	6	62	32	0	2	0	0	0	100
Федоров А.В.	25	3	92	31	0	14	602	210	28	86,7
Смирнова Л.В.	26	3	98	43	2	28	2390	588	56	90,5
Сафронова Л.Н.	27	4	44	7	0	16	90	60	0	100
Никонова А.А.	28	7	38	27	0	8	128	32	0	100
Власкина Т.Ф.	29	0	0	0	0	2	200	66	0	100
Вицулин С.Н.	30	2	18	17	0	3	36	18	3	83,3
Фролова Т.Н.	31	7	36	27	1	9	180	72	9	87,5
Алешин И.В.	32	6	117	64	1	10	300	0	0	100
Лях С.Н.	33	5	110	65	2	8	192	96	8	91,7

Продолжение таблицы 15.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Керекеша В.И.	34	7	194	174	2	15	1320	960	90	90,6
Серегина Ф.И.	35	7	86	62	1	12	498	289	0	100
Прокопов А.Ф.	36	7	110	47	1	20	2640	120	134	92,1
Волкова М.К.	37	4	194	27	0	12	324	48	0	100
Мартьянова А.И.	38	4	98	51	1	5	50	10	0	100
Петрушина А.И.	39	4	47	24	0	12	696	384	36	90,6
Здонова Н.И.	40	7	19	8	0	10	189	109	0	100
Кухтинова А.Д.	515	44	1480	704	88	16	992	384	32	92
Алешина А.П.	516	37	1110	333	37	4	120	60	8	94
Шаулина Е.Ф.	517	54	1728	918	108	10	340	100	10	90
Игнатова А.М.	518	60	1860	840	60	12	684	348	36	89,7
Питиримов И.И.	519	58	696	870	116	7	238	105	14	86,7
Кубанова А.А.	520	62	702	620	62	8	210	90	8	91
Фролова А.Д.	521	68	5576	1480	272	14	588	294	28	90
Тюрин И.И. Д.И.	522	32	1728	736	74	5	160	80	10	87
Красин В.В.	523	74	5402	2294	222	12	432	216	24	89
Зайцева Е.Г.	524	32	2176	960	66	10	400	280	30	90
Шабунин И.И.	525	18	690	420	52	12	1032	312	36	88,5
Крылова А.Д.	526	44	704	308	44	5	390	155	15	90

Продолжение таблицы 15.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Аксенова М.И.	527	65	3510	1430	130	8	360	184	16	91,3
Видулин М.И.	528	59	2773	1239	118	62	3162	1798	186	89,7
Магохин И.Н.	529	40	920	480	40	7	567	252	28	89
Крюков Н.И.	530	33	1914	957	99	14	952	490	56	88,6
Абрамова Е.Д.	531	19	399	189	36	7	1064	147	14	90,5
Астахова М.Д.	532	44	3564	1540	176	7	266	119	14	88,2
Премакова Р.В.	533	65	4810	2665	260	34	5780	1768	170	90
повторно	533	44	829	600	45	4	124	64	8	87,5
Аксенов И.К.	534	22	699	210	22	5	90	25	5	80
Суриков Д.Б.	535	34	2456	1344	190	4	64	28	4	85,7
Сафронов А.Д.	536	24	264	465	48	22	550	286	1	99,7
Маркин В.В.	537	10	420	240	36	6	90	25	42	86,7
Кухтинова Н.В.	538	6	222	114	12	20	1140	480	40	91,7
Кузнецова И.А.	539	2	0	0	0	3	75	24	3	87
Маркина М.И.	540	33	3344	990	99	15	360	255	30	88,2
Анисимова Н.А.	541	32	768	480	46	8	736	120	15	89,6
Головачева М.Я.	542	21	639	469	52	7	173	70	7	90
Серёгин Н.И.	543	51	840	390	38	5	100	70	5	92
Лаврикова М.А.	544	62	4712	1208	186	8	240	199	24	91,6

Окончание таблицы 15.1

1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Новикова П.К.	545	67	5594	2613	268	4	92	60	8	86,7
Колченов М.Д.	546	22	969	630	186	6	120	60	6	80
Уварова Н.В.	547	29	660	308	102	5	235	65	5	92,3
Вдовина М.П.	548	40	3480	1400	160	4	64	40	4	80
Маркин А.И.	549	50	1038	696	110	6	120	42	6	85,7
Крюков С.И.	550	71	2340	1889	342	6	72	42	6	85,7
Рожкова В.Д.	551	27	619	577	48	9	189	90	9	90
Маркин И.В.	552	19	369	277	112	10	270	130	10	92,3
Кухтинова	553	9	360	277	124	12	408	140	24	83
Кузнецов И.А.	554	44	1004	330	46	16	309	277	35	88,6
Маркина М.М.	555	67	5594	2613	268	47	1645	658	47	92,9
Анисимова Н.А.	556	72	3888	1944	216	2	180	66	6	91,6

во время ВОВ, численность цист ЗКН на зараженных приусадебных участках в 1979 г. превышала 100–300 цист на 100 см³ почвы.

Опрос колхозников показал, что цисты ЗКН завезли, возможно, клубнями восприимчивого сорта Синеглазка, который широко распространился в течение 7–10 лет на приусадебных участках.

Весной 1989 г. на всех приусадебных участках внесли сеялкой тиазон в дозе 270 кг/га. В течение вегетационного периода на участках поддерживали черный пар. Осенью с участков отобрали образцы почвы по стандартной методике [101]. В почве 18,4% участков живых личинок ЗКН не обнаружили. Для 34,2% участков биологическая эффективность внесения тиазона составила более 90%, у 47,4% участков биологическая эффективность колебалась от 80 до 90%.

Различие в эффективности можно объяснить разнообразием участков: время заноса цист ЗКН, глубина пахотного слоя, очередность и доза внесения органического и минерального удобрения, плодосмен и т.д.

В 1990 г. на участках выращивали люпин и кукурузу. Осенью колхозникам раздали клубни нематодоустойчивых сортов Кристалл, Кардинал, Пригожий 2. В 1992–1993 гг. колхоз обанкротился, и проведение противонематодных мероприятий прекратилось.

Осенью 1995 г., при проведении обследований в селе Кореково, было установлено, что только два владельца на всей площади участков выращивали нематодоустойчивый сорт Кристалл. В почве этих участков живых личинок ЗКН не обнаружили, что подтвердил метод растений-индикаторов [143].

На других участках, где владельцы выращивали смесь нематодоустойчивых (Кристалл, Кардинал, Пригожий 2) и восприимчивых (Синеглазка, Адретта, Невский, Луговской и др.) сортов, численность ЗКН восстановилась: от 1 до 16-ти цист на 100 см³ почвы. В последующие годы большинство территорий бывшего колхоза была застрое-на, количество участков под картофелем значительно сократилось, но очаги ЗКН в этих населенных пунктах сохранились.

Таким образом, широкомасштабные мероприятия с применением нематодов, черного пара, выращиванием люпина и кукурузы, обеспечением населения посевным материалом нематодоустойчивых сортов картофеля не привели к полному уничтожению очагов ЗКН. Разрушение старых укладов и появление многоукладности в сельском хозяйстве (фермерские, крестьянские, личные подсобные хозяйства,

дачные и садоводческие товарищества), отсутствие запрета на выращивание восприимчивых сортов картофеля приводит к восстановлению очагов глободероза и их расширению.

15.2. Успешный опыт ликвидации и ограничения площади очагов ЗКН во Владимирской области

В 1997 г. постановлением губернатора Владимирской области, в связи с заражением более 2/3 населенных пунктов и полей севооборотов 8-ми хозяйств из 11-ти, был наложен карантин по ЗКН на Гусь-Хрустальный район в целом. Площадь заражения ЗКН составила 620 га. В агрофирме «Россия» Гусь-Хрустального района ЗКН была выявлена на площади 150 га, из них 103 га на полях хозяйства. В деревнях хозяйства 154 приусадебных участка были поражены глободерозом картофеля.

Возникает вопрос, каким образом охватила эпифитотия глободероза картофеля хозяйства района. Попробуем ответить на этот вопрос с помощью ретроспективного эпифитотилогического анализа, на примере АПФК «Россия» (в прошлом – колхоза им. 16-й годовщины Октября).

Впервые очаги золотистой картофельной нематоды были выявлены в этом хозяйстве в 1978 г. на приусадебных участках. Опрос специалистов инспекции по карантину растений показал, что, по-видимому, основной причиной появления ЗКН в хозяйствах стал завоз семенного картофеля в 1972 г. из Польши. Отбор проб картофеля на наличие ЗКН проводился из вагонов во время пересечения границы СССР. Результаты пришли в хозяйство после его разгрузки и укладки на хранение. Часть семенного картофеля оказалась зараженной ЗКН. Службой карантина растений было принято решение о вызове зараженного картофеля из хозяйства и использовании его в общепите. Во время погрузочно-разгрузочных работ часть зараженного картофеля была разворована и весной 1973 г. высажена на приусадебных участках.

Опрос колхозников подтвердил эту гипотезу. Заведующая столовой рассказала, что в 1972 г. был неурожай картофеля в колхозе и на приусадебных участках колхозников. Когда весной в столовую завезли картофель для приготовления пищи, она продала клубни картофеля колхозникам, которые посадили их на своих участках.

В 1978–1979 гг. на приусадебных участках, на посадках картофеля, были обнаружены признаки глободероза, выявили цисты ЗКН.

На 10-ти приусадебных участках, зараженных цистами ЗКН, провели обеззараживание почвы тиазоном в дозе 270 кг/га. В последующие годы высевали непоражаемые культуры, и начали размножать нематоустойчивый сорт Пригожий 2. Однако растения и клубни этого сорта сильно поражались фитофторозом. В результате на приусадебных участках начали выращивать восприимчивые сорта картофеля, и очаги глободероза с течением времени восстановились. В 1990 г. на одном из полей севооборота был обнаружен очаг глободероза. Обработка почвы, посадка и уборка проводилась на приусадебных участках и в полях одной и той же сельскохозяйственной техникой. Ускорило попадание цист ЗКН в поля севооборота и то, что в хозяйстве, в погоне за высокой урожайностью, картофель выращивался на одних и тех же участках в течение 2–3-х лет.

В 1992 г., из-за обнаружения цист ЗКН на полях колхоза им. 16-й годовщины Октября, главой администрации Владимирской области на хозяйство был наложен карантин.

Руководство агрофирмы (С.П. Гинин, А.А. Зиняков) срочно приняло необходимые меры по локализации этого очага. При участии специалистов из Всероссийского института гельминтологии имени К.И. Скрябина, Госинспекции по карантину растений по Владимирской области и агрономов хозяйства были разработаны рекомендации «Комплекс мероприятий по локализации и ликвидации очагов золотистой картофельной нематоды в АПФК "Россия"» (табл. 15.2).

Колхоз им. 16-й годовщины Октября, АПФК «Россия», ОАО «АПФ «Россия» – все эти разные названия принадлежат одному хозяйству в деревне Уляхино ОАО «АПФ «Россия». Расположено оно в юго-восточной части Владимирской области. До районного центра г. Гусь-Хрустальный – 40 км. До ближайшей железнодорожной станции – 16 км. До областного центра г. Владимира – 110 километров. Земельная площадь составляет 15 тыс. га, из которых на сельскохозяйственные угодья приходится 5300 га земли. Пашня расположена на 2100 га. Под сенокосами и пастбищами 4200 га.

Гусь-Хрустальный район, где расположено хозяйство, по природно-климатическим условиям относится к зоне рискованного земледелия. Способствуют тому затяжные весны с возвратом поздних заморозков, частые и продолжительные дожди летом и во время уборки. Имеющиеся в районе пахотнопригодные земли характеризуются мелкоконтурностью, сложностью рельефа и низким естественным плодородием

Таблица 15.2

**Выполнение элементов комплексной системы мероприятий по ликвидации очагов ЗКН в агрофирме «Россия»
(бывший колхоз им. 16-й годовщины Октября) Гусь-Хрустального района Владимирской области**

№ п/п	Наименование этапов работ и мероприятий	Срок выполнения	Выполнение мероприятий
1	2	3	4
Этап I			
1.1	Разработка системы мероприятий по локализации и ликвидации очагов ЗКН в хозяйстве	1992	Представлена «Комплексная система мероприятий по ликвидации очагов ЗКН в хозяйстве» руководству колхоза и Росинспекции по карантину растений
		1993	«Рекомендации по борьбе с ЗКН на приусадебных участках колхозников»
1.2	Организация фитогельминтологической лаборатории (ФГЛ) и подготовка кадров	1992–1993	Организована ФГЛ, оборудована цитовыделением, оптикой и другим оборудованием для работы. Обучена для фитогельминтологических работ заведующая ФГЛ И.А. Москалева
1.3	Организация информационно-пропагандистских мероприятий, цель которых – доведение до всех слоев населения информации о картофельной нематод	1992–1995	Оказывалась методическая и практическая помощь в подготовке плакатов, листовок, организация и проведение семинаров, учеба агрономических кадров. Распространена одна листовка, проведена 6 бесед и семинаров
1.4	Подготовка специалистов с целью их ознакомления с методами выявления очагов картофельной нематоды, отбора растительных и почвенных проб, методами фитогельминтологического анализа	1992–1995	Ежегодное проведение семинаров, учеба и постоянный контроль

Таблица 15.2

1	2	3	4
Этап II			
2.1	Проведение обследований посадок картофеля с помощью визуального метода выявления очагов глободероза (ГЗ) и методов отбора почвенных образцов	1993–1994	Ежегодно проводились летом маршрутные фитогельминтологические обследования. Весной и осенью отбирались почвенные образцы. Всего было проанализировано более 3480 почвенных проб. На полях хозяйства было выявлено 12 очагов ГЗ, у 72% обследованных приусадебных участках обнаружены очаги ГЗ
2.2	Анализ корневых и почвенных проб, микроскопический анализ, определение численности яиц и личинок в 100 см ³ почвы	1994–1995	Всего было проанализировано более 3480 почвенных проб
2.3	Определение видов и патотипов картофельных глободер		В результате определения с помощью клонов-дифференциаторов и по морфологическим признакам в очагах глободероза обнаружена залотистая картофельная нематода патотипа Ro1.
Этап III			
3.1	Составление картограмм очагов картофельной нематоды или ее распространения на посадках с указанием степени инвазивности почвы или развития глободероза	1993–1995	Материалы обследований были представлены ежегодно. Обследованно 128 полей, ЗКН выявлено на 49-ти полях с зараженностью от 1 до 120-ти цист на 100 см ³ почвы. Составлены картограммы этих полей
3.2	Ежегодное составление картограмм, определение жизнеспособности яиц и личинок ЗКН в почве и предложения для посадки картофеля на обследованных полях	1996–2010	Использование этих материалов для размещения культур в севооборотах

Таблица 15.2

1	2	3	4
3.3	Фитогельминтологический контроль за семенным картофелем	ежегодно весна и осень	Ежегодно анализировали от 1,8 до 3,5 тыс. сметок из-под семенного картофеля
3.4	Биодиагностика	ежегодно	Отобранные почвенные пробы с очагов ЗКН в полях севооборотов с целью определения сохранения жизнеспособных личинок в почве. Проанализированы методом биотестов (более 150-ти образцов)
3.5	Изучение фитогельминтологической ситуации	ежегодно	См. материалы этапов I-II. Ежегодно отбирали весной с полей картофеля в севообороте почвенные образцы на зараженность картофельной нематодой. Всего отобрано и проанализировано более 7-ми тыс. почвенных проб
3.6	Эпифитологический анализ в хозяйстве	1993–1998	Проведена эпифитологическая характеристика очагов картофельной нематоды, описан эпифитотический процесс при глободерозе картофеля, определены источники и пути заражения, выяснена эффективность проведенных мероприятий в очагах глободероза, даны соответствующие рекомендации специалистам
Этап IV			
4.1	Реализация комплекса мероприятий по ликвидации очагов картофельной нематоды в полях севооборотов		
4.1.1	Фитогельминтологический контроль за тракторами, сельскохозяйственной техникой	ежегодно	Введен запрет на использование сельскохозяйственной техники в ЛПХ. Организована мойка для тракторов и сельскохозяйственной техники

Таблица 15.2

1	2	3	4
4.1.2	Фитогельминтологический контроль за семенным и товарным картофелем	ежегодно	Организована мойка клубней картофеля
4.2.1	Карантинные и профилактические мероприятия	постоянно	Проводились согласно «Комплекса мероприятий»
4.2.2	Агротехнические методы	ежегодно	На зараженных полях выращивали непоражаемые ЗКН культуры: люпин, озимую рожь, кукурузу, клевер, овес, ячмень, кормовую свеклу. На зараженных ЗКН полях было внесено органическое удобрение в повышенных дозах. В полях севооборота в почве не обнаружены ЗКН, что свидетельствует об эффективности используемых севооборотов
4.2.3	Организация и практическое руководство ликвидацией очагов картофельной нематоды химическим методом	2005–2006	Проведено обеззараживание почвы очагов картофельной нематоды с применением перкальцида. Биологическая эффективность – 67–72%
4.2.4	Биологические методы	2009–2011	Проведено испытание биопрепарата Нематофагин. Биологическая эффективность – 62–68%
4.2.5	Селекционный метод	1994–2020	На полях выращивали нематодоустойчивые сорта: Пригожий 2, Каротон, Кардинал, Леди Розетта, Ред Стар, Скарб, Скарлет, Сатурна, Брук, Ньютон, Леди Клер. В настоящее время 90% посевной площади под картофелем занимают глобдероустойчивые сорта

(преимущественно песчаные и супесчаные). Такие природные условия предопределили животноводческое направление сельскохозяйственного производства и развитие картофелеводства. Примерно 95% составляют песчаные почвы, которые без добротного, бережного отношения к ним не дадут высоких урожаев. Сегодня это одно из стабильных сельскохозяйственных предприятий не только Гусь-Хрустального района, но и Владимирской области. Отсутствие существенной поддержки со стороны государства, растущих цен на сельскохозяйственную технику, горючее, газ, электроэнергию, удобрения, средства защиты осложняют возможности постоянного развития хозяйства.

Согласно «Комплексной системе мероприятий», в хозяйстве была организована фитогельминтологическая лаборатория (ФГЛ), оснащенная цистовыделителем, оптикой и другими необходимыми материалами. В хозяйстве за 1992–1996 гг. было обследовано более 1290 га полей севооборотов, отобрано 7160 средних образцов. В ФГЛ проанализировано 28 640 почвенных проб. На картосхемах полей были нанесены места обнаружения цист картофельной нематоды (см. рис. 13.12) (см. Приложение Б рис. Б1–Б5, Б8, Б9). Установлено, что при мелиоративных работах и укреплении полей в контур полей попали сильно зараженные цистами приусадебные участки. Слабое заражение (1–4 цисты в 100 см³ почвы) обнаружено на полях, куда завозили навоз, в котором сохранились цисты ЗКН. На тех полях, где были обнаружены цисты с жизнеспособными личинками, запретили выращивать картофель. Регулярно весной (при посадке) и осенью (при уборке) проверяли семенной картофель. В ФГЛ было проанализировано более 3,5 тыс. проб сметок. Семенной картофель был свободен от цист ЗКН. Кроме того, были проанализированы факторы передачи и структура очагов. При визуальном обследовании посадок картофеля в личных подсобных хозяйствах было установлено, что практически все они поражены глободерозом. Однако степень развития фитогельминтоза была разной, в зависимости от плотности популяции картофельной нематоды, плодородия, внесения минеральных и органических удобрений, уровня грунтовых вод. Кроме посадок картофеля, цисты ЗКН были обнаружены в местах хранения картофеля, теплицах (где обычно сушат и перебирают загрязненный цистами картофель), на грядках, среди плодовых деревьев. С помощью метода растений-индикаторов [143] было установлено, что жизнеспособные личинки в цистах сохраняются

на свалках, помойках, куда выбрасывают гнилой картофель, на территории животноводческого комплекса (места разгрузки картофеля на корм, навозохранилище), на берегах водоемов, мелиоративных каналов, вдоль дорог, а также в столовой, школе, гараже.

Таким образом, пораженные глободерозом посадки картофеля и указанные выше места обнаружения цист ЗКН являются эпифитотическим очагом глободероза, ликвидировать который можно только применяя интегрированный метод, через 7–10 лет.

Фитогельминтологическая лаборатория хозяйства также проанализировала почвенные образцы, собранные с полей картофеля в хозяйствах района. В результате фитогельминтологического анализа, в 8-ми хозяйствах в полях севооборота обнаружены цисты ЗКН с жизнеспособными личинками. Эпифитотиологический анализ этих очагов показал, что причиной инвазированности полей послужили семенные клубни, купленные в частном секторе, нарушение севооборотов (когда он выполняется на 1/3–1/2 части, удаленной от населенного пункта, а рядом с ним выращивают картофель практически в монокультуре). Кроме того, на полях, расположенных рядом с населенными пунктами, картофель выращивали в монокультуре из-за экономических (дешевле подвозить удобрения, семена и клубни), социальных (меньше воруют картофель) и др. причин.

Достаточно обнаружить на общественных посевах картофеля цисты картофельной нематоды, даже в единичных экземплярах, и на данное хозяйство накладывается карантинный надзор. Хозяйство при этом несет существенный экономический урон. В связи с этим должны быть повышены требовательность, ответственность и бдительность, как руководителей хозяйств, так и непосредственно агрономов, специалистов по защите растений, представителей местной администрации, владельцев личных подсобных хозяйств, по незамедлительной локализации и ликвидации выявленных очагов и принятия всех доступных мер, предупреждающих и предотвращающих возможность заноса этого карантинного объекта из личных подсобных хозяйств на общественные посевы. Наложение карантина на хозяйство влечет за собой усиление профилактических мер: обследуют все поля хозяйства и прилегающую к ним территорию, контролируют вывоз картофеля и другой подкарантинной продукции (например, рассаду, саженцы, корнеплоды сахарной свеклы), проверяют места ее реализации [22, 44].

В основу мероприятий по локализации и ликвидации очагов ЗКН входят организация и использование мер, направленных на подавление ЗКН: агротехнические методы – севооборот, выращивание непоражаемых культур и нематодоустойчивых сортов картофеля; химический метод – использование нематодицидов в очагах агрессивных патотипов и видов картофельных глободер, поражающих нематодоустойчивые сорта картофеля (см. табл. 15.1).

Проведение мероприятий согласно «Комплексной системе» привело к уничтожению жизнеспособных личинок ЗКН в почве, что подтвердил фитогельминтологический анализ почвенных проб растений-индикаторов. Провокационная посадка клубней восприимчивого сорта картофеля также подтвердила отсутствие жизнеспособных яиц и личинок ЗКН в почве в зараженных полях в деревне Парахино. В очаге ЗКН площадью 32 га (заражено 50% почвенных образцов, от 1 до 24 цист на 100 см³ почвы) с сентября 1991 по август 2000 г. провели систему мероприятий по борьбе с ЗКН: обследование, картирование, агротехнические приемы – внесение органических удобрений, непоражаемые культуры – люпин, озимая рожь (3 года), вика-овес, кукуруза (2 года), подсолнечник, ячмень, горох-овес. В августе 2000 г. отобраны почвенные образцы в количестве 120-ти шт. При фитогельминтологическом анализе почвенных проб цисты обнаружены в 96-ти (20%) из них. В зараженных пробах число цист колебалось от 0,2 до 1 цисты (в среднем, 0,4 цисты на 100 см³ почвы). В цистах были яйца и личинки ЗКН, число их колебалось от 1 до 38-ми. При окрашивании яиц и личинок 1%-ным спиртовым раствором бриллиантового зеленого установлено, что жизнеспособных личинок не обнаружено. Все личинки окрасились в голубовато-зеленый цвет. При анализе почвенных образцов методом растений-индикаторов (4 сосуда) жизнеспособные личинки ЗКН не обнаружены. В 2001 г. на площади 4 га были высажены клубни картофеля сорта Бородинский ранний, который является восприимчивым к ЗКН. При уборке на корнях картофеля не обнаружили самок и цист ЗКН.

Весной 2002 г. на этой площади отобрали 16 почвенных образцов, по 200 выемок объемом от 0,7 до 2,5 литров почвы. При фитогельминтологическом анализе 64-х почвенных проб были обнаружены цисты ЗКН (от 0,25 до 5 цист) в 40-ка (62,5%) пробах. Во всех цистах не было яиц и личинок ЗКН, или в отдельных цистах они были разрушены грибами.

После проведения комплекса мероприятий на зараженных ЗКН полях деревни Залесье ОАО АПФ «Россия» Гусь-Хрустального района Владимирской области, в 2002 г. были отобраны почвенные образцы. В результате фитогельминтологического анализа почвенных проб с поля площадью 28 га (участка № 28) установлено, что в 28,6% проб обнаружено от 1 до 5-ти оболочек старых цист ЗКН или цист ЗКН без жизнеспособного содержимого. В одной пробе выявлены 2 лимонovidные цисты (клеверная цистообразующая нематода). Из 84-х почвенных проб, отобранных с поля площадью 42 га (участка № 28), в 39,3% проб обнаружено от 1 до 6-ти оболочек цист ЗКН. В 5-ти пробах выявлено 6 лимоноподобных цист клеверной цистообразующей нематоды.

В 1997 г. эти поля были тщательно обследованы и составлены картосхемы с расположением очагов ЗКН. На поле площадью 28 га в 63% проб были обнаружены от 1 до 10-ти цист ЗКН с жизнеспособными личинками. На поле площадью 42 га в 69% проб были обнаружены от 1 до 27-ми цист ЗКН с жизнеспособными личинками и яйцами. Проведенный биотест с почвенными образцами с этих полей в 2008 г. подтвердил отсутствие жизнеспособных личинок и яиц в цистах ЗКН. В течение 10-ти лет на этих полях картофель не выращивали. Таким образом, отсутствие на полях участка № 28 в течение 10-ти лет растения-хозяина ЗКН – картофеля – привело к очищению почвы от жизнеспособных личинок и яиц ЗКН (см. Приложение Б рис. Б5).

После представления необходимых документов в администрацию Владимирской области, в 2003 г. с полей агрофирмы «Россия» был снят карантин. В последующие годы, 2004–2018 гг., на полях, где выращивали, главным образом, нематодоустойчивые сорта картофеля, осуществляли фитогельминтологический контроль, который подтвердил эффективность проводимых мероприятий по недопущению ЗКН на полях.

Сложнее решалась проблема борьбы с ЗКН в частном секторе. При проведении мероприятий по локализации очагов картофельной нематоды на участках личных подсобных хозяйств мы наблюдали разные интересы людей. Агрономы были заинтересованы в проведении необходимых мероприятий (обработка участков нематотицидами, выращивание непоражаемых культур, посадка нематодоустойчивых сортов картофеля), чтобы после ликвидации очага с хозяйства сняли карантин. А владелец участка, зараженного картофельной нематодой, не был за-

интересован в этих мероприятиях, поскольку картофель он не продавал, использовал его на свои нужды. Он заинтересован выращивать картофель рядом с домом, на плодородной почве, без химических обработок, обычно восприимчивыми сортами картофеля, которые более вкусные, чем нематодоустойчивые сорта и т.д. Это столкновение интересов часто поддерживает эпифитотические процессы при глободерозе картофеля.

После проведения бесед с владельцами личных подсобных хозяйств о необходимости прекращения выращивания восприимчивых сортов картофеля в период проведения мероприятий по ликвидации очагов картофельной нематоды остается уверенность, что они поняли важность мероприятий и сделают все необходимое. Однако в период цветения картофеля можно обнаружить восприимчивые растения картофеля у некоторых владельцев. Их объяснения случившемуся следующее: посадили клубни вместо погибших; посадили в огороде, чтобы сохранить любимый сорт, или кто-то посадил и т.д. Поэтому на эпифитотический процесс при фитогельминтозах оказывают влияние самые разнообразные и часто неожиданные факторы.

Некоторые владельцы приусадебных участков выращивали кубинские и египетские сорта картофеля, которые продавались на продовольственные цели. Другой владелец привез клубни картофеля с Камчатки, и на выращенных растениях проявилась стеблевая форма фитофтороза. Все растения были уничтожены, а почва была обеззаражена раствором медного купороса.

Поэтому в нашей стране приусадебные участки и участки в садовых товариществах, с точки зрения эпифитологии, представляют опасность появления и сохранения очагов карантинных и особо опасных болезней растений.

Одним из важных мероприятий по борьбе с ЗКН является селекционный метод. В связи с практическим запрещением химических мер борьбы с ЗКН, внедрение в производство картофеля в хозяйствах и ЛПХ нематодоустойчивых сортов является одним из мощных рычагов, с помощью которых возможно многолетнее подавление численности фитогельминтов в почве и, как следствие, снижение потерь урожая. Применение противонематодных севооборотов более эффективно при использовании нематодоустойчивых сортов и гибридов картофеля, которые дают не только хорошие урожаи на зараженных полях и участках ЛПХ, но и способствуют обеззараживанию почвы от фитогельминтов.

Прежде чем рекомендовать для коллективных и личных подсобных хозяйств какой-либо нематодоустойчивый сорт картофеля, очень важно провести сравнительную оценку сортов в очаге глободероза. Этой цели служат демонстрационные опыты, которые позволяют выявить положительные и отрицательные стороны сортов и наглядно показать специалистам сельского хозяйства и населению преимущества нематодоустойчивых сортов. Полевые испытания на устойчивость к ЗКН перспективных сортов картофеля в АПФК «Россия» Гусь-Хрустального района Владимирской области проводили в условиях демонстрационного полевого опыта. Предварительно выявили визуальным методом участок картофеля с сильным проявлением глободероза картофеля, площадью более 1300 м². Весной этот участок разбили на делянки площадью 40 м².

Плотность популяции картофельной нематоды определяли перед посадкой и после уборки урожая. С каждой делянки отбирали буром, на глубину до 20 см, 18–24 первичных образца объемом 50–60 см³. Их перемешивали и отбирали два средних образца объемом 0,5 дм³ (один для фитогельминтологического, другой для агрохимического анализа).

Такой же опыт для сравнения заложили рядом, на неинвазированной почве, аналогичной по всем основным характеристикам первому опыту, что подтвердил агрохимический анализ почвы. Весной и осенью также отбирали почвенные образцы. Посадку, уход проводили по обычной агротехнике. На опытных делянках проводили фенологические наблюдения, учет проявления глободероза и других болезней и вредителей.

Демонстрационные полевые опыты проводили:

- в 1995–1996 гг. в деревне Уляхино – испытывали нематодоустойчивые (Жуковский ранний, Фреско, Росинка) и восприимчивые (Гатчинский, Адретта, Невский) сорта картофеля;
- в 2004–2005 гг. в деревне Красный поселок – испытывали нематодоустойчивые (Жуковский ранний, Малиновка, Дельфин, Скраб, Росинка, Сантэ, Латона, Орхидея) и восприимчивый (Невский) сорта картофеля;
- в 2013 г. в деревне Парахино – испытывали нематодоустойчивые (Леди Клер, Жуковский ранний, Малиновка, Леди Розетта, Скраб, Сатурна, Латона) и восприимчивые (Удача, Гермес) сорта картофеля;

- в 2016–2017 гг. в деревне Уляхино – испытывали нематодоустойчивые (Рокко, Арсенал, Аризона, Эволюшен, Пикассо, Экселенс, Импала, Ривьера) и восприимчивый (Невский) сорта картофеля.

В результате проведения полевых испытаний установлено, что нематодоустойчивые сорта (НУС) подтвердили свою устойчивость к популяции ЗКН. На корнях не были обнаружены самки и цисты ЗКН, в почве численность яиц и личинок снизилась осенью на 56–90%.

Урожайность испытанных сортов на сильно зараженной ЗКН почве колебалась от меньшей (Жуковский ранний, Фреско, Росинка, Дельфин и др.), чем у сорта-стандарта, до достоверно выше стандарта (Скраб, Леди Клер, Сатурна, Пикассо, Импала, Эволюшен и др.). Продуктивность НУС зависела от совокупности факторов: сортовых особенностей, поражения фитофторозом, выдерживания засухи или затопления, уровня агротехники и т.д.

Полевые опыты продемонстрировали вредоносность ЗКН, которая снизила урожайность некоторых НУС сортов от 6 до 48%. Полевые испытания нематодоустойчивых сортов картофеля показали, что при эпифитотии фитофтороза эти сорта проигрывают по урожайности стандарту – восприимчивому к золотистой картофельной нематоды сорту Невский, который оказался более устойчивым к фитофторозу. По вкусовым качествам нематодоустойчивые сорта практически не отличались от стандарта: Невский – 6,1 балла по 10-ти бальной шкале, Жуковский ранний – 5,6 баллов, Сантэ, Рокко – 7,2 балла, Скраб – 6,7 балла. Самым вкусным оказался сорт Адретта – 7,8 балла, который больше всех сортов поразился глободерозом и фитофторозом.

Во Владимирской области налажено семеноводство нематодоустойчивых сортов картофеля Сантэ, Фреско, Жуковский ранний, Пикассо, Сатурна. В 1994–98 гг. было продано более 1000 тонн семенных клубней нематодоустойчивых сортов. Однако в Гусь-Хрустальном районе, в связи со сложной экономической ситуацией в хозяйствах, покупка клубней нематодоустойчивых сортов замедлилась.

Очаги ЗКН в хозяйствах могут быть ликвидированы в том случае, если на полях будут выращивать нематодоустойчивые сорта и гибриды картофеля. Выращивание восприимчивых сортов картофеля даже на небольшой площади приведет к вторичному появлению очагов глободероза. Недостатком нематодоустойчивых сортов является восприимчивость к агрессивным патотипам и видам картофельных глободер. Поэтому необходимо изучать расовый и видовой состав популяций ЗКН. С этой

целью в разных районах заложили «сигнальные посадки» нематодоустойчивых сортов для выявления агрессивных патотипов. С помощью морфометрического анализа и клонов-дифференциаторов установлено, что во Владимирской области распространен только один патотип, Ro1 ЗКН, что позволяет широко внедрять известные нематодоустойчивые отечественные и голландские сорта и гибриды картофеля.

В связи с ростом числа очагов ЗКН в картофелеводческих районах, находящихся под карантином, стратегию и тактику борьбы с ЗКН следует рассматривать с государственных позиций. Необходимо включить признак нематодоустойчивости как обязательный для всех сортов и гибридов картофеля, которые выводят селекционеры для внедрения в картофелеводческие регионы. Для владельцев личных подсобных хозяйств важно выведение сортов картофеля, имеющих, кроме признаков нематодоустойчивости, высокие вкусовые и технологические качества.

В результате выполнения «Комплексной системы мероприятий» по ликвидации очагов ЗКН в агрофирме «Россия» все поля очищены от ЗКН. Количество зараженных ЗКН приусадебных участков сократилось с 154-х в 1995 г. до 83-х в 2016 г. В результате широкого распространения НУС на приусадебных участках инвазированность почвы уменьшилась с 30–50-ти тыс. яиц и личинок ЗКН в 100 см³ почвы до 500–5000 яиц и личинок. Многие пожилые люди вместе с НУС сохраняют восприимчивые сорта Синеглазка, Адретта, Лорх, Никулинский, Невский, которые поддерживают размножение ЗКН. Второй причиной сохранения очагов ЗКН является увеличение количества бесхозных, заброшенных, необрабатываемых приусадебных участков. В почве этих участков выявляется от 5-ти до 60-ти цист на 100 см³ почвы, где сохраняются жизнеспособные яйца и личинки ЗКН. Без растений-хозяев (картофеля) личинки в цистах сохраняются более 10-ти лет [143]. В связи с потеплением климата клубни картофеля перезимовывают в почве и в последующие годы поддерживают популяцию ЗКН.

Успешный опыт борьбы с ЗКН показал, что необходима систематическая работа в течение почти 30-ти лет, чтобы ликвидировать очаги ЗКН на полях севооборотов и ограничить площади очагов ЗКН в ЛПХ.

Проблема сохранения очагов ЗКН в ЛПХ сможет быть разрешена только при условии запрещения выращивания восприимчивых сортов картофеля и повсеместного возделывания глободероустойчивых сортов картофеля и томата.

Таким образом, эпифитотиологический подход расширяет круг объектов для мониторинга и проведения противонематодных мероприятий. Это не только фитогельминты и инвазируемые вегетирующие растения, но и их запасающие, продуктивные органы, семена, органы вегетативного размножения, находящиеся в процессе хранения или в периоде покоя. Кроме того, при этом подходе охватывают вниманием эпифитотический процесс при фитогельминтозах не только в агроценозах, но и в биоценозах.

Эпифитотиологический мониторинг охватывает не только поля крупных хозяйств, но и все участки, где выращивают поражаемые культуры, сорные и дикорастущие растения, где сохраняются цисты ЗКН (гаражи, животноводческие комплексы, теплицы и др.). В период формирования многоукладности сельского хозяйства в нашей стране, эпифитотиологический мониторинг и проведение соответствующих мероприятий необходимо осуществлять в крупных, средних, мелких хозяйствах, на огородах и садовых участках.

Выполнение элементов «Комплексной системы мероприятий по ликвидации очагов ЗКН в агрофирме «Россия» (бывший колхоз им. 16-й годовщины Октября) Гусь-Хрустального района Владимирской области показало, что внедрению подлежат методы выявления и учета глободероза картофеля, картирования очагов картофельной нематоды, дифференциального анализа видов и патотипов вида, локализации, интегрированный метод в населенных пунктах в зависимости от распространенности, специализации хозяйства, расположения индивидуальных участков, площади очагов и состава патотипов и видов картофельных глободер.

Проблема картофельных глободер в России и пути ее решения

В России золотистая картофельная нематода (ЗКН) впервые была обнаружена в 1949 г. на территории Калининградской области, которая оставалась единственной зараженной областью до 1961 г., когда площадь заражения составила 491 га. В 1998 г. распространенность *G. rostochiensis* в Калининградской, Новгородской областях и республике Карелия составила соответственно 18, 14 и 9% от всех площадей под картофелем. Аналогичный показатель для Ленинградской, Курской, Калужской, Орловской, Московской, Смоленской, Тверской и Сахалинской областей колеблется в пределах 4–5%. В других областях распространенность нематоды составляет менее 3%. В среднем, по России распространенность золотистой картофельной нематоды составляет 1,28% площадей под картофелем.

В настоящее время в картофелеводстве России возникла проблемная ситуация с золотистой картофельной нематодой. ЗКН обнаружена уже в 59-ти областях, краях и республиках. В некоторых областях (Калининградская, Брянская, Калужская, Курская) она довольно широко распространена, а в других только еще обнаружены ее отдельные очаги. При локализации и ликвидации ЗКН необходимо выполнять целый комплекс мероприятий: наложить карантин, запретить выращивать восприимчивые сорта и гибриды, путем применения сильнодействующих нематодицидов (тиазона, карбатиона, ДД, дазамет, видата) снизить численность ЗКН в почве до минимума, после выращивания непоражаемых культур включить в севооборот или плодосмен нематоустойчивые сорта [101]. В лучшем случае, на ликвидацию ограниченного очага уходит более 7–8-ми лет, однако метастазы в виде очагов цист ЗКН в разных местах могут сохраняться многие годы [151]. Несмотря на большие усилия карантинной службы по борьбе с ЗКН, карантинный фитогельминт с каждым годом завоевывает новые районы, а в старых расширяет свои очаги.

В последнее время раздаются голоса об исключении ЗКН из списка карантинных объектов, как это было сделано с колорадским жуком. Однако в случае с ЗКН проблема опасности для картофелеводства стоит более остро. Если борьба с колорадским жуком может быть успешно проведена при его появлении или массовом размножении, то в случае с ЗКН таких быстрых методов уничтожения ее очагов не разработано.

Как известно, свыше 60–90% продовольственного картофеля получают с приусадебных участков и огородов. С развитием рыночных отношений и многоукладностью сельского хозяйства доля продукции картофеля, получаемой в крупных хозяйствах, все более сокращается. В то же время, появляются специализированные агрофирмы по производству картофеля для промышленной переработки (производство чипсов, хрустящего картофеля, крахмала, спирта), в которых его площадь будет увеличиваться. В частном секторе, где выращивают картофель в монокультуре, его площади сокращаются из-за низкой рентабельности. В ЛПХ, где продолжают выращивать картофель, приведет к сохранению очагов ЗКН и при определенных условиях (засуха, отсутствие минеральных и органических удобрений, некачественный посадочный материал) вызовет эпифитотию глободероза картофеля. Если во влажные годы урожай картофеля лимитирует фитофтороз, то, в отсутствии фитофтороза, в очагах ЗКН на первое место выхо-

дит глободероз. Очаги глободероза картофеля ведут не только к непосредственным потерям урожая, но и к ограничению перевозок и торговли картофелем. В большинстве стран ЗКН включена в список карантинных объектов. Если исключить ЗКН из российского карантинного списка, то продажа картофеля другим странам, в том числе входящим в СНГ, будет затруднена.

Особую озабоченность карантинной службы вызывают бесконтрольные бартерные сделки, внедрение новых зарубежных технологий возделывания сельскохозяйственных культур (когда поставляется все, включая и клубни), огромный импорт продовольствия, фуража, растительного сырья, которые создают исключительную возможность заноса и распространения на территории новых особо опасных карантинных объектов (бледная картофельная нематода – БКН, галловые нематоды). БКН поражает устойчивые к ЗКН сорта и гибриды картофеля. Хотя БКН не зарегистрирована на территории России, все необходимые карантинные требования в отношении БКН необходимо будет соблюдать и, соответственно, по отношению к ЗКН.

Таким образом, проблема картофельных глободер является злободневной, остается в компетенции карантинной службы и требует своего решения. Сложность проблемы заключается в том, что возник ряд опасных несоответствий между традиционными взглядами и современными представлениями, между традиционными технологиями выращивания, защиты, реализации картофеля и рациональными карантинными требованиями. Поэтому желательно рассмотреть и проанализировать всю систему взаимоотношений Россельхознадзора с разными типами картофелепроизводителей, а также с другими заинтересованными участниками (рис. 13.8).

Все картофелепроизводители и торгующие организации (заготпоставка, импортеры и экспортеры, кооперативный, индивидуальный и частный сектор, крестьянские и фермерские, подсобные хозяйства, товарищества, агрофирмы, а также научно-исследовательские институты, сельскохозяйственные опытные станции и семеноводческие хозяйства) сохраняют весь спектр присущих им интересов и целей.

В этом эпифитотиологическом анализе нам поможет рассмотрение ситуации с ЗКН, которая была бы удобной моделью анализа противоречий и конфликтов между многочисленными организациями и группами людей, связанными в той или иной мере с картофелем.

Главная задача Россельхознадзора – предотвращение завоза и распространения картофельных глободер. Чтобы предупредить их распространение, карантинная служба контролирует состояние посадок картофеля и почвы путем систематического обследования, регулирует вывоз картофеля из подкарантинных зон, ликвидирует и локализует очаги. Один из основных путей – занос цист ЗКН и БКН с семенным материалом. Поэтому в первую очередь под контролем Госкарантина должны находиться организации и учреждения, выращивающие, испытывающие и продающие картофель на семена.

Важное значение в этой модели имеют импортеры семенного картофеля из других стран и, соответственно, их представители. Если взглянуть на импорт семенного и продовольственного картофеля с точки зрения целесообразности, оптимальности и прогнозируемости ситуации в масштабе региона, страны и во временной перспективе, далеко не всякий завоз импортного картофеля даже в неурожайные годы – благо, поскольку это ведет к возможности завоза картофельных глободер и других опасных фитопатогенов. С большой долей вероятности появление очагов ЗКН во Владимирской и других областях связано с поступлением картофеля в 1972 г. из Польши, ГДР, хотя этот картофель должен был пойти на продовольственные цели, но был использован населением на семена. Таким образом, зараженный ЗКН импортный картофель послужил причиной очага глободероза. Поэтому необходимо обдумать возможные последствия доставки дешевого импортного картофеля из Европы, Индии, Китая, Египта. Вместе с ними могут быть завезены агрессивные патотипы и виды картофельных глободер и других карантинных видов нематод. Все это может подорвать отечественное картофелеводство. Поэтому Госкарантин должен установить достаточно жесткие регламенты для импортного картофеля и осуществлять систему мероприятий, направленных против завоза извне других патотипов картофельных глободер и своевременное обнаружение и ликвидацию этих патотипов и видов уже на первых их очагах в пределах России.

Картофель из-за рубежа в виде селекционных образцов поступает в селекционные учреждения. Поэтому карантинная служба должна постоянно контролировать посадки картофеля и других пасленовых на инвазированность корней и почвы глободерами и мелойдогинами в этих учреждениях. Настало время установить более жесткий карантинный режим для научных, учебных учреждений биологического и сельскохо-

зяйственного профиля. Получив большую самостоятельность, они устанавливают прямые связи с границей и везут подкарантинные материалы, в том числе клубни картофеля, не задумываясь о последствиях.

Необходимо обратить внимание на другой аспект взаимоотношений и селекционных учреждений и Госкарантина – это селекция нематодоустойчивых сортов и гибридов картофеля. Селекционеры должны выводить нематодоустойчивые сорта и гибриды. К сожалению, часто гибриды и сорта картофеля с признаками нематодоустойчивости имеют довольно много отрицательных качеств: не очень хорошие вкусовые качества, урожайность часто не превышает на неинвазированном фоне стандартные сорта, они поражаются другими болезнями и быстро вырождаются. Поэтому селекционеры пытаются обойти признак нематодоустойчивости. Решение проблемы ЗКН во многом зависит от выведения нематодоустойчивых сортов с высокими вкусовыми и технологическими качествами, желательно также с отличными по цвету клубнями.

Селекция отечественных нематодоустойчивых сортов картофеля ведется недопустимо медленно, а их внедрение фактически слабо контролируется службой карантина растений на местах и не поддерживается Госкомиссией по сортоиспытанию.

Конечно, оппоненты могут сказать, что уже существует достаточно большой список нематодоустойчивых гибридов и сортов картофеля. Однако опыт показывает, что при возникновении эпифитотий глободероза достаточного количества посадочного материала нематодоустойчивых сортов не хватает, и время, необходимое для внедрения этих сортов, растягивается на годы. Чтобы недопустить эпифитотий глободероза картофеля, необходимо, как и в случае успешного решения проблемы рака картофеля, иметь широкий ассортимент нематодоустойчивых сортов. Поэтому в Госкомиссии по сортоиспытанию следует рассмотреть вопрос об обязательности признака глободероустойчивости сортов и гибридов картофеля, предназначенных для районирования.

Большое значение в системе карантинного надзора за качеством семенного картофеля придается обследованию. Во всех семеноводческих хозяйствах, сельскохозяйственных опытных станциях с полей, откуда вывозят семенной картофель, ежегодно отбирают почвенные образцы силами хозяйств под контролем специалистов Госкарантина. Почвенные пробы на наличие цист анализируют фитогельминтологи-

ческие лаборатории, карантинные лаборатории. Многолетний опыт обследований семеноводческих хозяйств показывает, что там, где выдерживаются научно-обоснованные севообороты, цист ЗКН в почве не обнаруживают. Однако часто очаги глободероза выявляют в населенных пунктах, на огородах и приусадебных участках. Наличие таких очагов может привести к попаданию цист на поля севооборотов.

Инвазионные личинки ЗКН могут распространиться в почве только на 1 метр от места, куда они были занесены, поэтому основным способом распространения является пассивное, с различными видами переноса и перевозки почвы:

- загрязненные семенные клубни картофеля (риск увеличивается при использовании несертифицированных семян); передвижение сельскохозяйственной техники с загрязненных полей (цисты переносятся на гусеницах тракторов и т.д.);
- перенос домашними животными (скотом) с зараженных территорий, цисты переносятся на копытах;
- перенос работниками хозяйств со своих ЛПХ (цисты переносятся на обуви);
- завоз почвы с зараженных территорий (строительные работы, насыпка почвы);
- завоз загрязненных культур на чистую территорию (завоз любых укорененных растений для выращивания саженцев);
- потоки воды с зараженных участков;
- сильный ветер может перенести легкую песчаную почву с цистами на новые территории.

Золотистая картофельная нематода является облигатным паразитом определенных видов семейства Пасленовые – *Solanaceae*, из которых наиболее подходящими являются картофель, томат и баклажаны; также нематода способна развиваться на некоторых пасленовых сорняках, таких как паслен черный – *Solanum nigrum*, паслен сладко-горький – *Solanum dulcamara*, паслен крылатый – *Solanum miniatrum*, белена черная – *Hyoscyamus niger*, дурман обыкновенный – *Datura stramonium* и др.

Поэтому, с точки зрения эпифитологии глободероза, важно обследовать все виды пасленовых, которые могут быть поражены ЗКН и будут являться очагом глободероза, а также не допускать проявления факторов передачи возбудителя ГЗ.

Поэтому на территориях селекционных учреждений, сельскохозяйственных опытных станций, элитно-семеноводческих и семеноводческих хозяйств необходимо запретить выращивать картофель на приусадебных участках и огородах. В этом вопросе должны помочь правительство и местная администрация. В Закон о карантине необходимо включить этот пункт обязательно.

Население же надо снабжать картофелем, выращенным на полях севооборота в этих учреждениях и хозяйствах. Это мероприятие поможет не только уменьшить вероятность расширения очагов ЗКН, но и поможет резко улучшить фитосанитарную обстановку, за счет отсутствия очагов вирусных, бактериальных, грибных (в том числе фитофтороза) болезней и вредителей картофеля на огородах и приусадебных участках.

Другим важным моментом для семеноводческих хозяйств является использование картофелемочных линий. Освобождение мытых клубней картофеля от цист ЗКН достигает 99–100% на супесчаных почвах. На тяжелых и средних суглинках эффективность мойки снижается до 80%.

Сложность проблемы ЗКН проявляется при анализе картофелепроизводителей. Их разнообразие, отличие в тактике и интересах делают довольно сложной задачу фитогельминтологического контроля за посадками картофеля (см. рис. 13.8).

В последние годы удельный вес в общем объеме производства картофеля в частном секторе колеблется от 60 до 85%, что связано с выделением земель для ведения личного подсобного хозяйства, коллективного огородничества и садоводства, формированием крупных специализированных агрофирм. С другой стороны, многие картофелепроизводители разоряются, во многих населенных пунктах, из-за оттока населения в города, возросло количество заброшенных приусадебных участков. Выращивание картофеля без органических (отсутствие скота) и минеральных (дорогие) удобрений становится экономически невыгодным. При ухудшении экономической ситуации в стране площади под картофелем в частном секторе возрастают, при улучшении – снижаются.

На фоне сложной экологической обстановки карантинное состояние не должно ухудшаться. Встает вопрос, чем компенсировать постоянные потери, с учетом серьезного положения в сельском хозяйстве. Для всех без исключения картофелепроизводителей должно предъявляться главное требование – продажа картофеля только при

предъявлении карантинного сертификата. Это потребует постоянно-го мониторинга за фитогельминтологическим состоянием посадок картофеля. Его смогут осуществлять фитогельминтологические лаборатории Россельхозцентра и карантинные лаборатории Россельхознадзора. Карантинные инспекторы должны проводить только контрольные обследования с целью проверки качества фитогельминтологического мониторинга и выполнения карантинных мероприятий. В случае нарушения карантинных правил, легкомысленного пренебрежения карантинными требованиями местная администрация должна помочь в привлечении к ответственности и наказании штрафами нарушителей.

Следующий, еще более сложный и трудный уровень – это торговля картофелем (см. рис. 13.8). Овощные базы, картофелехранилища, овощные магазины, столовые и другие места хранения, переработки и торговли картофелем должны быть взяты под контроль Госкарантина, регулярно проводить фитогельминтологический анализ сметок и следить за проведением всего комплекса профилактических мероприятий, в том числе уничтожения остатков почвы, больных клубней и т.д.

С точки зрения эпифитотиологического анализа фитогельминтологической ситуации, рынки и овощные базы в настоящее время являются местом, где продается продовольственный и семенной картофель, практически бесконтрольным. Необходимо найти такую форму влияния на продавцов картофеля на рынках, которая обеспечивала бы постоянный карантинный контроль. Наш и зарубежный опыт показывает, что такая форма существует. Это наличие карантинного сертификата на картофель и получение соответствующего права продажи на рынке. Таким образом, должен быть создан надежный фильтр, препятствующий распространению ЗКН и других карантинных объектов. Сертификация – универсальный механизм карантинного и фитосанитарного контроля за продажей картофеля на всех трех уровнях, и чем скорее мы охватим все заинтересованные организации, тем надежнее будет фитосанитарное состояние страны.

С другой стороны, экспортеры отечественного картофеля в другие страны, в том числе, в страны СНГ, столкнутся с проблемой, если ЗКН будет широко распространена на посадках картофеля.

Зараженный ЗКН картофель из-за карантинных ограничений не смогут продать в другие страны, или он будет скуплен по низким ценам. При наличии в хозяйствах цист ЗКН в почве могут быть пробле-

мы с перевозкой и продажей другой сельскохозяйственной продукции (саженцы, корнеплоды, торф, навоз и т.д.). Поэтому экспортеры отечественной сельскохозяйственной продукции должны быть союзниками карантинной службы и осуществлять политику недопущения выхода на отечественный рынок зараженного импортного картофеля и другой продукции, загрязненной почвой, и закупать картофель только нематодоустойчивых сортов.

В связи с массовыми перевозками картофеля на перерабатывающие предприятия необходимо усилить контроль за остатками после переработки картофеля и не допускать их вывоза на сельскохозяйственные угодия с целью удобрения.

С точки зрения эпифитотиологии, факторами передачи ЗКН являются транспортные средства. Железнодорожные вагоны, автофургоны и другие виды транспорта, перевозящие картофель, способствуют распространению ЗКН, потому что при их очистке на землю сбрасывают почву, сметки, гнилой картофель без их обеззараживания.

У картофелепроизводителей, семеноводов, экспортеров и импортеров картофеля основные интересы направлены на обеспечение, по-возможности, наиболее высокого уровня доходов или удовлетворения своих потребностей в картофеле. У администрации – на удовлетворение определенных амбиций, как в потребительской, так и в экологической, социальной сферах, а также на соответствие требованиям вышестоящих государственных или административных структур. Складывающаяся в стране экономическая ситуация, в первую очередь, продовольственный кризис, толкает правительственные органы на крайние (с точки зрения карантина) меры. Имеются в виду закупки крупных партий продовольствия и семян в заведомо неблагополучных в карантинном отношении странах. Все элементы этой системы должны быть хорошо информированы о последствиях распространения ЗКН и БКН, галловых нематод в стране.

Но, как бы там ни было, если та или иная сторона не принимает никаких мер, то любые поиски компромисса становятся бессмысленными. И, соответственно, возрастает угроза распространения и вредоносности ЗКН и других карантинных видов. Если агрономическая служба хозяйства не обращает внимания на сильную зараженность участков своих работников, то, рано или поздно, поля севооборота также будут иметь очаги глободероза, и наоборот.

Наша прогностическая модель, способная оценить возникновение изменений в отношениях между картофелепроизводителями, карантинной службой и другими заинтересованными объектами, должна исходить из предположения, что и впредь они сохраняют свои структуры и будут иметь различающиеся спектры целей.

Другое дело, что роль этого критерия в шкале ценностей того или иного картофелепроизводителя или продавца может быть весьма различной. В свое время заготовители картофеля, чтобы выполнить план, покупали у частников зараженный цистами картофель и везли его в свою область с сертификатом о покупке картофеля в незараженном хозяйстве. Если у картофелепроизводителя картофель – один из основных источников ресурсов его экономики, то он будет поддерживать все необходимые мероприятия, и даже будет заинтересован в финансировании профилактических работ.

При отсутствии желания у картофелепроизводителя выполнять карантинные требования, должна работать система санкций. В случае обнаружения ЗКН на посадках картофеля, накладывается карантин с вытекающими отсюда последствиями. Картофелепроизводители должны запомнить основное правило: «Производство картофеля развивается тем эффективнее, чем меньше вероятность заноса ЗКН».

Основной вывод, который следует из анализа модели, состоит в том, что, несмотря на сложную зависимость общей целевой функции (риск появления очагов ЗКН) от совместного действия участников конфликтной ситуации, существует основная (рабочая) гипотеза: может быть найден взаимовыгодный компромисс между участниками. Конечно, факт возможности его существования еще недостаточен для решения проблемы.

Надо еще уметь найти необходимый компромисс и, в частности, суметь определить приемлемые для сторон условия и требования. Основную трудность в использовании развиваемых подходов мы видим не в неопределенностях рынка, а в преодолении инертности стереотипного мышления и отсутствии точного, взаимопонятного языка. В самом деле, когда мы читаем материалы, относящиеся к проблеме ЗКН – сразу встречаем те основные понятия (ключевые слова, ликвидация, очаг, локализация, интегрированный метод и т.д.). Поскольку эти термины не определены однозначно и не могут быть формализованы, каждая из сторон дает им то толкование, которое кажется ей

более соответствующим собственным целям. Это противоречие порождает дополнительные трудности при организации карантинных мероприятий.

В этой модели конструктивным блоком являются ученые. Кроме разработки стратегии и тактики борьбы с ЗКН, задача науки как раз состоит в том, чтобы найти пути возможных соглашений, обеспечивающих сосуществование и взаимодействие сторон, и эффективность в решении главной задачи.

Однако спектр основных интересов участников конфликтной ситуации противоречив. С точки зрения общегосударственных интересов, необходимо поддерживать деятельность научных и селекционных учреждений, работающих по проблеме ЗКН, а также службы защиты растений. Главным выразителем интересов государства в этой проблеме является карантинная служба. Поэтому должна быть разработана федеральная программа, которую должно финансировать государство, и координаторами должны быть Россельхознадзор и ВНИИКР. Они должны на конкурсной основе решать необходимые научные задачи этой проблемы, а также курировать фитогельминтологическую работу лабораторий.

При этом, по-видимому, в Законе о карантине растений должно быть оговорено, кто имеет право принимать решение о карантине и запрещении реализации картофеля физическим или юридическим лицам, и за чей счет осуществляются карантинные мероприятия, возмещаются убытки производителям и социальные издержки прекращенного выращивания картофеля. Все эти вопросы комплексные, и решать их надо на компромиссе.

Карантинные требования должны рассматриваться не только в виде неизбежных ограничений на реализацию того или иного проекта развития картофелеводства, а должны выступать одним из исходных социальных ориентиров. Именно социальная переориентация всей экономики и сельского хозяйства должна оправдывать более интенсивный переход на выращивание картофеля по современным технологиям.

Однако необходимо учитывать возрастание многоукладности сельского хозяйства России, которое коснулась, в первую очередь, выращивания картофеля (см. рис. 13.8). Если учесть, что клубни картофеля используют на семенные, продовольственные, кормовые, технические и другие цели, во многих районах страны картофель является одним из основных товаров сельскохозяйственного производства.

Оценивая необходимость достижения именно социально-экономических ориентиров, характерных для сегодняшнего уровня качества жизни в странах Западной Европы, с учетом реальных возможностей переоснащения нашего сельского хозяйства, представляется вполне оправданным прогноз снижения выращивания картофеля в ЛПХ и увеличение количества специализированных хозяйств.

Только после того, как будут приняты общие социальные ориентиры, можно вести речь о структуре всего комплекса федеральной программы по картофельным глободерам, о ее региональных аспектах, политических, экономических, технологических, фитосанитарных, экологических и психологических условиях реализации федеральной программы.

16. ЭПИФИТОТИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ ЗАЩИТЫ КАРТОФЕЛЯ ОТ ДИТИЛЕНХОЗА В ФЕРМЕРСКИХ И ЛИЧНЫХ ПОДСОБНЫХ ХОЗЯЙСТВАХ (ДЛЯ СМОЛЕНСКОЙ ОБЛАСТИ)

Раньше традиционно считалось, что сельскохозяйственный труд по своей природе является тяжелым видом труда. Проведенные же изыскания показали, что так называемая «тяжесть» труда фермера вызывается не столько характером работы, сколько ее плохой организованностью.

В.И. Терещенко,
профессор-экономист ряда ВУЗов США,
консультант министерства сельского хозяйства США,
1965 г.

Потери от сухой гнили, вызываемой клубневой нематодой (*Ditylenchus destructor* Thorne, 1945), в картофелехранилищах колеблются от 2 до 30%, в зависимости от сорта, репродукции семян, температуры хранения, течения эпифитотического процесса при дитиленхозе клубней.

Симптомы. Для дитиленхоза картофеля характерен продолжительный бессимптомный период во время роста растения. Заболевание особенно сильно проявляется в период хранения, снижая семенные и товарные качества клубней, вызывая значительные отходы. Из сильно

зараженных клубней вырастают слабые растения, которые обычно погибают. Раннее заражение может быть обнаружено при очистке клубня, и позволяет выявить мелкие белые точки с отмершей тканью среди здоровой мякоти. Они разрастаются, темнеют, приобретают волокнистую структуру, в середине могут образовываться пустоты (рис. 16.1).

Рис. 16.1. Дитиленхоз клубней картофеля

На ростках из поврежденных клубней имеются типичные участки с потрескавшейся и морщинистой кожурой, которая местами отслаивается от нижележащей ткани. Ткань кажется сухой и мучнистой, варьируясь по окраске от сероватой до темно-коричневой и черной. Это изменение окраски обусловлено, в основном, вторичной инвазией грибов, бактерий и сапробиотических нематод (последних легко спутать с *D. destructor*).

Патологический процесс в клубне развивается постепенно. Различают 5 стадий поражения клубней дитиленхозом. Ранняя стадия – нет внешних признаков поражения клубня; под кожурой, при остром ее снятии, обнаруживаются небольшие пятнышки. Вторая стадия – из-под кожицы просвечивают слабые, едва заметные свинцово-серые пятна. Потом кожа у основания пуповины темнеет и растрескивается. Третья стадия – кожа в местах расположения свинцово-серых пятен разрывается, образуются трещины, через которые видна трухлявая ткань. Четвертая стадия – при хранении перечисленные признаки развиваются глубже (рис. 16.2). Увеличивается площадь заражения в периферийной части. Пятая стадия – в ткань клубня сапробиотические нематоды вносят бактериальную и грибковую инфекцию, клубень быстро разрушается.

Рис. 16.2. Дитиленхоз клубней картофеля
(разрез пораженного клубня)

Возбудитель. Возбудителем дитиленхоза картофеля является клубневая нематода *Ditylenchus destructor*. Она способна паразитировать как в надземных частях растений, так и в клубнях картофеля во время хранения.

Взрослые особи *D. destructor* – это стройные нематоды червеобразной формы, длиной 0,8–1,4 мм и шириной 23–47 мкм. По внешнему виду оба пола очень похожи друг на друга, но самки немного больше и толще. Индексы Де-Мана, используемые при диагно-

стике данного вида нематод, следующие: самки: $a = 33-35$; $b = 8-10$; $c = 15-20$; $V = 78-83\%$; самцы: $a = 34-40$; $b = 7-8$; $c = 12-16$.

Близ головы кольца кутикулы нематоды около 1 мкм шириной и отчетливо выражены; в средней части тела, вследствие сморщивания в результате фиксации, они выражены неотчетливо. Боковые поля с 6-ю инцизурами, число которых уменьшается до 2-х близ головы и на хвосте (рис. 16.3). Хитиноидный скелет головы хорошо развит. Стилет типичный для рода, с закругленными головками основания, в среднем, 10 мкм длиной. Базальное расширение пищевода с 3-мя большими и 2-мя маленькими ядрами желез, которые простираются вдоль спинной стороны нематоды, несколько дальше места соединения пищевода с кишечником. Пищеводно-кишечный клапан маленький и не очень хорошо заметен. У самок заднематочная сумка занимает $3/4$ расстояния до ануса, и хвост имеет суженное закругленное окончание. Самцы вентрально изогнуты, впереди развиты спикулы. В жизненном цикле дитиленхов имеется 4 личиночные стадии (первая предшествует отрождению из яйца), по внешним признакам похожие на взрослых, но отличающиеся по размерам и развитию репродуктивных органов.

Диагностика. Диагностика дитиленхоза картофеля трудна, из-за сложности установления принадлежности внешних симптомов поражения клубней к дитиленхозу и обнаруживаемым в пробах нематодам к вредоносным видам *D. destructor* и др. Она требует высокой квалификации персонала, задействованного при определении данного заболевания.

С целью выявления дитиленхоза проводят клубневой анализ весной до посадки и осенью перед закладкой картофеля на хранение по ГОСТ 7001–91. Для этого от каждой партии картофеля, весом до 10 тонн, отбирается из 10-ти разных мест не менее 100 клубней, и от каждых последующих 10-ти тонн – по 50 клубней из 3-х разных мест. Оценку проводят по двухбалльной шкале (0 баллов – клубни не заражены клубневой нематодой; 1 балл – едва заметные симптомы дитиленхоза, или заражение обнаружено при фитогельминтологическом анализе; 2 балла – клубни с типичными симптомами дитиленхоза). Процент клубней, пораженных *D. destructor*, определенный при осеннем клубневом анализе, может быть основой для прогноза потерь клубней от дитиленхоза при хранении. Наличие дитиленхозных клубней в партиях семенного картофеля не допускается.

Рис. 16.3. Клубневая нематода картофеля *D. destructor* (G. Thorne, 1961)

А-С – голова и спикула самца, D-E – самка и голова,

F-G – боковое поле с шестью инцизурами

Для подтверждения достоверности результатов внешнего осмотра нужно поместить срез пораженной части клубня в чашку Петри, добавить воды, оставить на 4–5 часов, и под бинокуляром определить наличие клубневой нематоды.

В сомнительных случаях, при слабом заражении клубней, для выявления клубневой нематоды можно применять вороночный метод. Для этого у анализируемого клубня срезают кожуру, ее измельчают ножом на мелкие части, кладут на ватный фильтр и осторожно погружают в воронку с водой. На воронку надевают резиновую трубку, к свободному концу которой прикрепляют пробирку. Через 24 часа осадок из пробирки просматривают под бинокуляром или микроскопом.

При необходимости клубневой анализ проводят и зимой, во время хранения картофеля.

Эпифитотиология дитиленхоза картофеля. Высокая концентрация (93%) посадок картофеля в частном секторе, широкое распространение восприимчивых к заболеванию сортов, культивируемых часто в монокультуре, большая засоренность посадок картофеля, благоприятные климатические условия (прохладный влажный климат), отсутствие фитогельминтологического контроля за посадочным материалом способствуют массовым эпифитотиям дитиленхоза картофеля во время хранения клубней.

Дитиленхоз, как одно из самых вредоносных заболеваний картофеля, в период хранения носит характер эпифитотий, то есть распространение его происходит в массовом порядке по количеству поражаемых растений и по охвату территории. Для сохранения вида *D. destructor* – возбудителя дитиленхоза картофеля – в природе обязательна смена индивидуальных растений-хозяев, внешне воспринимаемой как заражение. Другими словами, непрерывность эпифитотического процесса при дитиленхозе картофеля обусловлена чередованием пребывания дитиленхов в растении-хозяине с миграцией в клубни или выходом их во внешнюю среду.

Эпифитотический процесс состоит из 3-х звеньев: (1) источник возбудителя инвазии, которым является инвазированное растение; (2) механизм сохранения и передачи (МСП); (3) возбудителя инвазии из зараженного растения в здоровое восприимчивое растение, в которое проникает возбудитель дитиленхоза, и которое, в свою очередь, становится источником возбудителя инвазии для следующего цикла. Источником возбудителя инвазии, в основном, является зараженное клубневой нематодой восприимчивое растение или клубень картофеля, где живут и заканчивают свой цикл развития дитиленхи.

Особенность эпифитотического процесса при дитиленхозе картофеля заключается в том, что эпифитотия фитогельминтоза происходит в период хранения клубней, когда проявляются симптомы болезни. В растениях картофеля клубневая нематода размножается, но симптомы дитиленхоза не проявляются. В то же время, происходит течение эпифитотического процесса: зараженное растение – эмиграционный МСП – восприимчивое растение картофеля. Основным МСП возбудителя дитиленхоза картофеля является вертикальный миграционно-клоновый, проявляющийся через заражение растения, молодых клубней и столонов от маточного клубня (от родителей к потомству). После выращивания зараженных растений происходит

увеличение числа зараженных клубней. С каждой репродукцией семенного картофеля увеличивается число зараженных клубней: в элите – 0,1, в третьей репродукции – 18%.

Миграционный МСП наблюдается при формировании клубней, когда дитиленхи от зараженного растения мигрируют через почву к молодым клубням и проникают в них. Этот МСП проявляется в картофелехранилищах или буртах, когда клубни запотевают, и по пленке воды клубневые нематоды мигрируют от дитиленхозных клубней к незараженным.

Эпифитотии дитиленхоза клубней чаще всего проявляются при хранении продовольственного или кормового картофеля (15–30% пораженных клубней). Отобранные клубни с сухой гнилью часто выбрасывают на свалки, дороги и т.д., где клубневая нематода заражает многолетние растения – крапиву, мяту, подорожник большой, одуванчик лекарственный, люпин. Неспецифический МСП отмечен при питании колорадского жука на дитиленхозных клубнях, выброшенных на свалку. В экскрементах таких жуков были обнаружены живые дитиленхи. Вероятно, личинки жуков-щелкунов (блестящий щелкун, широкий щелкун, посевной темный щелкун, посевной полосатый щелкун, посевной малый щелкун) – проволочники – могут быть неспецифическими переносчиками, или они открывают «ворота инвазии» для проникновения дитиленхов в клубни. В большинстве клубней, поврежденных проволочниками, были обнаружены дитиленхи. При скормливания животным сырого зараженного клубневой нематодой картофеля, нематоды не выживают в пищеварительной системе. Однако в свином навозе, внесенном на приусадебном участке, были обнаружены дитиленхозные клубни, несъеденные животными.

При хронологическом почвенном МСП взрослые особи и яйца сохраняются в растительных остатках в почве до следующего вегетационного сезона. Этот МСП характерен для личных подсобных хозяйств, где картофель в основном возделывают в монокультуре, а также при заражении растений моркови, свеклы, ириса и георгина, на корнеплодах и корневищах которых проявляются симптомы дитиленхоза. Без симптомов дитиленхоза источниками инвазии в агробиоценозе могут быть однолетние сельскохозяйственные культуры: горох, кормовые бобы, томат, перец, тыква, огурец, гречиха, кукуруза, а также сорняки. Для всех видов растений, в которых размножаются клубневые нематоды, характерно наличие полости в стеблях. Потом-

нение нижней части стебля зараженных растений картофеля чаще всего связано с развитием ризоктониоза – грибом, мицелием которого могут питаться дитиленхи.

Клубневая нематода может питаться и размножаться на мицелии грибов *Alternaria* sp., *Fusarium* sp., *Helminthosporium* sp. и др. Поэтому для клубневой нематоды довольно сложно установить круг растений-хозяев и резерваторов, поскольку клубневые дитиленхи могут поддерживать свою численность на мицелии грибов, поражающих разные виды растений. Около 70-ти видов растений и 60-ти видов грибов зарегистрированы как хозяева *D. destructor*.

В природе источниками возбудителя дитиленхоза являются многолетние растения: крапива двудомная, мята, одуванчик лекарственный, клевер луговой, хмель обыкновенный. Эти зараженные клубневой нематодой растения являются эпифитотическими очагами, в которых возбудитель дитиленхоза сохраняется в течение многих лет.

Меры борьбы. Основным условием в борьбе с дитиленхозом картофеля является использование здорового посадочного материала. Это зависит, прежде всего, от условий его выращивания и правильного выбора сорта, который был бы устойчив к клубневой нематоды, а также от уровня агротехники, используемой в конкретных почвенно-климатических и хозяйственно-экономических условиях.

Для более полного выявления дитиленхоза клубней картофеля весной проводят обогрев клубней в течение 10–15-ти дней при температуре 15–18°C, а ранних сортов – в течение 20–25-ти дней при температуре 16–20°C, с последующей выбраковкой больных клубней.

Высокая культура земледелия – залог успешного выращивания картофеля, свободного от заражения клубневой нематодой. Посадки картофеля должны быть размещены на высоко-окультуренных землях с содержанием гумуса не менее 2% для Нечерноземной зоны. Картофель должен возделываться только в севообороте (плодосмене), с возвращением на прежнее место не ранее, чем через 3–4 года. При этом следует помнить о том, что клубневая нематода может поддерживать свою численность на многолетних травах, таких как клевер луговой.

Перед уборкой своевременное удаление ботвы с поля способствует дозреванию клубней и снижает развитие дитиленхоза. Обязательным условием правильной уборки картофеля является бережное обращение с клубнями. После выкопки клубни просушивают в течение 3–4-х часов. При уборке в сырую погоду клубни сначала разме-

щают под навесом, закладывают во временные бурты, где применяют вентиляцию. Через 2–3 недели клубни сортируют, удаляя пораженные клубневой нематодой, затем закладывают их на зимнее хранение.

Переборка картофеля в зимний период не рекомендуется, так как осенняя переборка клубней значительно снижает степень их поражения дитиленхозом.

Хранилища за 1–1,5 месяца до закладки картофеля должны быть отремонтированы, очищены от мусора и остатков клубней прошлого урожая, а перед загрузкой клубней – обработаны 1%-ным раствором хлорной извести. После обработки помещения плотно закрывают и выдерживают в течение 2-х суток, после чего проветривают. За 15–20 дней до закладки картофеля на хранение хранилища белят известковым молоком (2–3 кг свежегашеной извести и 200–300 г медного купороса на 10 л воды; расход рабочего раствора – 0,5 л/м²). После побелки помещения обязательно просушивают.

Особенности мероприятий по борьбе с дитиленхозом картофеля в фермерских хозяйствах:

- посадку производить только здоровым посадочным материалом, прошедшим диагностику на дитиленхоз методом клубневого анализа по ГОСТ-7001-91;
- тщательно удалять с полей послеуборочные остатки картофеля и других культур. Эти отходы закапывать в ямы и засыпать извесью-пушонкой;
- вести планомерную борьбу с неспецифическими трансмиссивными переносчиками клубневой нематоды картофеля с помощью инсектицидов: применять против проволочников Базудин, Г в дозе 15–20 кг/га внесением в почву при посадке картофеля; против колорадского жука – Банкол, СП в дозе 0,2–0,3 кг/га опрыскиванием растений 2 раза за вегетацию (срок ожидания 20 дней) и др.;
- полностью уничтожать однолетние и многолетние сорняки (использование механических и химических прополок (Глифос, ВР 2–3 л/га; Раундап, ВР 2–3 л/га; Раундап Био, ВР 3–6 л/га – опрыскивание вегетирующих сорняков за 2–5 дней до появления всходов культуры) и др., введение в севооборот большего количества пропашных и парозанимающих культур;

- соблюдать установленные севообороты, не допуская возвращения картофеля на одно и то же поле ранее чем через 3–4 года;
- перед закладкой на хранение в буртах картофель опудривают свежегашёной известью-пушонкой из расчета 4 кг/т, что дает снижение отхода при хранении картофеля в буртах на 15–20%;
- хранить картофель в оборудованных хранилищах, оснащенных аппаратурой для контроля за режимами хранения картофеля, необходимой погрузочно-разгрузочной техникой и оборудованием, а также приточно-вытяжной вентиляцией. Режимы хранения картофеля, которые необходимо создавать для нераспространения дитиленхоза клубней картофеля и препятствия развитию патологического процесса при дитиленхозе в них, следующие: температура воздуха 1–4°C, его относительная влажность 70–80%, при полном отсутствии капельно-жидкой влаги на поверхности массы клубней для борьбы с грызунами использовать внесенные в Спирок пестицидов и агрохимикатов, разрешенных к применению на территории РФ, родентициды, например, Шторм, Б (0,05 г/кг), против мышей – раскладка по 1 брикету в каждый приманочный ящик с восполнением приманки до 3-х раз в течение 2-х недель.

В табл. 16.1 приведена интегрированная защита картофеля от дитиленхоза в фермерских хозяйствах.

Особенности мероприятий по борьбе с дитиленхозом картофеля в личных подсобных хозяйствах (ЛПХ) граждан (табл. 16.2).

Борьба с сорняками заключается в тщательной ручной прополке посадок картофеля и обработке участка гербицидами, например Раундап Био, ВР в дозе 30–60 мл/100 м². Борьба с неспецифическими трансмиссивными переносчиками клубневой нематоды сводится к обработке почвы почвенными инсектицидами против проволочников (Диазинон, Г 0,3 кг/100 м², внесением в почву) ручному сбору колорадского жука и обработке вегетирующих посадок инсектицидами (Банкол, СП 2–3 г/100 м², 2 раза за вегетацию, срок ожидания 20 дней) и др.

Закладка картофеля на временное хранение позволяет выявить клубни с 1-й стадией заражения, когда еще отсутствуют внешние симптомы проявления дитиленхоза, так как патологический процесс обязательно проявится в течение 3–4-х недель в виде симптомов 2-й стадии (бронзовые пятна, легкая трухлявость под кожурой клубня).

Таблица 16.1

Интегрированная защита картофеля от дитиленхоза в фермерских хозяйствах

№ п/п	Мероприятие	Место проведения	Уровень заражения семенного материала, почвы или растений	Время проведения	Цель
1	2	3	4	5	6
1	Захоронение послеуборочных остатков ранее возделывавшихся культур с пересыпанием их извесьтю-пушонкой (5% извести от массы остатков)	Ямы для захоронения послеуборочных остатков культур	При любом уровне	После уборки предшественника	Устранение условий для поддержания инвазии клубневой нематоды картофеля на растительных остатках, пораженных мицелием грибов
2	Фитотельминтологический анализ семенного материала картофеля	Семенные клубни	При отсутствии массового проявления дитиленхоза	Перед хранением	Выявить заражение
		Товарные клубни	При наличии единичных зараженных клубней		Составить прогноз развития болезни, потерь урожая
			При обнаружении массового развития болезни		Принять адекватные меры защиты и недопущения возникновения новых очагов дитиленхоза картофеля
3	Внесение почвенных инсектицидов: Базудин, Г 15–20 кг/га; Диазинон, Г 30 кг/га и др.	Площади, готовящиеся к посадке картофеля	При наличии проволочников в почве	Внесение в почву при посадке	Уничтожение проволочников – переносчиков физических трансмиссивных нематод клубневой нематоды
4	Рыхление междурядий с уничтожением всех сорняков	Посадки товарного картофеля	При любом уровне	3 раза до цветения с интервалом 10 дней	Устранить возможность поддержания инвазии клубневой нематоды картофеля на других растениях-хозяевах

Продолжение таблицы 16.1

1	2	3	4	5	6
5	Обработка посадок гербицидами: Глифос, ВР 2-3 л/га; Раундап, ВР 2-3 л/га; Раундап Био, ВР 3-6 л/га и др.	Посадки товарного картофеля	При любом уровне	Опрыскивание вегетирующих сорняков за 2-5 дней до по- явления всходов культуры	Устранить возможность поддержания инвазии клубневой нематоды картофеля на других растениях-хозяевах
6	Обработка посадок инсектицида- ми: Банкол, СП 0,2-0,3 кг/га и др.	Посадки товарного картофеля	При любом уровне	2 раза за вегета- цию с интерва- лом 20 дней	Устранить возможность заноса клубневой нематоды с помощью неспецифических переносчиков (колорадский жук и др.)
7	Скашивание ботвы	Посадки товарного картофеля	При наличии за- ражения	За 10 дней до уборки	Создать условия для формирования здоровых, не пораженных нематодами и грибными заболеваниями, клубней картофеля
8	Ранняя уборка клубней	Посадки товарного картофеля	При наличии инва- зионного начала в по- чве и в вегетирующих растениях	За 2 недели до общей уборки урожаа	Убрать клубни, которые еще не инвазиро- ваны клубневой нематодой
9	Закладка на временное хранение	Площадка для временного хранения картофеля	При любом уровне	Во время уборки	Проявление симптомов микозных, бак- териальных и нематодных заболеваний, а также удаление клубней с механическими повреждениями
10	Фитогельминтологический анализ партий картофеля для прода- жи, скарификации животным и хранения	Сортироваль- ные пункты, временные склады	При любом уровне	Перед реализа- цией картофеля в указанных целях или закладкой на хранение	Выявление клубней с симптомами дити- ленхоза и других заболеваний

Окончание таблицы 16.1

1	2	3	4	5	6
11	Закапывание клубней картофеля с симптомами поражения дитиленхозом 4–5 стадии в ямы с пересыпанием их известью-пушонкой	Ямы для захоронения отходов переборки картофеля	При наличии симптомов поражения дитиленхозом 4–5 стадии	После сортировки картофеля	Уничтожение источников инвазии дитиленхоза и других заболеваний
12	Опудривание клубней известью-пушонкой из расчета 4 кг/т	Буртовые площадки	При отсутствии заражения	Перед закладкой картофеля на хранение в бурты	Снижение потерь при хранении на 20% путем прерывания миграционного МСП
13	Поддержание оптимальных режимов хранения картофеля ($t = 1-40^{\circ}\text{C}$; $f = 70-80\%$; отсутствие капельной влаги)	Постоянные хранилища	При отсутствии симптомов заражения дитиленхозом (1 стадия)	В течение всего периода хранения	Снижение потерь картофеля от дитиленхоза при хранении на 25–40% за счет прерывания миграционного МСП и замедления патологического процесса в больных клубнях
14	Планомерная борьба с гризунами: Шторм, Б (0,05 г/кг) – раскладка по 1 брикету в каждый приманочный ящик	Постоянные хранилища	При отсутствии симптомов заражения дитиленхозом (1 стадия)	В течение всего периода хранения. Приманку восполняют до 3-х раз в течение 2-х недель	Снижение потерь картофеля от дитиленхоза при хранении на 20–30% в результате прерывания неспецифичного трансмиссивного МСП

Таблица 16.2

Защита картофеля от дитилинхоза на посадках и в хранилищах в ЛПХ

№ п/п	Мероприятие	Место проведения	Уровень заражения семенного материала, почвы или растений	Время проведения	Цель
1	2	3	4	5	6
1	Подготовка участка для возделывания картофеля гражданами (посев промежуточных культур; отсутствие на участке клевера, люпина, одуванчика, осота и др., если на нем когда-то возделывался дитилинхозный картофель)	На личные цели граждан	При отсутствии заражения	До принятия решения о ме- стоахождении будущих посадок картофеля	Недопустить возможность использования гражданами для выращивания картофе- ля участков, зараженных клубневой нематодой
2	Запланировать разрезанные по- садки картофеля ($< 400 \text{ раст./100 м}^2$)	На личные цели граждан	При наличии инвази- онного начала в почве или в растениях	Перед посадкой картофеля	Недопустить дальнейшее распространение клубневой нематоды с семенным материа- лом картофеля путем прерывания эмигра- ционного почвенного МСП и сокращения количества семенной фракции клубней
3	Внесение почвенных инсектици- дов: Диазинон, Г 0.3кг/100 м ² и др.	Участки, готовящиеся к посадке картофеля	При наличии про- водников в почве	Внесение в почву при посадке	Уничтожение проволочников – неспе- цифических трансмиссивных переносчиков клубневой нематоды
4	Отмечать типичные для сорта кусты картофеля, чтобы с них при уборке отбирать клубни для семенных целей	На личные цели граждан	При любом уровне заражения	Во время цве- тения	Обеспечить качественный отбор граж- данами посадочного материала массовой репродукции
5	Рыхление междурядий с уничто- жением всех сорняков	На личные цели граждан	При любом уровне заражения	3 раза до цвete- ния с интерва- лом 10 дней	Устранить возможность поддержания инвазии клубневой нематоды картофеля на других растениях-хозяевах

Продолжение таблицы 16.2

1	2	3	4	5	6
6	Обработка посадок инсектицидами: Банкол, СП 2-3 г/100 м ² и др.	На личные цели граждан	При любом уровне заражения	2 раза за вегетацию с интервалом 20 дней с момента появления колорадского жука	Устранить возможность заноса клубневой нематоды с помощью неспецифических переносчиков (колорадский жук и др.)
7	Скашивание ботвы	На личные цели граждан	Если предполагается заражение растений дитилиленхозом	За 10 дней до уборки	Создать условия для формирования здоровых не пораженных нематодами и грибными заболеваниями клубней картофеля
8	Ранняя уборка клубней	Для продажи	При любом уровне заражения	За 2 недели до общей уборки урожая	Убрать клубни, которые еще не инвазированы клубневой нематодой
9	Закладка на временное хранение	Площадки или помещения для временного хранения картофеля	При любом уровне заражения	Во время уборки	Проявление симптомов микозных, бактериальных и нематодных заболеваний, а также удаление клубней с механическими повреждениями
10	Переборка партий картофеля предназначенных для продажи, скормливания животным и для длительного хранения	Временные хранилища граждан	При любом уровне заражения	Перед реализацией картофеля в указанных целях или перед закладкой на хранение; по окончании периода временного хранения	Выявление клубней с симптомами дитилленхоза и других заболеваний

Окончание таблицы 16.2

1	2	3	4	5	6
11	Закапывание больных (с симптомами 2–4 стадии дитилинхоза) клубней картофеля в ямы с пересыпанием их известью-пушонкой	Ямы для захоронения отходов переборки картофеля	При наличии симптомов 2–4-й стадии поражения дитилинхозом	После проведения клубневого анализа партий картофеля	Уничтожение клубней с симптомами дитилинхоза и других заболеваний
13	Подготовка хранилищ к закладке в них картофеля на длительное хранение: побелка хранилищ известковым молоком (2–3 кг гашеной извести и 200–300 г медного купороса на 10 л воды)	Частные хранилища граждан	При отсутствии внешних симптомов заражения (1-я стадия)	За 15–20 дней до закладки картофеля на хранение	Недопустить поддержание и распространение дитилинхозной инвазии в хранилище картофеля
14	Организация качественного хранения картофеля: создание оптимального теплового режима ($t = 1-4^{\circ}\text{C}$) и оптимального режима влажности ($f = 70-80\%$), при отсутствии капельной влаги в хранилище	Частные хранилища граждан	При отсутствии внешних симптомов заражения (1-я стадия)	После закладки картофеля на хранение	Недопустить заражение картофеля клубневой нематодой в хранилище

Клубни, сильно пораженные дитиленхозом (с симптомами 2–4-й стадии) следует закапывать в ямы на глубину 1–1,5 м, с пересыпанием известью-пушонкой в количестве 5% от массы клубней.

Оптимальные режимы хранения картофеля в постоянных хранилищах сводятся к созданию условий, когда температура воздуха равна 1–4°C, его относительная влажность – 70–80%, при полном отсутствии капельно-жидкой влаги на поверхности клубней. С этой целью на поверхность массы клубней рекомендуется класть хранящиеся корнеплоды свеклы, при том, что картофель лучше хранить в ящиках объемом 40–50 дм³ с обязательными отверстиями для проветривания. Погреба и подполья, где хранится картофель в ЛПХ, должны быть оборудованы приточно-вытяжной вентиляцией.

ПОСЛЕСЛОВИЕ

*Старики привыкли думать, что они всегда умнее,
чем поколения, которые идут им на смену.*

Маргарита Наварская

В XXI веке в паразитологии, фитогельминтологии, защите растений доминирующее положение занимают научные работы, посвященные молекулярной характеристике паразитов, последовательности рибосомных РНК, молекулярным методам их диагностики, реконструкции филогенетических взаимоотношений между ними. Предлагаются митохондриальные галлотипы, анализируется филогеография паразитов. Научные исследования в области эпидимиологии, эпизоотологии, эпифитотиологии стали не столь привлекательны, как в XX веке. Но паразитические организмы постоянно видоизменяются, появляются из биоценозов и не дают спокойной жизни человеку (коронавирус, вирус Эбола, птичий, свиной грипп, ВИЧ и др.), животным (энцефалит Западного Нила, собачья чума, чума свиней, болезнь Ауески, оспа овец и коз и др.), растениям (бурая гниль картофеля, бактериоз земляники, бурсафеленхоз сосны, мелойдогеноз картофеля и др.).

Эпидемиологов мы видим на экранах телевизоров. Они рассказывают об опасности коронавируса, о лечении ВИЧ-инфицируемых, о профилактике птичьего гриппа. Эпизоотологи и эпифитотиологи – молчат. Известный эпизоотолог, В.В. Макаров, пишет, что очевиден недостаток исследований, разработок и публикаций по проблеме эпизоотологии, которая не развивается в полной мере на уровне современных требований.

Эпифитотиологи отмечают, что эпифитотиология играет описательную и прогностическую роль в защите растений от болезней и недостаточно теоретически объясняет взаимоотношения между популяциями возбудителей болезней и растений-хозяев (Е.Ю. Торопова и др., 2011; Ван дер Планк, 2012; J.C. Zadoks, 2008).

Как в нашей стране, так и за рубежом фитонематодозы и их возбудители практически не стали объектами эпифитотиологических исследований. Это объясняется тем, что, по сравнению с фитопатологией, фитогельминтология начала бурно развиваться только с середины XX века. Поэтому эпифитотический анализ фитогельминтозов сельскохозяйственных, декоративных и лесных растений представляет интерес для науки и практики.

На наш взгляд, на данном этапе развития фитогельминтологии эпифитотиологическая концепция в защите растений от фитогельминтозов объясняет многие явления и прогнозирует развитие фитогельминтозов, как это произошло в медицине, ветеринарии, фитопатологии.

Основная разница концепций в защите растений и эпифитотиологии состоит в том, что эпифитотиологический подход декларирует приоритет карантинных и профилактических мероприятий и характеризует переход современных систем защиты растений, направленных преимущественно на снижение вредоносности от вредных организмов с использованием химических и биологических средств подавления их численности, когда она превышает экономический порог вредоносности, к системе охраны агробиоценоза от проникновения опасных фитопаразитов, и ставит на первое место поддержание оптимального фитосанитарного состояния и профилактику. Однако, учитывая многообразие и сложность агробиоценозов, это требует от ученых исследований и теоретических обобщений для эпифитотического процесса при фитогельминтозах. Взаимоотношения между сообществом растений, сопровождающим его фитопаразитическими нематодами, зерноедными птицами и травоядными животными – один из самых трудных и малоизученных разделов эпифитотиологии, нематодологии и экологии. Проверка гипотез об их взаимоотношениях в эпифитотическом процессе потребует большой изобретательности для будущего поколения ученых.

Автор ясно сознает, что в большинстве случаев вопросы данной монографии только ставятся, и что современное развитие наших знаний не позволяет еще удовлетворительно разрешить многие задачи. Некоторые положения могут вызвать и, скорее всего, вызовут споры и разногласия. Автор не стремится разрешить вопросы, он хочет их обозначить, наметить пути и стимулировать их дальнейшую разработку, чтобы представленная работа могла послужить руководством к постановке новых исследований.

ПРИЛОЖЕНИЯ

Рис. А.1. Сравнение результатов обследования теплицы по окончании кульурооборота, фрагменты карт:

а) табличная форма записи пораженных мелойдогинозом растений;

б) метод картирования в цифрах;

в) метод картирования в оттенках серого цвета.

Приложение А

177

Рис. А.2. Сравнение эффективности верхового пропаривания грунтов в период между I и II культурооборотами (теплица № 1 с пропариванием, теплица № 3 без пропаривания):

P – распространённость мелойдогиноза; R – развитие мелойдогиноза

а) фрагмент результата картирования после I культурооборота; б) результат картирования после II культурооборота.

а) Влияние технологического уклона в теплице способствовало смыву личинок ГН от первичного очага в понижение грады, что привело к последовательному заражению растений

б) В процессе многократной обработки почвы (перекапывания, выравнивания и выращивания и уборки культур) инвазия ГН распространялась по всей площади теплицы

а) водный; б) антропогенный.

Рис. А.3. Характер расположения очагов мелойдогноза в теплицах иллюстрирует способствующие распространению инвазии типы МСП

Приложение А

Рис. А.4. Динамика развития мелойдогиноза на культуре огурца в теплице № 86 без проведения специальных мероприятий по прекращению эпифитотического процесса

Приложение Б

№ образца	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32
1	0,8	2	0,8	0,8	1	2	0,5	3	0,5	2,5	2,3	0,8	3	1,8	2,5	1	0,5	3,3	·	2,5	2	1,5	2	·	0,5	4	0,3	0,8	1,3	·	0,3	1
2	0,3	1	1,5	0,3	1	0,5	1	0,3	1,3	1,5	1,5	·	1,5	1	2,5	2	0,3	·	1,8	0,5	3	1	0,8	1	2,8	0,3	·	1,5	·	0,5	1	·
3	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	4	0,8	2,5	1,8	2	4,8	3,3	1	0,5	1	1	1,5	1,3	0,3	0,3	0,5	0,3	0,3	·	·	·	·
4	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	1,8	1,5	1,5	0,5	1	·	·	1	0,3	0,5	·	·	·	0,3	2,8	·	·	·	0,5	·

№ образца	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	59	60	61	62	63	64
1	·	·	0,5	·	0,3	·	·	·	·	·	0,5	1,3	·	0,3	·	·	0,3	0,3	·	·	0,8	2,3	1,8	0,8	0,8	·	·	0,5	0,5	1,5	·	0,8
2	·	0,3	0,3	0,3	·	·	·	·	·	·	·	1,5	1	·	·	·	0,5	0,3	·	·	0,3	1,8	·	0,3	·	·	0,3	0,5	·	0,3	·	·
3	0,3	·	·	2,8	·	·	0,3	0,3	0,3	·	·	·	·	0,8	2	3,3	0,3	0,5	1	0,3	0,3	0,3	·	·	·	1,3	0,3	·	0,3	·	·	·
4	2	0,5	·	0,3	·	0,5	·	0,3	·	·	·	0,3	·	·	1,3	·	·	0,5	·	0,3	·	0,5	2,3	0,3	·	0,3	0,5	0,3	·	0,5	·	·

№ образца	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75
1	0,3	·	·	0,3	·	0,8	·	0,3	·	·	·
2	·	0,8	·	·	0,3	0,3	0,3	1,3	0,3	·	·
3	·	0,5	·	·	0,3	1	0,5	·	0,3	·	·
4	0,5	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·

Рис. Б.1. Картограмма распространности цист ЗКН на поле площадью 100 га (ДК, бригада Уляхино).
Фактор передачи – семенные клубни с цистами ЗКН

Приложение Б

№ образца	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34
1	4,8	8,3	12	13	3,3	8	3	4,5	8,3	4,5	4	2,5	14	29	22,5	33,3	34,3	40,5	4,4	53,8	61	56,8	34,8	54,8	33,3	15,3	10	13	7	.	.	0,5	0,3	0,3
2	6,8	13,5	6	5,8	13	3,3	16	9,8	7,8	11,5	10	8,8	7,8	27,5	28,8	10,8	29	34,8	23,8	24,8	10,5	18	15,5	9,3	13,8	5,3	5,3	11	4	1,8	1	.	.	.
3	1,8	2	17,5	4	1,5	13	9,3	2,3	3,8	2	4	4,5	1,5	6	3,5	4,3	1,5	2,5	0,8	1	1,5	0,5	1,5	0,5	.	1,5	3	1,5	1	1,3	1	.	.	.

(приусадебные участки)

Рис. Б.2. Картограмма распространенности цист ЗКН на поле площадью 24 га (бригада Залесье – около школы).
При мелиорации в состав поля вошли приусадебные участки

Приложение Б

№ образца	1-7	8	9-32	33	34-46	47	48	49-56
1	•	0,2	•	0,2	•	•	•	•
2	•	•	•	•	•	0,2	•	•
3	•	•	•	•	•	•	0,2	•

Рис. Б.3. Картограмма распространенности цист ЗКН на поле площадью 45 га (бригада Парахино – Сенкино). Факторы передачи – навоз и сельскохозяйственная техника

Приложение Б

№ образца	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21-25	26	27-28	29	30-40	
1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	0,8	.	0,2	0,2	.	0,5	.	.	.	.	.	.	.	.
3	.	.	0,8	1,5	6	0,8	1,5	4	4	3	8	11	5	4	7	0,2	.	1,5	2	0,2	.	.	.	.	0,5	.

Рис. Б.4. Картограмма распространенности цист ЗКН на поле площадью 23 га (бригада Парахино – деревня Мальцево). Факторы передачи – вода и ветер

Приложение Б

1997 г.

№ образца	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	
1	9	3	10	·	2	1	·	·	1	·	·	1	·	1	·	·	·	·	·	·	1	1	1	3	10	4	3	4	3	2	5	2	1	14	3	8	9	10	7	6	
2	3	7	1	·	·	·	·	·	·	8	·	1	2	·	3	·	1	·	1	1	3	·	6	27	24	26	10	8	19	7	9	12	20	7	17	8	4	11	15		
3	3	3	1	·	·	·	·	·	·	2	·	1	·	·	1	·	1	·	1	·	·	·	·	1	3	1	1	2	1	2	1	1	1	1	1	1	2	1	1	1	2

2008 г.

№ образца	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40
1	3	1	2	·	·	1	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	1	·	2	3	1	2	1	·	1	·	1	4	1	1	2	3	2	4
2	·	4	2	·	·	·	·	1	·	·	1	·	·	·	1	·	·	·	·	·	1	·	·	3	5	8	8	3	4	7	4	3	7	9	2	5	3	1	6	5
3	·	·	·	1	1	·	·	·	·	·	·	·	·	·	1	·	1	·	·	·	·	·	·	·	·	2	1	·	1	·	1	·	·	1	1	·	1	1	·	1

Рис. Б.5. Картограмма распространенности цист ЗКН на поле площадью 28 га в 1997 г. и 2008 г.
В течение 10-ти лет картофеля на поле не выращивали

Приложение Б

Рис. Б.6. Картограмма распространенности цист ЗКН на посадках ясеня и березы

Приложение Б

Рис. Б.7. Картограмма распространности цист ЗКН в почве посадок липы, чубушника, ели, сирени

Приложение Б

№ участков

№	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
1	10	16	29	33	10	35	1	0,5	7	5	5	5	2	3	10	15	12	27	10	5	4	2	1	•	1	•	•
2	7	12	33	17	12	3	1,5	1	1	3	0,5	2	1,5	1,5	34	15	28	30	7	3	•	0,5	0,5	4	1	•	•
3	12	18	20	13	10	3	0,5	0,5	2	17	5	1	1,5	6	6	7	7	10	0,5	4	1,5	0,5	•	•	•	•	•

Примечание: размер участка 30 x 170 м, 0,5 га

Рис. Б.8. Картограмма распространенности цист ЗКН на участке поля, выделенного для выращивания картофеля колхозникам

Приложение Б

№ участков

№	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27
1	57	47	57	31	83	55	66	88	26	119	65	28	35	21	37	0.5	5	7	14	10	9	9	0.5	•	4	•	•
2	42	75	56	15	60	65	30	70	49	51	89	72	23	29	22	30	4	7	7	4	8	10	2	•	•	•	•
3	34	23	41	20	45	55	42	33	26	90	34	59	80	46	18	7	12	15	22	10	15	12	4	2	1.5	2	•

Примечание: размер участка 25 x 160 м; 57 – среднее число цист в 100 мл почвы (4 повторности); • – 0 цист ЗКН

Рис. Б.9. Картограмма распространности цист ЗКН на массиве приусадебных участков площадью 10,8 га

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННОЙ ЛИТЕРАТУРЫ

1. Андреева И.И., Родман Л.С. Ботаника. М.: КолосС, 2003. 488 с.
2. Бабич А.Г. и др. Мелойдогинозы и гетеродерозы сельскохозяйственных культур. Киев: КОМПРИНТ, 2019. 690 с.
3. Бейлин И.Г. Паразитизм и эпифитотиология (на примере паразитов из высших растений). М.: Наука, 1986. 352 с.
4. Беклемишев В.Н. Биоценотические основы сравнительной паразитологии. М.: Наука, 1970. 499 с.
5. Белдес С., Шестеперов А.А., Перес Х.А. Сравнение эффективности разных методов извлечения нематод из корней и прикорневой почвы бананов // Бюллетень Всесоюзного института гельминтологии. 1984. Вып. 36. С. 59–65.
6. Берриман А. Защита леса от насекомых-вредителей. М.: Агропромиздат, 1990. 288 с.
7. Бессонов А.С., Шестеперов А.А. Перспективы использования методов биотехнологии в нематологии // Тезисы докладов и сообщений X Всесоюзного совещания по нематодным болезням сельскохозяйственных культур. Воронеж, 1987. С. 15–20.
8. Бигон М., Харпер Дж., Таунсенд К. Экология. Особи, популяции и сообщества. М.: Мир, 1989. Т. 1, 2. 477 с., 667 с.
9. Биология лесных птиц и зверей / под общей ред. Г.А. Новикова. М.: Высшая школа, 1975. 384 с.
10. Большой энциклопедический словарь. Биология. М.: БРЭ, 1998. 864 с.
11. Ботаническая география с основами экологии растений / под общей редакцией Хржановского В.Г. и др. М.: Агропромиздат, 1986. 255 с.
12. Бузмаков В.В., Москаев Ш.А. Природопользование и сельскохозяйственная экология. М.: ООО «ТЕХНОГРУПП», 2005. 477 с.
13. Буриштейн Х.С. Навоз и картофельная нематода // Защита растений. 1975. № 9. С. 50–51.
14. Бутенко К.О., Шестеперов А.А. Особенности эпифитотического процесса при дитиленхозе картофеля, моркови и других растений // Труды Всероссийского института гельминтологии. 2005. Т. 41. С. 113–123.

15. Бутенко К.О., Шестеперов А.А. Адаптация нематод *Ditylenchus destructor* в биоценозах Смоленской области // В кн.: Нематоды естественных и трансформированных экосистем; ред. Нетко Е.Н. Петрозаводск: ПИН, 2007. С. 26–28..
16. Бутенко К.О., Камальдинов Д.М., Шестеперов А.А. Влияние грунтовых вод на пространственное распределение клубневой нематодой *Ditylenchus destructor* картофеля // В кн. Теория и практика борьбы с паразитарными болезнями. 2016. Вып. 17. С. 92–96.
17. Вайшер Б., Браун Д.Дж.Ф. Знакомство с нематодами: Общая нематология. София-Москва: Пенсофт, 2001. 206 с.
18. Вавилов Н.И. Иммуитет растений к инфекционным заболеваниям. М.: Наука, 1986. 520 с.
19. Ван дер Планк Я.Е. Болезни растений (эпифитотии и борьба с ними). М.: Колос, 1966. 359 с.
20. Ван дер Планк Я.Е. Генетические и молекулярные основы патогенеза у растений. М.: Мир, 1981. 236 с.
21. Вольвач В.В., Скорик В.П., Шестеперов А.А. Дистанционный метод диагностики глободероза картофеля // Вестник сельскохозяйственных наук. 1988. № 10. С. 103–106.
22. Вредные организмы, имеющие карантинное значение для Европы: пер. с англ. М.: Колос, 1996. 912 с.
23. Гагарин В.Г. Изменчивость степени гостальной специфичности в результате полиморфности видов паразитов и их хозяев // В кн.: Проблемы обшей и прикладной гельминтологии. М.: Наука, 1973. С. 35–41.
24. Горленко М.В. Миграция фитопатогенных микроорганизмов. М.: Изд-во МГУ, 1975. 108 с.
25. Громашевский Л.В. Общая эпидемиология. М.: Медицина, 1965. 290 с.
26. Горохов В.В. Эпизоотический процесс при фасциолезе и биологические основы регуляции численности моллюсков: автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М.: ВИГИС, 1986. 46 с.
27. Губина В.Г. Нематоды хвойных пород. М.: Наука, 1980. 191 с.
28. Даддингтон К. Эволюционная ботаника. М.: Мир, 1972. 307 с.
29. Дажо Р. Основы экологии. М.: Прогресс, 1975. 415 с.
30. Деккер Х. Нематоды растений и борьба с ними: пер. с нем. Л.А. Гуськовой, под ред. Н.М. Свешиниковой. М.: Колос, 1972. 444 с.

31. Догель В.А. Общая паразитология. Изд-во ЛГУ, 1962. 464 с.
32. Дроздовский Э.М. Листовые и почковые нематоды (морфология, экология, таксономия): дис. ... д-ра биол. наук. М.: ВИГИС, 1975. 352 с.
33. Захаренко В.А. Рекомендации по предотвращению рисков чрезвычайных ситуаций биогенного характера, вызываемых вредными организмами / РАСХН. М., 2006. 111 с.
34. Еськов Е.К. Эволюционная экология. М.: ПЭР СЭ, 2009. 672 с.
35. Защита растений в устойчивых системах земледелия (в 4-х книгах) / под общей редакцией доктора с.-х. наук, профессора, иностранного члена РАСХН Д. Шпаара. Торжок: ООО «Вариант», 2003. Книга 1. 392 с.
36. Защита растений в устойчивых системах земледелия (в 4-х книгах) / под общей редакцией доктора с.-х. наук, профессора, иностранного члена РАСХН Д. Шпаара. Торжок: ООО «Вариант», 2003. Книга 2. 374 с.
37. Защита растений в устойчивых системах земледелия (в 4-х книгах) / под общей редакцией доктора с.-х. наук, профессора, иностранного члена РАСХН Д. Шпаара. Берлин, 2004. Книга 3. 337 с.
38. Защита растений в устойчивых системах земледелия (в 4-х книгах) / под общей редакцией доктора с.-х. наук, профессора, иностранного члена РАСХН Д. Шпаара. Минск, 2004. Книга 4. 345 с.
39. Зейналов А.С. Паразитизм и хищничество представителей типа Arthropoda в агроценозах ягодных культур: дис. ... д-ра биол. наук. М.: ВИГИС, 2008. 385 с.
40. Зейналов А.С. Экологическая безопасная защита основных ягодных культур от членистоногих фитофагов. М.: ООО «Копи-Принт», 2012. 332 с.
41. Зиновьев В.Г., Устинов А.А. Источники заражения растений нематодами // Защита растений. 1967. № 1. С. 27–28.
42. Иванова Т.С. Паразитические нематоды культурных и диких растений Таджикистана и сопредельных территорий: дис. ... д-ра биол. наук. М.: ВИГИС, 1987. 351 с.
43. Иванюк В.Г., Банадысов С.А., Журомский Г.К. Защита картофеля от болезней, вредителей и сорняков. Мн.: Белпринт, 2005. 696 с.
44. Карантин растений в РФ / под ред. Васютина А.С., Сметника А.И. М.: Колос, 2001. 376 с.

45. *Кирьянова Е.С.* Нематоды западной полосы СССР // Бюллетень VII Всесоюзного съезда по защите растений. 1932. № 10. С. 7–8.
46. *Кирьянова Е.С.* Некоторые итоги и перспективы исследований по почвенным и фитонематодам в СССР // В кн.: Свободноживущие, почвенные, энтомопатогенные и фитонематоды. Л., 1977. С. 7–11.
47. *Кирьянова Е.С., Краль Э.Л.* Паразитические нематоды растений и меры борьбы с ними. Л.: Наука, 1969. Т. 1. 447 с.
48. *Кирьянова Е.С. Краль Э.Л.* Паразитические нематоды растений и меры борьбы с ними. Л.: Наука, 1971. Т. 2. 522 с.
49. *Кирьянова Е.С., Шаталина И.М.* О природной очаговости фитонематод // Известия АН Туркм. ССР. Сер. Биологические науки. 1970. № 5. С. 69–72.
50. *Колесова Е.А.* и др. Результаты оценки фитосанитарного состояния деревьев, кустарников и многолетних трав на урбанизированной территории // Вестник РГАЗУ. 2008. № 5(10). С. 63–67.
51. *Корниенко Л.В.* и др. Концепция селекции растений на устойчивость к био- и абиотическим факторам. Воронеж: РЭА Минэнерго, 2012. 221 с.
52. *Котова В.В.* и др. Нематитцидные свойства растений // Защита растений. 1994. № 9. С. 25.
53. *Котова В.В., Помазков Ю.И.* Нематодные болезни растений и насекомых. М.: Изд. РУДН. 2007. 185 с.
54. *Краль Э.Л.* Паразитические корневые нематоды. Семейство Noplolaimidae. Л.: Наука, 1978. 419 с.
55. *Краль Э.Л.* О систематике и сопряженной эволюции нематод семейства Heteroderidae с растениями-хозяевами / В кн.: Тиленхиды и рабдитиды растений и насекомых // Труды Зоол. ин-та АН СССР. 1989. Т. 194. С. 6–29.
56. *Краль Э.Л., Краль Х.А.* О приспособлении жизненных циклов фитонематод к агроэкосистемам // В кн.: Паразитологические исследования в Прибалтике. Рига, 1976. С. 175–177.
57. *Кулинич О.А.* Паразитические нематоды хвойных пород на территории России: дис. ... д-ра биол. наук. М., ВИГИС, 2005. 260 с
58. *Курт Л.А., Шестеперов А.А.* Нематоды люцерны и клевера: видовой состав, вредоносность и основные меры борьбы // Сельское хозяйство за рубежом. 1981. № 5. С. 24–29.

59. Курт Л.А., Шестеперов А.А., Кирюхина Р.И. Комплексное поражение сельскохозяйственных растений нематодами и грибами, меры борьбы. М.: ВНИИТЭИСХ, 1986. 49 с.
60. Линней К. Философия ботаники. М.: Наука, 1989. 496 с.
61. Мавлянов О. Галловые нематоды – опасные паразиты растений. Ташкент: Мехнат, 1987. 96 с.
62. Маджидов А.Р. Цистообразующие нематоды семейства Heteroderidae и их значение для зерновых культур Таджикистана: дис. ... канд. биол. наук. М.: ВИГИС, 1991. 155 с.
63. Майнхард Т.Х. Моя жизнь среди кабанов. М.: Лесная промышленность, 1983. 128 с.
64. Макаров В.В. Избранные вопросы общей эпизоотологии. М., 1999. 194 с.
65. Макаров В.В. Эпизоотологический лексикон. М.: КолосС, 2001. 176 с.
66. Мак-Миллан Броуз Ф. Размножение растений. М.: Мир, 1992. 192 с.
67. Матвеева М.А. Защита растений от нематод. М.: Наука, 1989. 140 с.
68. Метлицкий О.З. Паразитические нематоды и основы борьбы с ними в ягодоводстве СССР: автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. Л.: ВИЗР, 1979. 36 с.
69. Метлицкий О.З. Основы водного термического обеззараживания растений. М.: ВСТИСП, 2002. 90 с.
70. МСФМ 27. Приложение 8. Международные стандарты по фито-санитарным мерам. МСФМ 27 диагностические протоколы. ДП 8: *Ditylenchus dipsaci* и *Ditylenchus destructor*. (2015). Рим, МККЗР, ФАО. 2015. 34 с.
71. Мелюшина Е.В., Колесова Е.А., Шестеперов А.А. Картирование полей, зараженных ЗКН, с целью установления пространственной распространённости цист в почве в условиях ОАО АПФ «Россия» Гусь-Хрустального района Владимирской области // Вестник РГАЗУ. 2011. С. 119–125.
72. Мигунова В.Д., Шестеперов А.А. Природные враги фитогельминтов и основы разработки биологических средств защиты растений от фитогельминтов // Российский паразитологический журнал. 2007. № 1. С. 78–87.

73. Методическое пособие. Выявление и учет фитогельминтозов / А.А. Шестеперов, Г.Н. Шавров, И.В. Гайворонская и др. Воронеж, 1984. 88 с.
74. Методические рекомендации: афеленхоидоз риса и эпифитотийно-логические основы борьбы с ним / Составители Шестеперов А.А., Попова М.С. и др. // Труды Всероссийского института гельминтологии. 2004. Т. 40. С. 461–497.
75. Нарбаев З. Фитонематоды семейства Heteroderidae Средней Азии и центры их происхождения (систематика, биология, экология, меры борьбы): дис. ... д-ра биол. наук. М.: ВИГИС, 1989. 370 с.
76. Новожилов К.В., Захаренко В.А. Принципы, критерии и технологии стабилизации фитосанитарного состояния агроэкосистем. С.-П.: ВИЗР, 2000. 100 с.
77. Нематоды растений и почвы. Род Дитиленхус. М.: Наука, 1982. 248 с.
78. Нестеров П.И. Класс круглых червей Nematoda. Кишинев: Штиныца, 1988. 278 с.
79. Одум Ю. Экология: пер. с англ. Б.Я. Виленкина; под ред. В.Е. Соколова. М.: Мир, 1986. Т. 1, 2. 328 с., 376 с.
80. Окопный Н.С. Функциональная адаптация фитогельминтов к паразитизму на растениях: дис. ... д-ра биол. наук. М.: ВИГИС, 1990. 386 с.
81. Орлинский А.Д. Количественная оценка фитосанитарного риска с использованием программы CAPRA // Защита и карантин растений. 2019. № 2. С. 30–33.
82. Павловский Е.Н. Природная очаговость трансмиссивных болезней. М.: Наука, 1964. 207 с.
83. Парамонов А.А. Основы фитогельминтологии. М.: Наука, 1962. Т. 1. 480 с.
84. Парамонов А.А. Основы фитогельминтологии. М.: Наука, 1970. Т. 3. 255 с.
85. Перевертин К.А., Шестеперов А.А. Моделирование эпифитотического процесса при глободерозе картофеля в монокультуре // Труды Всероссийского института гельминтологии. 1996. Т. 32. С. 128–137.
86. Перез И.А., Ернандес Х., Шестеперов А.А. Сезонные флуктуации популяций нематод банана в провинции Гавана // Научно-техниче-

- ский агрономический журнал Кубинского института защиты растений. 1983. Т. 6. № 4. С. 99–112 (на испанском языке).
87. Петленко В.П., Струков А.И., Хмельницкий О.К. Детерминизм и теория причинности в патологии. М.: Медицина, 1978. 260 с.
88. Покровская Т.В. Мелойдогиноз и борьба с галловыми нематодами. М.: Наука, 1988. 111 с.
89. Полуэктов Р.А. и др. Динамические модели экосистем. Л.: Гидрометеиздат, 1980. 288 с.
90. Попкова К.В. Общая фитопатология. М.: Агропромиздат, 1989. 399 с.
91. Прикладная нематология / Буторина Н.И. и др. М.: Наука, 2006. 350 с.
92. Проблемы агробиотехнологии /под ред. Харченко П.Н. М., 2012. 260 с.
93. Пуца Н.М. и др. Паразиты кормовых трав // Защита растений. 1984. № 9. С. 18–19.
94. Рассел Г.Э. Селекция растений на устойчивость к вредителям и болезням. М.: Колос, 1982. 421 с.
95. Реймерс Н.Ф. Основные биологические понятия и термины. М.: Просвещение, 1988. 319 с.
96. Романенко Н.Д. Фитогельминты-вирусоносители семейства Longidoridae. М.: Наука, 1993. 284 с.
97. Родригес Х.К., Шестеперов А.А. Южная галловая нематода на картофеле в Республике Куба и меры борьбы с ней // Тезисы докладов I конференции по нематодам растений, почвы и воды. Ташкент, 1981. С. 248–249.
98. Родригес Х.К., Фернандес Е., Шестеперов А.А. Вредоносность мелойдогиноза гуаявы (*Psidium guajava* L.) и факторы, влияющие на ее проявление // Бюллетень Всесоюзного института гельминтологии. 1985. Вып. 41. С. 48–56.
99. Рысс А.Ю. Корневые паразитические нематоды семейства Pratylenhidae (Tylenchida) мировой фауны. Л.: Наука, 1988. 368 с.
100. Рысс А.Ю. Классификация, морфология и эволюция фитонематод семейств Pratylenchidae (отряд Tylenchida), Aphelenchoididae и Parasitaphelenchidae (отряд Aphelenchida): автореф. дис. ... д-ра биол. наук. ЗИН РАН, 2008. 50 с.

101. Савотиков Ю.Ф., Шестеперов А.А., Тихонова Л.В. Рекомендации по выявлению и мерам борьбы с очагами глободероза картофеля. М.: Госагропром РСФСР, 1986. 126 с.
102. Сагитов А.О., Изатуллаева Р.И., Шестеперов А.А. Борьба с галловыми нематодами овощных культур открытого и закрытого грунта // Аналитический обзор. Алма-Ата: КазНИИНТИ, 1986. 43 с.
103. Сагитов А.О., Шестеперов А.А., Педрос С., Фернандес Е., Гарсия О. Фитогельминты кенафа в республике Куба // Сельское хозяйство за рубежом. 1984. № 9. С. 32–35.
104. Сагитов А.О., Перевертин К.А. Фитонематология – сельскохозяйственному производству. Алма-Ата: Кайнар, 1987. 182 с.
105. Сельскохозяйственная экология / под ред. Уразаева Н.А. и др. М.: Колос. 304 с.
106. Сельскохозяйственный энциклопедический словарь. М.: Советская энциклопедия, 1989. 656 с.
107. Сельскохозяйственные экосистемы / Р. Вудмэнси, М.Н. Дайер, В. Джексон и др. М.: Агропромиздат, 1987. 224 с.
108. Семянникова Н.Л., Шестеперов А.А. Дитиленхозы сорных и культурных растений // Картофель и овощи. 1991. № 5. С. 29–30.
109. Семянникова Н. Л., Шестеперов А. А. Эпифитотиология дитиленхоза лука и чеснока // Защита растений. 1997. № 5. С. 33–34.
110. Скарбилович Т.С. Свекловичная нематода и меры борьбы с ней // Труды ВИГИС. 1960. Т. 8. 214 с.
111. Слепян Э.И. Патологические новообразования и их возбудители у растений. Л.: Наука, 1973. 512 с.
112. Соколов М.С., Марченко А.И. Экологическая оценка трансгенных растений. М., 2011. 129 с.
113. Соловьева Г.И. Паразитические нематоды древесных и травянистых растений. Обзор рода *Paratylenchus* (Nematoda: (Criconematidae)). Л.: Наука, 1972. 103 с.
114. Соловьева Г.И. Экология почвенных нематод. Л.: Наука, 1986. 247 с.
115. Соловьева Г.И., Краль Э.Л. Осоковая ангвина. Л.: Наука, 1983. 73 с.
116. Соловьева Г.И., Потаевич Е.В., Богданова А.П. Физиология глободерорезистентности картофеля. Л.: Наука, 1989. 134 с.
117. Строительство гельминтологической науки и практики в СССР / К.И. Скрябин, А.А. Парамонов, Н.П. Шихобалова и др. М.: Наука, 1967. 304 с.

118. Субботин С.А. Гистологические и цитологические изменения в корнях растений при поражении седентарными нематодами: дис. ... канд. биол. наук. М.: ВИГИС, 1987. 147 с.
119. Суменкова Н.И. Нематоды растений и почвы Neotylenchoidea. М.: Наука, 1975. 197 с.
120. Сухорева Р.Д., Бабич А.Г., Бабич О.А. Глободероз картофеля. Киев: ЦП «Компринт», 2015. 526 с.
121. Таболин С.Б. и др. Агронематология. М.: МСХА, 2017. 200 с.
122. Тарр С. Основы патологии растений. М.: Мир, 1975. 588 с.
123. Тайчинов У.Г., Дурдусов С.Д. Эпизоотический процесс при крипто-споридозе. Элиста, 1996. 68 с.
124. Тишлер В. Сельскохозяйственная экология. М.: Колос, 1971. 455 с.
125. Уатт К. Экология и управление природными ресурсами. М.: Мир, 1971. 463 с.
126. Федотова Е.Л., Радун Ф.А., Шестеперов А.А. Влияние многоукладности сельского хозяйства на фитосанитарную обстановку на посадках картофеля в России // В кн. Научные труды РГАЗУ (агрономия). М., 2002. С. 29–30.
127. Фернандес Е., Шестеперов А.А. Вертикальное и горизонтальное распределение личинок южной галловой нематоды в почве и корневой системе гуаявы // Бюллетень Всесоюзного института гельминтологии. 1985. Вып. 41. С. 71–75.
128. Филиппов В.В. Эпизоотология гельминтозов сельскохозяйственных животных. М.: Агропромиздат, 1988. 207 с.
129. Филиппов И.Н. Нематоды вредные и полезные в сельском хозяйстве. М., Л.: ОГИЗ–Сельхозгиз, 1934. 440 с.
130. Фитопаразитические нематоды России / под ред. Зиновьевой С.В., Чижова В.Н. М.: КМК 2012. 386 с.
131. Хуррамов А.Ш., Жумаева С.Б. Обнаружение и распространение *Anguina tritici* на пшенице в Узбекистане // Вестник Хорезмской академии Маъмуна. 2019. № 1. С. 23–26.
132. Хуррамов Ш.Х. Закономерности формирования сообществ нематод субтропических плодовых культур в Средней Азии и разработка интегрированной системы защиты этих растений от фитогельминтов: дис. ... д-ра биол. наук. М.: ВИГИС, 1990. 380 с.
133. Хуррамов Ш.Х. Нематоды субтропических плодовых культур Средней Азии и меры борьбы с ними. Ташкент: ФНН, 2003. 334 с.

134. *Церлинг В.В.* Диагностика питания сельскохозяйственных культур. Справочник. М.: Агропромиздат, 1990. 235 с.
135. *Чельцов-Бебутов А.М.* Экология птиц. М.: МГУ, 1982. 128 с.
136. *Черкасский Б.Л.* Системный подход в эпидемиологии. М.: Медицина, 1988. 288 с.
137. *Черкасский Б.Л.* Инфекционные и паразитарные болезни человека. М.: Медицина, 1994. 617 с.
138. *Чулкина В.А.* Биологические основы эпифитотиологии. М.: Агропромиздат, 1991. 287 с.
139. *Чулкина В.А.* Экологические основы интегрированной защиты растений. М.: Колос, 2007. 568 с.
140. *Шаталина Л.М., Арутюнов А.В.* Природные очаги фитонематод и их роль в заболевании растений // В кн.: Свободноживущие, почвенные, энтомопатогенные и фитонематоды. Л.: ЗИН АН СССР, 1977. С. 28–31.
141. *Шестеперов А.А.* Паратилекоз красного клевера // Защита растений. 1976. № 9. С. 45–48.
142. *Шестеперов А.А.* Эпитотический процесс при глободерозе картофеля // Защита растений. 1989. № 4. С. 37–38.
143. *Шестеперов А.А., Савотиков Ю.Ф.* Карантинные фитогельминтозы. Кн.1. М.: Колос, 1995. 463 с.
144. *Шестеперов А.А., Морозов А.М.* Зараженность нематодами деревьев в очагах увядания и гибели сосен во Владимирской области // В кн. Взаимоотношения паразита и хозяина. Тезисы докладов Всероссийской научной конференции 8–10 декабря 1998 г. Москва, РАН. С. 76.
145. *Шестеперов А.А.* Фитогельминтологический мониторинг и тенденции развития фитогельминтозов в России // Научно-производственный бюллетень «Аграрная Россия». 1999. № 3. С. 50–55.
146. *Шестеперов А.А.* Управление эпифитотическим процессом при фитогельминтозах в агроэкосистемах // Защита и карантин растений. 1999. № 11. С. 13–14.
147. *Шестеперов А.А.* Эпифитотиологические основы защиты сельскохозяйственных культур от фитогельминтозов // Труды Всероссийского института гельминтологии. 2000 Т. 36. С. 200–218.

148. Шестеперов А.А. Роль семенного материала в распространении возбудителей фитогельминтозов // Агро XXI. 2000. № 9. С. 8–9.
149. Шестеперов А.А. Условия, необходимые для проведения противо-эпифитотических мероприятий по защите растений карантинных фитогельминтозов // В кн.: РГАЗУ агропромышленному комплексу. Сборник научных трудов в двух частях. Ч. 1. М., 2000. С. 41–43.
150. Шестеперов А.А. Эпифитотические очаги фитогельминтозов в биогеоценозах и агробиогеоценозах // Труды Всероссийского института гельминтологии. 2001. Т. 37. С. 198–218.
151. Шестеперов А.А. Картирование эпифитотических очагов глобдероза картофеля // Защита и карантин растений. 2002. № 7. С. 38–40.
152. Шестеперов А.А. Характеристика типов механизма сохранения и передачи возбудителей фитогельминтозов // Труды Всероссийского института гельминтологии. 2003. Т. 39. С. 293–305
153. Шестеперов А.А. Вторичные движущие силы эпифитотического процесса при фитогельминтозах // В кн.: Теория и практика борьбы с паразитарными болезнями. Выпуск 5. М., 2004. С. 431–434.
154. Шестеперов А.А. Пластичность эпифитотического процесса при фитогельминтозах и факторы, его обуславливающие // Труды Всероссийского института гельминтологии. 2005. Т. 41. С. 414–433.
155. Шестеперов А.А. Регуляторы современной эволюции эпифитотического процесса при фитогельминтозах // Защита и карантин растений. 2006. № 4. С. 30–33.
156. Шестеперов А.А. Экологические и социальные факторы, влияющие на развитие эпифитотий фитогельминтозов // Вестник защиты растений. 2006. № 1. С. 56–59.
157. Шестеперов А.А. Оценка фитосанитарного риска возможного проникновения и распространения возбудителей нематодных карантинных болезней в РФ // Российский паразитологический журнал. 2007. № 1. С. 46–53.
158. Шестеперов А.А. Дитиленхоз и лонгидороз сахарной свеклы // Защита и карантин растений. 2008. № 1. С. 48–50.
159. Шестеперов А.А. 100 вопросов и ответов о получении урожая картофеля в очагах золотистой картофельной нематоды и других почвообитающих вредных организмов. М.: РАСХН, 2009. 121 с.

160. Шестеперов А.А. Критерии оценки фитопаразитов животного происхождения // Защита и карантин растений. 2010. № 8. С. 17–20.
161. Шестеперов А.А. и др. Взаимоотношения трех видов паразитических нематод (*Ditylenchus dipsaci*, *Aphelenchoides fragariae*, *Aphelenchoides ritzemabosi*) и их патогенное влияние на растения сенполии фиалкоцветной *Saintpaulia ionantha* // Российский паразитологический журнал. 2011. № 3. С. 116–121.
162. Шестеперов А.А. Предмет, задачи и объекты фитопаразитологии // Защита и карантин растений. 2011. № 9. С. 18–19.
163. Шестеперов А.А., Федорова О.А. Причины возникновения очагов ЗКН в пониженных местах полей // В кн.: Теория и практика борьбы с паразитарными болезнями. Выпуск 15. М., 2014. С. 354–355.
164. Шестеперов А.А., Рахманова Ю.Е., Колесова Е.А. Фитонематоды и фитогельминтозы сенполии // В кн.: Актуальные вопросы агрономической науки в современных условиях. Вып. № 9. М., 2014. С. 70–74.
165. Шестеперов А.А., Лычагина С.В., Федорова О.А. Концепция агрофитоценотического метода борьбы с фитогельминтами // Защита и карантин растений. 2016. № 4. С. 38–43.
166. Шестеперов А.А. Вредоносность галловых нематод на Кубе // В кн.: Галловые нематоды сельскохозяйственных культур и меры борьбы с ними. Душанбе, 1979. С. 65–67.
167. Шестеперов А.А., Бутенко К.О., Колесова Е.А. Дитиленхозы сельскохозяйственных и декоративных растений и меры борьбы с ними: учебное пособие. М.: Изд. ФГБОУ ВПО РГАЗУ, 2014. 178 с.
168. Шестеперов А.А., Лычагина С.В., Колесова Е.А., Конрад А.Н. Мелойдогиноз овощных культур защищенного грунта и меры борьбы с ним: учебное пособие. М.: Изд. ФГБОУ ВПО РГАЗУ, 2015. 192 с.
169. Шестеперов А.А., Федетова Е.А., Закабунина Е.Н., Колесова Е.А. Создание нематодоустойчивых сортов и гибридов сельскохозяйственных культур: учебное пособие. М.: РГАЗУ, 2004. 90 с.
170. Шестеперов А.А. Колесова Е.А., Лукьянова Е.А. Математическое и компьютерное моделирование эпифитотического процесса при глободерозе картофеля: учебное пособие. LAP LAMBERT Academic Publishing, 2017, 246 с.
171. Эпифитотиологии / Торопова Е.Ю. и др. Новосибирск, 2011. 711 с.

172. Эпизоотологический словарь-справочник / сост. Козлова Д.И. М.: Колос, 1986. 189 с.
173. Юбилейный сборник трудов ВНИИФ «50 лет на страже продовольственной безопасности страны» / под ред. Санина С.С., Макарова А.А. Б. Вяземы, 2008. 665 с.
174. Яковлева Н.П. Фитопатология. Программированное обучение. М.: Колос, 1983. 271 с.
175. Дарвин Ч. Происхождение видов путем естественного отбора. Л.: Наука, 1991. 539 с.
176. Шмальгаузен И.И. Факторы эволюции. М.: Наука, 1968. 576 с.
177. Дорофеева Л.Б. Новые актиномицеты семейства Microbacteriaceae, ассоциированные с нематодами подсемейства Anguininae: дис. ... канд. биол. наук. Пушино, Московская обл.: ИБФМ РАН, 2002. 116 с.
178. Субботин С.А. Молекулярная систематика и филогеография седентарных нематод отряда Tylenchida: дис. ... д-ра биол. наук. М.: ФГБУН ИПЭЭ РАН, 2021. 271 с.
179. Тимирязев К.А. Жизнь растений. М.: Гос. изд-во с.-х. лит., 1949. 335 с. С. 10.
180. Шуковская А.Г. Микогельминты в защите озимой пшеницы от розовой снежной плесени: дис. ... канд. биол. наук. М.: ТСХА, 2016. 157 с.
181. Abad P, Gouzy J, Aury J.-M. et al. Genome sequence of the metazoan plant-parasitic nematode *Meloidogyne incognita* // *Nature Biotechnol.* 2008. № 26(8). P. 909–915. DOI: 10.1038/nbt.1482
182. Agrawa K., Singh D. Ear cockle disease (*Anguina tritici*) of wheat in India // *Seed Sci and Technol.* 1987. V. 15. № 3. P. 777–784.
183. Agrios G.N. *Plant pathology.* Inc., 1988. 803 p.
184. Baldwin J.G., Nadler S.A., Adams B.J. Evolution of plant parasitism among nematodes // *Annual Review of Phytopathology.* 2004. № 42(1). P. 83–105. DOI: 10.1146/annurev.phyto.42.012204.130804
185. Barrett J. Biochemistry of survival. In: Perry RN, Wharton DA (eds) *Molecular and physiological basis of nematode survival.* CABI Publishing, Wallingford, 2011. P. 256–282.
186. Bélair G. Les nématodes, ces anguillules qui font suer les plantes... par la racine // *Phytoprotection–Quebec.* 2005. № 86(1). P. 65–69. DOI: 10.7202/011717ar

187. Bernard G.C., Egnin M., Bons C. The impact of plant-parasitic nematodes on agriculture and methods of control. In book: Nematology – Concepts, Diagnosis and Control. New York, 2017. P. 124–151. DOI: 10.5772/intechopen.68958
188. Brodie B.B. Effects of Birds ingesting *Heterodera rostochiensis* cysts on viability of eggs and larvae // Journal of nematology. 1976. V. 8. № 4. P. 318–322.
189. Campbell C.L., Madden L.V. Introduction to plant disease epidemiology. New York, 1991. 532 p.
190. Cooke B.M., Jones D.G., Kaye B. The Epidemiology of Plant Diseases. Springer, 2006. 220 p. DOI: 10.1007/1-4020-4581-6
191. Coyne D.L., Nicol J.M., Claudius-Cole B. Les nématodes des plantes: Un guide pratique des techniques de terrain et de laboratoire. Secrétariat SP-IPM, Institut International d'Agriculture Tropicale (IITA), Cotonou, Benin, 2010. 84 p.
192. Cyst nematodes. BOOK REVIEW. ROLAND N. PERRY, MAURICE MOENS & JOHN T. JONES (Eds). Wallingford, UK, CAB International, 2018, 464 pp. / P. Castillo // Nematology. 2018. V. 20. № 7. DOI: 10.1163/15685411-00003200
193. Davis E.L., Hussey R.S., Baum T.J., Bakker J., Schots A. et al. Nematode parasitism genes // Annual Review of Phytopathology. 2000. № 38. P. 365–396. DOI: 10.1146/annurev.phyto.38.1.365
194. Decker H., Dowe A. Wiss Beitr. Martin-Luther-Univ. Halle-Wittenberg. 1978. № 14. P. 431–439.
195. Fatem F., Evans K. Growth, water uptake and calcium content of potatocultivars in relation to tolerance of cyst nematodes // Revue de Nematologie. 1986. V. 9. № 2. P. 171–184.
196. Fernandez E., Garcia O., Perez J., Vaquec R., Jimenez E., Rodriquez I., Molay G., Schesteperv A. Distribucion e incidencia de los nematodos parasitos asociados al cultivo de la guayaba // Ciencia y Tec. Agric. Seria Prot. PL. 1984. V. 7. № 3. P. 13–40.
197. Ferris H. Population assesment and management strategies for plant-parasitic nematodes // Agriculture, Ecosystems and Enviromment. 1985. V. 12, P. 285–299. DOI: 10.1016/0167-8809(85)90003-9
198. Eisenbank J.D., Triantaphyllou H.H. Root-Knot Nematodes: Meloidogyne Species and Races // In book: Manual of Agricultural Nematology. New York: Marcell Dekker, 1991. P. 191–274. DOI: 10.1201/9781003066576-6

199. Enfermedades causadas por nematodos fitoparásitos en España / Ed. M.F.A. Yeves, S.V. Lucas. SEF-Phytoma, 2011. 255 p.
200. Etience G.J. Parasitic nematodes the cause greatest agricultural damage // PLOS Genetics. 2017. № 13(6).
201. Gadoury D.M., Seem R.C., Moyer M.M., Fry W.E., eds. Proceedings of the 10th International Epidemiology Workshop. Geneva, NY: New York State Agricultural Experiment Station, 2009. 177 p.
202. Gaur H.S., Beane J., Perry R.N. The influence of root diffusate, host age and water regimes on hatching of the root-knot nematode, *Meloidogyne tritricoryzae* // Nematology. 2000. № 2. P. 191–199.
203. Guzmán Ó.A.P., Zapata J.C., Estrad E.V. Principales nematodos fitoparásitos y síntomas ocasionados en cultivos de importancia económica // Agronomía. 2012. № 20(1). P. 38–50.
204. Jeger M.J. Theory and plant epidemiology // Plant Pathology. 2000. № 49. P. 651–658.
205. Kranz J. Comparative Epidemiology of Plant Diseases. Berlin: Springer-Verlag, 2003. 206 p.
206. Lee D.L. The Biology of Nematodes. New York: Taylor & Francis, 2002. 635 p.
207. Manzanilla-López R. Speciation within *Nacobbus*: consilience or controversy? // Nematology. 2010. № 12(3). P. 321–334.
208. Marks R. Nematodes. Hardcover, 2008. 352 p.
209. Mitiku M. Plant-Parasitic Nematodes and Their Management: A Review // Journal of Biology, Agriculture and Healthcare. 2018. Vol. 8. № 1. P. 34–42.
210. Moens M., Perry R.N. Migratory plant endoparasitic nematodes: a group rich in contrasts and diversity // Annual Review of Phytopathology. 2009. № 47(1). P. 313–332. DOI: 10.1146/annurev-phyto-080508-081846
211. Moens M., Perry R. Plant Nematology. CAB International, Wallingford, 2006. - 447 p.
212. Molecular and Physiological Basis of Nematode Survival / Perry R.N., Wharton D.A., eds. Wallingford, Oxfordshire: CAB International, 2011. 27 p.
213. Mota M., Vieira P.R. (eds). Pine wilt disease: a worldwide threat to forest ecosystems. Springer, 2008. 423 p.
214. Muller J. Untersuchungen zur Verschleppung von Riibennematoden (*Heterodera schachtii*) mit Zuckerrübensaatgut Na-chrichtendl. Disch. Pflanzenschutzdienst (BRD). 1987. V. 39. № 8. P. 119–122.

215. Nematology from molecule to ecosystem. Ed. Gommers F.J. et al. The Netherlands, 1992. 306 p.
216. Nickle W.R. Plant and Insect Nematodes. New York and Basel, 1984. 925 p.
217. Norton D.C. Ecology of plant-parasitic nematodes. New York; Toronto, 1978. 268 p.
218. Oostenbrink M. Evaluation and integration of nematode control methods. Economic nematology. New York, 1972. P. 497–514.
219. Palomares-Rins J.E. et al. Anatomical Alterations in Plant Tissues Induced by Plant-Parasitic Nematodes // *Frontiers in Plant Science*. 2017. № 8. P. 1–16. DOI: 10.3389/fpls.2017.01987
220. Perez J.A., Hernandez H., Schesteperv A. Fluctuaciones estacionales de las poblaciones de nematodos asociados al platano en Madruga, la Habana // *Cienc. Tec. Agric. Proteccion de plantas*. 1983. V. 6. № 4. P. 99–112.
221. Perry R.N. Desiccation survival of parasitic nematodes // *Parasitology*. 1999. № 119(S1). P.S19–S30 (published Jan, 2001). DOI: <https://doi.org/10.1017/S0031182000084626>
222. Perry R.N. An evaluation of types of attractants enabling plant-parasitic nematodes to locate plant roots // *Russ J Nematol*. 2005. № 13(2). P. 83–88.
223. Perry R.N., Wesemael W.M.L. Host plant effects on hatching of root-knot nematodes // *Russ J Nematol*. 2008. № 16(1). P. 1–5.
224. Plant disease epidemiology: genetics, resistance and management (vol. 2 only) / Leonard K.J., Fry W.E. (eds.). Verlag: McGraw-Hill, 1989.
225. Plant Nematode Interactions: A view on compatible Advances in Botanical Research (V. 73) / Ed. Escolar C., Fenoll C. Academic Press, 2015. 440 p.
226. Plant Parasitic Nematodes in Subtropical and Tropical Agriculture / by editor R. Sikora, D.L. Coyne, J. Hallmann, P. Timper. CABI, 2018. 888 p.
227. Palmisano A.M., Tacconi R., Trotti G.C. Sopravvivenza di *Ditylenchus dipsaci* (Kühn) Filipjev Nematoda: tylenchidae) al processo digestive nei suini, equini e bovini // *Redia*. 1971. № 52. P. 725–737.
228. Poinar G.O. The evolutionary history of nematodes. In: Hunt D.J., Perry R.N. (eds). *Nematology Monographs and Perspectives*, vol. 9. Brill, Leiden, 2011. 429 p.

229. Preston C.M., Bird A.F. Physiological and morphological changes associated with recovery from anabiosis in the dauer larva of the nematode *Anguina agrostis* // *Parasitology*. 1987. № 95. P. 125–133.
230. *Potato Cyst Nematodes: Biology, Distribution and Control* / By editor R. Marks, B. Brodie. CABI, 1998. 424 p.
231. Roman J. *Fitonematologia tropical*. Puerto Rico, 1978. 224 p.
232. Savary S., Cooke B.M., eds. *Plant disease epidemiology: Facing challenges of the 21st century*. Dordrecht, The Netherlands: Springer, 2006. 138 p.
233. Scherm H., Ngugi H.K., Ojiambo P., Savary S. Trends in theoretical plant epidemiology // *European Journal of Plant Pathology*. 1970. № 115(1). P. 61–73. DOI: 10.1007/1-4020-5020-8_5
234. Siddiqi M.R. Evolution of plant parasitism in nematodes. In: Stone A.R., Platt H.M., Khalil L.F. (eds). *Concepts in nematode systematic*. Academic Press, London, 1983.
235. Southey J.F. (ed.). *Laboratory methods for work with plant and soil nematodes*. London, 1986. 202 p.
236. Stirling G.R., Stirling G.R. Biological control of plant parasitic nematodes: progress, problems and prospects. C.A.B. International, Wallington, 2014. 496 p.
237. Subbotin S.A., Mundo-Ocampo M., Baldwin J.G. Systematics of cyst nematodes // *Nematology Monographs & Perspectives*, Vol. 8A. Koninklijke Brill NV, Leiden, 2010. 512 p.
238. Subbotin S.A., Chitambar J.J. *Plant Parasitic Nematodes in Sustainable Agriculture of North America*, V. 1. USA, Springer, 2018. 380 p.
239. Subbotin S.A., Krall E.L., Riley I., Chizhov V.N., Staelens A., De Loose M., Moens M. Evolution of the gall-forming plant parasitic nematodes (Tylenchida: Anguinidae) and their relationships with hosts as inferred from Internal Transcribed Spacer sequences of nuclear ribosomal DNA // *Molecular Phylogenetics and Evolution*. 2004. Vol. 30. P. 226–235.
240. *The Epidemiology of Plant Diseases* / Editors: Cooke B.M., Jones D.G., Kaye B. Springer, 2006. 584 p.
241. Thorne G. *Principles of nematology*. New York etc., 1961. 553 p.
242. Vovlas N., Troccoli A., Palomares-Rius J.E., De Luca F., Liébanas G., Landa B.B., Subbotin S.A., Castillo P. *Ditylenchus gigas* n.sp. parasitizing

- broad bean: A new stem nematode singled out from the *Ditylenchus dipsaci* species complex using a polyphasic approach with molecular phylogeny // *Plant Pathology*. 2011. № 60. P. 762–775.
243. Vanderplank J.E. *Host-Pathogen Interactions in Plant Diseases*. Gardners Books, 2012. 207 p.
244. *Vistas on nematology* / Ed. Veech J.A. et al. Society of Nematologists. Hyattsville, Maryland? 1987. 510 p.
245. Zadoks J.C. Plant disease epidemiology in the twentieth century: A picture by means of selected controversies // *Plant Disease*. 2001. № 85(8). P. 808–816. DOI: 10.1094/PDIS.2001.85.8.808
246. Zadoks J.C. *On the political economy of plant disease epidemics: capita selecta in historical epidemiology*. Wageningen: Wageningen Academic Publishers, 2008. 249 p. DOI: 10.3920/978-90-8686-653-3
247. Zuckerman B.M. *Plant parasitic nematodes*, v. 3. New York, London: Academic press, 2012. 528 p.

ОБ АВТОРЕ

Шестеперов Александр Александрович – доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник ВНИИП – филиал ФГБНУ ФНЦ ВИЭВ РАН (ранее – ВИГИС).

Профессор Шестеперов А.А. – известный ученый в области защиты растений, фитопаразитологии, фитогельминтологии и эпифитотиологии. Объектами его исследований являются фитогельминты – возбудители глободероза картофеля и томата; мелойдогиноза овощных культур открытого и защищенного грунта; дитиленхоза лука, чеснока, картофеля; афеленхоидоза риса; паратиленхоза клевера. Его научная деятельность направлена на изучение фауны, биологии, экологии, вредоносности паразитических нематод, разработку методов диагностики, учета фитогельминтозов и мер борьбы с ними, а также на решение теоретических вопросов фитогельминтологии, касающихся взаимоотношений популяций фитогельминтов и растений – хозяев. Им обоснован самостоятельный раздел паразитологии – фитопаразитология. В защите растений и эпидемиологии он выделил эпифитотиологию фитогельминтозов, рассмотрел ее теорию и методологию, учение об эпифитотическом процессе, его внутренние и внешние движущие силы, обуславливающие возникновение и протекание эпифитотий. С системно-экологических позиций доказал необходимость проведения эпифитотиологического мониторинга. На базе эпифитотиологической классификации и эпифитотиологии вредоносных фитогельминтозов разработаны интегрированные системы защиты отдельных сельскохозяйственных культур от фитогельминтозов. Разработанный им алгоритм компьютерного моделирования эпифитотического процесса при фитогельминтозах позволил создать 12 диалоговых прогностических компьютерных моделей с высоким уровнем надежности и удобства в использовании. Приоритет других

разработок подтвержден 12 авторскими свидетельствами на изобретения и патентами.

Шестеперов А.А. один из первых разработал и внедрил дистанционные методы диагностики фитогельминтозов сельскохозяйственных культур, с помощью которых впервые обнаружены новые очаги глободероза картофеля – карантинного заболевания в двух областях России.

Шестеперов А.А. является автором и соавтором 12 книг и более 30 методических рекомендаций, положений по выявлению, учету и мерам борьбы с наиболее вредоносными фитогельминтозами. Он опубликовал более 350 научных работ, в том числе крупные обобщающие теоретические и научно-практические статьи.

Шестеперовым А.А. создана научная школа по фитопаразитологии, под его руководством подготовлено 3 магистра, 10 кандидатов наук и один доктор.

Научное издание

А. А. Шестеперов

**ЭПИФИТОТИОЛОГИЯ
НЕМАТОДНЫХ БОЛЕЗНЕЙ РАСТЕНИЙ**

Монография

Под редакцией
М. В. Арисова, Е. Н. Индюховой

Художник В. А. Шестиперов

Корректор И. М. Гурова

Технический редактор А. А. Гусаренко

Подписано в печать 15.12.2021.

Формат бумаги 60х90 1/16.

Гарнитура «MinionPro, Myriad Pro»

Объем 25,575 усл. печ. л. Тираж 100 экз.

Издательский Дом «Наука»

109044 г. Москва, ул. Динамовская, дом 1а, офис 519

Тел.: +7(499)271-6724

E-mail: info@idnayka.ru

www.idnayka.ru

ISBN 978-5-6046256-6-8

Отпечатано в ООО «Паблит».
Москва, Полярная ул., 31В, стр. 1

Для заметок

ВНИИП – филиал ФГБНУ ФНЦ ВИЭВ РАН является правопреемником Всесоюзного (Всероссийского) института гельминтологии имени академика К.И. Скрябина (ВИГИС). Институт был основан 7 апреля 1932 года выдающимся ученым К.И. Скрябиным, который в своей книге «Моя жизнь в науке» писал: «Т.С. Скарбилович – хронологически первый фитогельминтолог ВИГИСа, которая начала свою работу по поднятию целины этой новой науки в 1933 году». Ее первая работа в институте была посвящена изучению фауны нематод растений каучуко-

носов (тау-сагыза, крым-сагыза и др.). Доктор биологических наук, профессор Татьяна Семеновна Скарбилович более 25 лет возглавляла лабораторию нематодов растений.

В связи с возросшим экономическим значением фитопаразитических нематод в сельском хозяйстве по инициативе К.И. Скрябина в 1966 году был открыт отдел фитогельминтологии ВИГИС, в который вошли 4 лаборатории по изучению фауны, диагностики, биологии, экологии, распространенности, вредоносности фитопаразитических нематод технических, зерновых, кормовых и овощных культур и разработке мер борьбы с фитогельминтами. В 2014 году в связи с реорганизацией института лаборатория фитогельминтологии была переименована в лабораторию фитопаразитологии. Сотрудниками лабораторий изучен видовой состав, ареалы и вредоносность наиболее патогенных фитопаразитических нематод и выявлены закономерности течения эпифитотий фитогельминтозов в различных зонах страны. Впервые на территории страны выявлено более 200 фитонематод, из них более 50 видов фитогельминтов, опасных для сельскохозяйственных, декоративных и лекарственных растений.

Приоритетные направления научных исследований лаборатории фитопаразитологии: изучение закономерностей формирования и функционирования эпифитотических и фитопаразитарных систем и отдельных их компонентов в условиях естественных и сельскохозяйственных биоценозов; разработка теоретических основ профилактики паразитарных болезней сельскохозяйственных растений, усовершенствование и внедрение интегрированных систем защиты растений от экономически значимых фитопаразитарных болезней путем создания новых методов ранней диагностики и профилактики на основе широкого использования биотехнологии, генетики, селекции, диалоговых прогностических компьютерных моделей; создание принципиально новых средств защиты растений от фитопаразитов, обеспечивающих высокий экономический эффект и экологически чистую продукцию.