

УДК 632.04.01/.08:633.11“321” (571.1)

Работа посвящена светлой памяти
основателя Сибирской научной школы
по защите растений профессора,
заслуженного деятеля науки РФ
Валентины Андреевны Чулкиной

ОСНОВНЫЕ И ДОПОЛНИТЕЛЬНЫЕ ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ НИШИ ПОЧВЕННЫХ ФИТОПАТОГЕНОВ НА СОРТАХ ЯРОВОЙ ПШЕНИЦЫ В ЗАПАДНОЙ СИБИРИ[§]

© 2024 г. Е. Ю. Торопова^{1,2,*}, Г. Я. Стецов³, И. Г. Воробьева^{2,4}, Р. И. Трунов¹

¹ Новосибирский государственный аграрный университет
630039 Новосибирск, ул. Добролюбова, 160, Россия

² Всероссийский научно-исследовательский институт фитопатологии
143050 Московская обл., Одинцовский р-н, р.п. Большие Вяземы,
ул. Институт, влад. 5, Россия

³ Федеральный Алтайский научный центр агробиотехнологий
656910 Барнаул, Алтайский край, Научный городок, 35, Россия

⁴ Новосибирский государственный педагогический университет
630126 Новосибирск, ул. Виллюйская, 28, Россия

*E-mail: 89139148962@yandex.ru

Выяснение гидротермических и временных параметров реализации основных и дополнительных экологических ниш совместно паразитирующих распространенных почвенных фитопатогенных микромицетов имеет теоретическое и прикладное значение. Цель исследования состояла в выявлении параметров реализации основных и дополнительных экологических ниш доминирующими на яровой пшенице видами почвенных микромицетов (*Bipolaris sorokiniana* Sacc. Shoem., *Fusarium poae* (Peck.) Wollenw., *F. oxysporum* Schltdl.) в системе подземных и генеративных органов сортов яровой пшеницы. Задачи исследования включали определение уровня реализации основных экологических ниш тремя доминирующими видами почвенных патогенных микромицетов в системе подземных органов сортов яровой пшеницы в разных фазах вегетации, а также выявление степени реализации микромицетами дополнительных экологических ниш в генеративных органах сортов яровой пшеницы, оценку силы влияния сортов и условий года на размеры экологических ниш в подземных и генеративных органах растений. Исследование провели на 20-ти сортах яровой пшеницы в 2020–2022 гг. в северной лесостепи Приобья по общепринятым и авторским методикам. Показано, что паразитирующие совместно на подземных и генеративных органах яровой пшеницы почвенные микромицеты *B. sorokiniana*, *Fusarium poae* и *F. oxysporum* имеют различные гидротермические и временные параметры реализации основных и дополнительных экологических ниш. *B. sorokiniana* является относительно теплолюбивым видом, его паразитическая активность наиболее успешна в подземных, особенно солоmistых органах, реализуется в условиях неустойчивого увлажнения, *F. poae* – влаголюбивый микромицет, предпочитающий подземные, особенно молодые органы растений яровой пшеницы, *F. oxysporum* – засухоустойчивый вид, тяготеющий к более зрелым органам растений. Что касается генеративных органов пшеницы, то *B. sorokiniana* колонизирует их воздушно-капельным путем во влажных условиях, сохраняя приуроченность к солоmistым тканям, коэффициент корреляции инфицирования *B. sorokiniana* стержней колосьев и ГТК августа был $r = 0.812 \pm 0.412$. *F. poae* мог достигать колосьев по сосудам, степень колонизации этим микромицетом была невелика и практически не зависела от погодных условий года и его представленности в подземных органах растений. *F. oxysporum* колонизировал колосья яровой пшеницы по сосудам, и степень его представленности в патоконкомпексах генеративных органов тесно коррелировала с его долей в патоконкомпексах первичных и вторичных корней $r = 0.923 \pm 0.146$.

Ключевые слова: яровая пшеница, экологическая ниша, сорт, корневая система, колос, зерновка, колонизация, *B. sorokiniana*, *Fusarium oxysporum*, *Fusarium poae*.

DOI: 10.31857/S0002188124020075

[§]Работа выполнена при финансовой поддержке РНФ в рамках научного проекта № 22-26-00066.

ВВЕДЕНИЕ

Сообщество вредных организмов в агроэкосистемах формируется вокруг растений-хозяев, которые выступают в качестве эдификаторов, определяющих их состав, взаимосвязи, динамику функционирования [1]. Например, сообщество вредных организмов яровой пшеницы в северной лесостепи Приобья Западной Сибири насчитывает более 40 распространенных и вредоносных видовых популяций [2, 3]. Вместе с энтомофагами, антагонистами, микроорганизмами ризосферы, эпифитами и другими видами они составляют своеобразную структуру — консорцию, присущую пшеничному полю [4, 5]. Перераспределение вещества и энергии организмов в сообществах позволяет им адаптироваться к новым условиям и поддерживать сообщество в состоянии подвижного равновесия, непрерывной смены связей. Вредные организмы, будучи тесно связанными с растениями-хозяевами, входят в состав относительно постоянного флористического и фаунистического комплексов, формирующихся вокруг растений-хозяев как эдификаторов. Тем самым зеленые растения в структуре экосистем обеспечивают существование множества экологических ниш: возбудителей болезней и их антагонистов, фитофагов и энтомофагов, нейтральных и полезных для растений видов: эпифитов, микоризообразователей, симбионтов и др. [1, 6, 7].

Возрастание суровости и изменчивости климата сопровождается уменьшением видового разнообразия, биомассы и упрощением строения сообществ. При этом относительная роль биотических факторов (враги, паразиты, конкуренты) уменьшается, и на первый план выступают абиотические условия, прямо или косвенно определяющие исход взаимоотношений в сообществах и реализацию экологических ниш консортов [8, 9].

Экологическая ниша для биологических видов не только “дом”, но и “профессия”, которая связана с функциональной активностью в сообществе агро- и естественных экосистем [1, 7]. Экологическая ниша обеспечивает реализацию тактик размножения (*P*), выживания (*B*) и трофических связей (*T*) вредных организмов в агро- и (или) естественных экосистемах [1]. Различают фундаментальные или потенциальные экологические ниши, реализованные в тех или иных условиях окружающей среды агро- и (или) естественных экосистем. Фундаментальные ниши всегда шире реализованных [7].

Сложные жизненные циклы вредных организмов позволяют им занимать более, чем одну экологическую нишу, что обусловлено у возбудителей болезней разными механизмами передачи возбудителей во времени и в пространстве. Основные экологические ниши обеспечивают размножение,

выживание и трофические связи видов в агро- и (или) естественных экосистемах, а дополнительные — реализуются ими только в определенных условиях окружающей среды.

Возбудители корневых или почвенных инфекций имеют в качестве основной экологической ниши подземные органы растений, а в качестве фактора передачи во времени — почву, где они могут в течение длительного времени выживать в форме покоящихся структур. Например, все грибы рода *Fusarium* Link. являются почвенными микромицетами и способны длительное время, до 15 лет сохраняться в почве в форме хламидоспор, склероциев и других покоящихся структур, формируя долговременные стационарные очаги [1, 10]. *Bipolaris sorokiniana* Sacc. Shoem. сохраняется в почве в форме конидий, хламидоспор и мицелия 5–7 лет [1, 11]. Однако, кроме передачи через почву, возбудители корневых инфекций могут передаваться из года в год дополнительно через семена и посадочный материал, а в течение вегетации — воздушными течениями и каплями дождя [1, 12, 13]. Дополнительным механизмам передачи возбудителей соответствуют другие экологические ниши — листья, стебли, генеративные органы, а также проводящая система. Например, экологические ниши фитопатогенных грибов *B. sorokiniana* и рода *Fusarium* включают не только подземные органы растений, но и генеративные органы, которые они заражают при благоприятных гидротермических условиях. Фитопатогены могут сохраняться в зерновках до 7-ми лет, что расширяет почвенные очаги и способствует формированию новых при высеве инфицированных семян [1, 2, 14]. Заражение колоса может происходить по сосудам или воздушно-капельным путем [1, 15]. Интенсивность заражения колоса фитопатогенными микромицетами определяется рядом абиотических и биотических факторов, среди которых существенную роль играют сортовые особенности культуры, фитосанитарное состояние почвы, конкуренция с другими фитопатогенами, погодные условия [15–18].

Поскольку экологические ниши видов характеризуются многомерностью, то важно и с теоретической, и с практической точек зрения выявлять параметры их расхождения, чтобы прогнозировать состав сообществ при изменении погодных условий и технологий возделывания культур. Некоторые зональные закономерности дивергенции экологических ниш по гидротермическим и другим параметрам были выявлены В.А. Чулкиной у возбудителей корневых гнилей зерновых культур в Сибири [19]. Было показано, что *B. sorokiniana* адаптирован к относительно теплой и сухой экологической нише, с повышенной солнечной радиацией и близкой к нейтральной реакцией среды, а грибы рода *Fusarium* (*F. avenaceum*, *F. oxysporum*, *F. gramineum*

и др.) — к прохладной и увлажненной экологической нише с пониженной радиацией, достаточно высокой концентрацией углекислоты и низкой — кислорода, кислой реакцией среды. Это обусловило разную степень реализации видами потенциальных экологических ниш и их относительное доминирование в эколого-географических зонах, в различных по увлажнению годах и органах растений [15, 19]. Выявленные закономерности были в дальнейшем подтверждены при поиске факторов доминирования грибов рода *Fusarium* в патоккомплексах корневых гнилей при переходе к энергосберегающим технологиям возделывания сельскохозяйственных культур [20]. Были определены доминирующие виды патогенных микромицетов в подземных органах сортов яровой пшеницы в северной лесостепи Приобья — *B. sorokiniana*, *F. poae* (Peck.) Wollenw. и комплекс видов *F. oxysporum* Schltdl. [21], имевшие значительные степени перекрытия реализованных экологических ниш [22].

Дифференциация экологических ниш патогенных микромицетов была выявлена и на генеративных органах зерновых культур в Западной Сибири [19]. Инфицирование колоса носило комплексный характер, было вызвано несколькими видами фитопатогенов, вступающих в сложные отношения, как с растением-хозяином, так и друг с другом [19, 23].

На семенах яровой пшеницы постоянно присутствовал *B. sorokiniana* и достаточно широкий набор видов рода *Fusarium*, среди которых с разной частотой встречались *F. sporotrichioides*, *F. poae*, *F. oxysporum*, *F. culmorum*, *F. solani*, *F. equiseti*, *F. avenaceum* и др. [24]. Распространению и развитию фитопатогенов на колосьях яровой пшеницы способствовали высокие температуры в последней декаде июля и в августе, превышающие средние многолетние данные на 3–5°C, а также обильные осадки в августе. Коэффициенты корреляции степени инфицирования зерновок пшеницы грибами рода *Fusarium* и суммы осадков за август составили: $r = 0.721-0.869$, тот же показатель для *B. sorokiniana*: $r = 0.732-0.916$ [23].

Подземные и генеративные органы сортов яровой пшеницы инфицируются комплексом фитопатогенов, однако параметры дивергенции экологических ниш отдельных, часто встречающихся совместно видов изучены недостаточно.

Цель работы — выявление параметров реализации основных и дополнительных экологических ниш доминирующими на яровой пшенице видами почвенных микромицетов (*B. sorokiniana*, *F. poae*, *F. oxysporum*) в системе подземных и генеративных органов сортов яровой пшеницы.

Задачи исследования: определение уровня реализации основных экологических ниш 3-я доминирующими видами почвенных патогенных

микромицетов в системе подземных органов сортов яровой пшеницы в фазах вегетации, выявление степени реализации микромицетами дополнительных экологических ниш в генеративных органах сортов яровой пшеницы, оценка силы влияния сортов и условий года на размеры экологических ниш в подземных и генеративных органах растений.

МЕТОДИКА ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследование проводили в 2020–2022 гг. в северной лесостепи Приобья. Были высеяны сорта из коллекции яровой пшеницы ФИЦ “Институт цитологии и генетики СО РАН” (лаборатория генофонда растений), изученные в рамках бюджетного проекта ИЦиГ СО РАН № 0259-2022-0018. Изучали сорта из различных регионов: Сибирская 17, Новосибирская 15, Обская 2 (Новосибирская обл.), ЛТ-3 (Ленинградская обл.), Воронежская 18 (Воронежская обл.), Тулайковская Надежда (Самарская обл.), Зауралочка (Курганская обл.), Jin Chun 2, Long Fu 13 (Китай), Степная 53 (Казахстан), К-65834 (Таджикистан), Remus (Германия), Mapu (Финляндия), Quagna (Швейцария), Тома (Белоруссия), Evros (Греция), Calingiri (Австралия), NIL Thatcher Lr35 (Канада), M83-1541 (США), Kagee (ЮАР). Площадь под каждым сортом — 2 м² в трехкратной повторности. Предшественник — пар. Почва — выщелоченный чернозем.

Гидротермические условия вегетации в годы исследования характеризовались неустойчивым увлажнением и влияли на развитие фузариозно-гельминтоспориозной инфекции яровой пшеницы как на подземных, так и на надземных органах. В 2020 г. особенно засушливым был июнь, в 2021 г. — май и июль, в 2022 г. — май и август. Влажные условия августа 2020 г. (ГТК = 1.44) и 2021 г. (ГТК = 1.20) способствовали воздушно-капельной передаче фитопатогенов на колосья [1]. Засушливые условия августа 2022 г. (ГТК = 0.45) ограничивали колонизацию микромицетами надземных органов яровой пшеницы воздушно-капельным путем.

Аналитические исследования проводили общепринятыми и авторскими методами, протоколы которых приведены в работе [25]. Для определения фитопатогенов использовали определители [26, 27].

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

В период исследования фитопатогенные почвенные микромицеты успешно реализовывали свои основные и дополнительные экологические ниши в системе органов сортов яровой пшеницы [21, 22]. Таксономический состав микромицетов на подземных генеративных органах сортов яровой

пшеницы был ежегодно представлен более 10-ю видами, среди которых доминировали *Bipolaris sorokiniana* Sacc. Shoem., *F. poae* (Peck.) Wollenw. и комплекс видов *F. oxysporum* Schltdl. [24]. Представленность и степень доминирования указанных микромицетов на подземных и надземных органах сортов существенно различались в фазах развития растений и по годам (табл. 1).

Показано, что *B. sorokiniana* стабильно присутствовал в патоккомплексах корневых гнилей подавляющего большинства сортов яровой пшеницы, однако его встречаемость в образцах подземных органов растений была более стабильной в засушливом 2022 г. (ГТК вегетации = 0.65). Это подтвердило ранее полученные данные об индукции гидротермическими стрессами восприимчивости яровой пшеницы к обыкновенной корневой гнили с одновременным увеличением агрессивности *B. sorokiniana* в условиях засухи [28]. Исследование позволило выявить сорта яровой пшеницы с дифференцированной восприимчивостью и устойчивостью к обсуждаемому микромицету. Например, с одной стороны, в течение 3-х лет на финском сорте Ману представленность *B. sorokiniana* в патоккомплексах всех подземных органов независимо от фазы вегетации составляла значительные величины, до 93.3, в среднем для всех образцов — 43.3%. С другой стороны, казахстанский сорт Степная 53 часто был инфицирован *B. sorokiniana* на уровне или меньше порога вредоносности, в среднем для всех образцов — на 12.3%.

Дисперсионный анализ показал, что сила влияния фактора “сорт” на представленность *B. sorokiniana* в патоккомплексах корневых гнилей составила 12.6, фактора “год” — 33.1%. При другой схеме

анализа сила влияния фактора “фаза вегетации” на долю *B. sorokiniana* в патоккомплексах составила 27.3, фактора “год” — 28.6%. Была выявлена умеренная отрицательная связь инфицированности подземных органов *B. sorokiniana* и ГТК соответствующего периода вегетации. Коэффициент корреляции составил $r = -0.627 \pm 0.352$ ($p > 1$). Можно заключить, что реализация основной экологической ниши возбудителем обыкновенной корневой гнили в подземных органах сортов яровой пшеницы достоверно зависела от восприимчивости сорта, фазы вегетации и условий года. Была подтверждена также относительная органотропная приуроченность *B. sorokiniana*, его распространенность на основаниях стеблей растений была у большинства сортов в 1.5–3.0 раза больше, чем на первичных и вторичных корнях [19]. Например, в конце вегетации 2022 г. доля *B. sorokiniana* в патогенных комплексах оснований стеблей растений достигала 93.3% (финский сорт Ману), а в среднем для сортов составила 76.9%, то есть вид показал абсолютное доминирование, вытеснив из оснований стеблей грибы рода *Fusarium*.

Колонизация *B. sorokiniana* генеративных органов растений яровой пшеницы и реализация дополнительной экологической ниши происходила преимущественно воздушно-капельным путем, хотя не был исключен и рост микромицета по сосудам и поверхности стеблей (табл. 2).

Данные свидетельствовали, что *B. sorokiniana* успешно колонизировал генеративные органы всех без исключения исследованных сортов в течение 3-х лет, о чем свидетельствовала его встречаемость в зерновках и стержнях колосьев. Во влажных условиях августа 2020 и 2021 гг. микромицет

Таблица 1. Доля *B. sorokiniana* в патогенных комплексах корневых гнилей 20-ти сортов яровой пшеницы в фазах развития и по годам, %

Фаза развития	Пределы изменений в зависимости от органов растений сортов	Среднее для сортов	Встречаемость
2020 г.			
Всходы	0–50.0	24.1	94.5
Цветение	0–52.0	21.7	96.7
Зрелость	0–55.0	26.5	96.7
2021 г.			
Всходы	6.9–50.0	26.2	92.5
Цветение	0–53.3	15.0	93.3
Зрелость	10.0–93.3	42.9	100
2022 г.			
Всходы	10–100	56.7	100
Цветение	9.5–50.0	25.3	100
Зрелость	10–93.3	44.9	100

Таблица 2. Доля *B. sorokiniana* в патогенных комплексах генеративных органов 20-ти сортов яровой пшеницы по годам, %

Орган	Пределы изменений в зависимости от органов растений сортов	Среднее для сортов	Встречаемость
2020 г.			
Зерновка	3.3–56.7	38.0	100
Стержень колоса	6.7–66.7	50.6	100
2021 г.			
Зерновка	10.0–83.3	25.8	100
Стержень колоса	36.7–72.6	59.3	100
2022 г.			
Зерновка	13.4–38.4	17.3	100
Стержень колоса	20.0–41.3	34.4	100

колонизировал генеративные органы даже более успешно, чем подземные, откуда он был частично вытеснен фитопатогами-конкурентами из рода *Fusarium*. Следует отметить явную приуроченность *B. sorokiniana* к стержням колосьев, они были инфицированы в среднем для сортов в 1.3–2.3 раза больше зерновок. Возможно, что инфицирование стержней колосьев может происходить и по сосудам растений, поскольку анализ показал, что *B. sorokiniana* присутствовал в стержнях зачатков колосьев сорта Зауралочка из Курганской обл. и канадского сорта Nill Thatcher Lr-35 до выхода колосьев из трубки (IV–VII этапы органогенеза). Это могло свидетельствовать о способности этого микромицета к росту по сосудам растений яровой пшеницы, чего ранее не отмечали в литературе.

Дисперсионный анализ колонизации колосьев *B. sorokiniana* показал, что сила влияния фактора “орган” составила 60.0, фактора “год” – 21.9%, что доказывало приуроченность *B. sorokiniana* к стержням колосьев и более успешную реализацию им дополнительной экологической ниши в увлажненных условиях в период созревания зерна [24].

Таким образом, исследования параметров реализации основной (корни) и дополнительной (колос) экологических ниш возбудителем обыкновенной корневой гнили *B. sorokiniana* на 20-ти сортах яровой пшеницы свидетельствовали, что микромицет более успешно реализовал основную экологическую нишу при наличии гидротермических стрессов у растений, а дополнительную – в условиях достаточного увлажнения. То есть проявилась некоторая разнонаправленность у микромицета в реализации основной и дополнительной экологических ниш в зависимости от условий увлажнения. Кроме того, была выявлена приуроченность *B. sorokiniana* к солоmistым органам яровой пшеницы как в основной (основание стебля), так

и в дополнительной (стержень колоса) экологической нише.

Данные по реализации основной и дополнительной экологических ниш фитопатогеном *F. roae* свидетельствовали о более успешной реализации основной экологической ниши микромицетом *F. roae* во влажные годы (2020 и 2021 г.) по сравнению с засушливым (2022 г.) (табл. 3).

Максимальная представленность *F. roae* в патогенных комплексах корневых гнилей была в самом влажном 2020 г. (ГТК = 1.06), фитопатоген доминировал в патогенных комплексах сортов в течение всей вегетации. В этих наиболее благоприятных для паразитической активности *F. roae* условиях был выявлен сорт, на подземных органах которого фитопатоген был представлен относительно слабо, а в ряде случаев отсутствовал – это местный сорт Сибирская 17. Напротив, на сорте ЛТ-3 из Ленинградской обл. и канадском сорте Nil Thatcher Lr35 *F. roae*, как правило, составлял более половины патогенных комплексов, достигая на Nil Thatcher Lr35 73.8, на ЛТ-3 – 95%. В 2021 г. к концу вегетации реализованная экологическая ниша *F. roae* в подземных органах сократилась в среднем для сортов более чем в 2 раза, он был вытеснен *B. sorokiniana*, агрессивность которого возросла после гидротермического стресса [28]. Засушливый 2022 г. (ГТК = 0.65) был наименее благоприятным для *F. roae*, его представленность в патогенных комплексах корневых гнилей сортов яровой пшеницы была небольшой и сокращалась в ходе вегетации, причем микромицет был вытеснен из подземных органов не только *B. sorokiniana*, но и *F. oxysporum*, как следует из представленных данных. Дисперсионный анализ показал, что сила влияния фактора “год” на размер реализованной экологической ниши в подземных органах *F. roae* составила 79.3% и была достоверна на 1%-ном уровне значимости.

Таблица 3. Доля *F. roae* в патогенных комплексах корневых гнилей 20-ти сортов яровой пшеницы в фазах развития и по годам, %

Фаза развития	Пределы изменений в зависимости от сорта	Среднее для сортов	Встречаемость
2020 г.			
Всходы	0–95.0	46.4	95.0
Цветение	0–66.6	32.6	96.7
Зрелость	10.0–83.0	34.5	100
2021 г.			
Всходы	6.2–81.2	42.3	100
Цветение	16.9–60.0	35.6	100
Зрелость	0–62.3	19.7	93.3
2022 г.			
Всходы	0–90	12.7	50.0
Цветение	0–18.4	2.1	21.7
Зрелость	0–9.6	1.4	23.3

Таблица 4. Доля *F. roae* в патогенных комплексах генеративных органов 20-ти сортов яровой пшеницы по годам, %

Орган	Пределы изменений в зависимости от сорта	Среднее для сортов	Встречаемость
2020 г.			
Зерновка	0–16.7	8.0	80.0
Стержень колоса	0–19.3	11.1	90.0
2021 г.			
Зерновка	0–30.0	5.5	80.0
Стержень колоса	0–23.3	14.0	80.0
2022 г.			
Зерновка	0–17.5	6.8	90.0
Стержень колоса	0–12.5	4.5	60.0

Данные по реализации *F. roae* дополнительной экологической ниши в генеративных органах сортов яровой пшеницы представлены в табл. 4.

Данные свидетельствовали, что *F. roae* даже в благоприятные для него годы был представлен в генеративных органах сортов яровой пшеницы в меньшей степени, чем *B. sorokiniana*. Не было отмечено также приуроченности обсуждаемого микромицета к отдельным органам колоса. Детальные исследования динамики и сроков колонизации колосьев показали, что уже на IV этапе органогенеза, в конце фазы кушения *F. roae* был выделен из стержней зачатков колосьев 2-х сортов Jin Chun 2 (Китай) и Karee (ЮАР), а в фазе начала выхода в трубку (VII этап органогенеза) — из стержней колосьев уже 7-ми сортов и из зачатков зерен 3-х сортов. Это подтверждало данные о способности *F. roae* к продвижению по сосудам растений [29]. Однако к концу вегетации доля

микромицета в патогенных комплексах генеративных органов сокращалась независимо от погодных условий года. Это связано, по-видимому, с предпочтением *F. roae* паразитирования в подземных органах растений по сравнению с генеративными и конкурентными преимуществами *B. sorokiniana* и других микромицетов в колонизации колосьев. Дисперсионный анализ не выявил достоверного влияния условий года на реализацию *F. roae* дополнительной экологической ниши в генеративных органах сортов яровой пшеницы.

Таким образом, *F. roae* приурочен в большей мере к паразитированию в подземных органах растений во влажные годы, особенно в первой половине вегетации. Генеративные органы яровой пшеницы он колонизирует преимущественно по сосудам растений также в первой половине вегетационного периода, но уступает со временем эту экологическую нишу более конкурентоспособным

Таблица 5. Доля *F. oxysporum* в патогенных комплексах корневых гнилей 20-ти сортов яровой пшеницы в фазы развития и по годам, %

Фаза развития	Пределы изменений в зависимости от сорта	Среднее для сортов	Встречаемость
2020 г.			
Всходы	0–25.0	8.4	95.0
Цветение	0–46.7	19.7	91.7
Зрелость	2.5–50.0	22.5	100
2021 г.			
Всходы	0–56.0	23.5	92.5
Цветение	13.0–66.9	36.8	100
Зрелость	0–71.4	24.7	98.3
2022 г.			
Всходы	0–78.2	27.6	87.5
Цветение	26.7–90.5	66.1	100
Зрелость	6.7–73.3	44.7	100

Таблица 6. Доля *F. oxysporum* в патогенных комплексах генеративных органов 20-ти сортов яровой пшеницы по годам, %

Орган	Пределы изменений в зависимости от сорта	Среднее для сортов	Встречаемость
2020 г.			
Зерновка	0–19.7	1.2	40.0
Стержень колоса	0–23.3	3.4	70.0
2021 г.			
Зерновка	0–40.0	7.3	70.0
Стержень колоса	0–50.0	8.1	80.0
2022 г.			
Зерновка	7.5–25.0	16.0	100
Стержень колоса	7.5–40.0	20.7	100

микромицетам. Связи между уровнем реализации основной и дополнительной ниш у *F. roae* выявлено не было, т.е. доминирование в основной нише не давало преимуществ виду в освоении генеративных органов растений пшеницы.

Паразитическая активность *F. oxysporum* в подземных органах сортов яровой пшеницы показана в табл. 5.

Показано, что *F. oxysporum* реализовывал свою основную экологическую нишу более успешно в засушливых условиях (2022 г.) или в условиях неустойчивого увлажнения (2021 г.). В благоприятном по увлажнению 2020 г. его доля в патогенных комплексах корневых гнилей на фазе всходов была незначительной, но постепенно увеличивалась в ходе вегетации. Он был кодоминантом *F. roae*, уступая ему по распространенности и представленности в патогенных комплексах подземных органов сортов. В 2021 г. после июльской засухи

(ГТК июля = 0.37) микромицет упрочил свое положение в патогенных комплексах корневых гнилей всех сортов, сохранив его до конца вегетации. Следует отметить, что в 2021 г. *F. oxysporum* обеспечил себе доминирование в подземных органах, вытеснив к концу вегетации в ряде случаев *F. roae* из основной экологической ниши. В засушливом 2022 г. *F. oxysporum* стал абсолютным доминантом, его доля в патогенных комплексах корневых гнилей яровой пшеницы была существенно больше, чем у других грибов рода *Fusarium*, а на ряде сортов – и *B. sorokiniana*. Особенно значительное доминирование *F. oxysporum* в 2022 г. было выявлено на сортах Тома (Белоруссия), Karee (ЮАР), Quar-na (Швейцария) и сорта Степная 53 из Казахстана во второй половине вегетации. На этих сортах *F. oxysporum* составлял более половины патогенных комплексов корневых гнилей, достигая 90% на корнях.

Дисперсионный анализ показал, что сила влияния фактора “фаза вегетации” составила 24.3, фактора “год” — 54.5%, что свидетельствовало о приуроченности *F. oxysporum* к засушливым условиям, начиная с середины вегетации.

Реализация *F. oxysporum* дополнительной экологической ниши представлена в табл. 6.

Показано, что в отличие от *B. sorokiniana* и *F. roae*, основная и дополнительная экологические ниши *F. oxysporum* были тесно взаимосвязаны. В увлажненном 2020 г. обе ниши микромицет реализовывал наименее успешно, а в засушливом 2022 г., когда *F. oxysporum* безусловно доминировал в подземных органах растений, его доля в патогенных комплексах колосьев сортов яровой пшеницы возросла в среднем в 8 раз по сравнению с 2020 г., а распространенность достигла 100%. Дисперсионный анализ показал, что сила влияния фактора “год” на колонизацию *F. oxysporum* колосьев яровой пшеницы достигла 93.2% и была достоверна на 1%-ном уровне значимости. *F. oxysporum* показал способность передвигаться по сосудам растения, инфицируя зачатки колосьев пшеницы уже в фазе конца кущения. С этим связана некоторая приуроченность *F. oxysporum* к колонизации стержней колосьев по сравнению с зерновками.

Таким образом, *F. oxysporum* более успешно реализовывал как основную, так и дополнительную экологические ниши в засушливых условиях, обладая засухоустойчивостью и способностью инфицировать колос, передвигаясь по сосудам растений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Исследование показало, что паразитирующие совместно на подземных и генеративных органах яровой пшеницы почвенные микромицеты *B. sorokiniana*, *F. roae* и *F. oxysporum* имеют различные гидротермические и временные параметры реализации основных и дополнительных экологических ниш, т.е. их фундаментальные ниши перекрываются, но имеют различия, подтверждая закон дивергенции экологических ниш Г.Ф. Гаузе [1]. Например, *B. sorokiniana* является относительно теплолюбивым видом, его паразитическая активность наиболее успешна в подземных, особенно солоmistых органах и реализуется в условиях неустойчивого увлажнения, *F. roae* — влаголюбивый микромицет, предпочитающий подземные, особенно молодые органы растений яровой пшеницы, *F. oxysporum* — засухоустойчивый вид, тяготеющий к более зрелым органам растений. Что касается генеративных органов пшеницы, то *B. sorokiniana* колонизирует их воздушно-капельным путем во влажных (ГТК >1) условиях, сохраняя приуроченность к солоmistым тканям, коэффициент

корреляции инфицирования *B. sorokiniana* стержней колосьев и ГТК августа был $r = 0.812 \pm 0.412$ ($p > 1$). *F. roae* может достигать колосьев по сосудам, степень их колонизации этим микромицетом невелика и практически не зависела от условий года и его представленности в подземных органах растений. *F. oxysporum* колонизирует колосья яровой пшеницы по сосудам, и степень его представленности в патоконкомплексх генеративных органов тесно коррелирует с его представленностью в патоконкомплексх первичных и вторичных корней: $r = 0.923 \pm 0.146$ ($p > 1$).

Полученные результаты имеют как фундаментальное, так и практическое значение, поскольку позволяют прогнозировать состав сообществ и разрабатывать эффективные приемы управления ими [30].

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Торопова Е.Ю., Стецов Г.Я., Чулкина В.А. Эпифитотииология / Под ред. Соколова М.С., Чулкиной В.А. Новосибирск, 2011. 711 с.
2. Торопова Е.Ю., Кириченко А.А., Стецов Г.Я. Защита всходов яровой пшеницы в Сибири // Защита и карантин раст. 2023. № 2. С. 20–28. https://doi.org/10.47528/1026-8634_2023_2_20
3. Торопова Е.Ю., Кириченко А.А., Стецов Г.Я. Как повысить озерненность колоса и массу 1000 зерен яровой пшеницы // Защита и карантин раст. 2023. № 3. С. 16–25. https://doi.org/10.47528/1026-8634_2023_3_16
4. Негрбов В.В., Хмелев К.Ф. Современные концепции консорциологии // Вестн. Воронеж. гос. ун-та. 2000. С. 118–121.
5. Пономарева Ю.В. Основные микоконсорты озимой пшеницы в степной зоне Краснодарского края // Экол. вестн. Север. Кавказа. 2005. Т. 1. № 1. С. 97–99.
6. Dixon G.R., Tilston E.L. Soil-borne pathogens and their interactions with the soil environment // Soil Microbiol. Sustain. Crop Prod. 2010. P. 197–271.
7. Vorobyeva I.G., Toropova E. Yu. On the issue of ecological niches of plant pathogens in Western Siberia // Contem. Probl. Ecol. 2019. V. 12. № 6. P. 667–674. <https://doi.org/10.1134/S1995425519060155>
8. Левитин М.М. Микроорганизмы в условиях глобального изменения климата // Сел.-хоз. биол. 2015. Т. 50. № 5. С. 641–647.
9. Magan N., Medina A., Aldred D. Possible climate-change effects on mycotoxin contamination of food crops pre and postharvest // Plant Pathol. 2011. V. 60(1). P. 150–163.

10. Vorob'eva I., Toropova E. Fungi ecological niches of the genus *Fusarium* Link. // Inter. Conf. "Plant Diversity: Status, Trends, Conservation Concept" 2020. BIO Web of Conferences 24. 00095 (2020). <https://doi.org/10.1051/bioconf/20202400095>
11. Toropova E. Yu., Glinushkin A. P., Insebaeva M. K., Stetsov G. Ya. The conidia *Bipolaris sorokiniana* Sacc. Shoem. distribution in the soil of Altai and Kazakhstan arid regions // J. Phys.: Conf. Ser. 1942 (2021) 012078. 5 p. IOP Publishing. <https://doi.org/10.1088/1742-6596/1942/1/012078>
12. Гагкаева Т.Ю., Гаврилова О.П., Левитин М.М. Биоразнообразие и ареалы основных токсинопродуцирующих грибов рода *Fusarium* // Биосфера. 2014. Т. 6. № 1. С. 36–45.
13. Doohan F.M., Brennan J., Cooke B.M. Influence of climatic factors on *Fusarium* species pathogenic to cereals // Europ. J. Plant Pathol. 2003. V. 109. № 7. P. 755–768.
14. Burlakoti R.R., Shrestha S.M., Sharma R.C. Effect of natural seed-borne inoculum of *Bipolaris sorokiniana* on the seedling emergence and vigour, and early establishment of foliar blight in spring wheat // Arch. Phytopathol. Plant Protect. 2014. V. 47. № 7. P. 812–820.
15. Гагкаева Т.Ю., Гаврилова О.П., Левитин М.М. Фузариоз зерновых культур // Прилож. к журн. "Защита и карантин растений". 2011. № 5. С. 70–112.
16. Bernhoft A., Torp M., Clasen P.-E., Loes A.-K., Kristoffersen A.B. Influence of agronomic and climatic factors on *Fusarium* infestation and mycotoxin contamination of cereals in Norway // Food Additiv. Contam. 2012. Part A. P. 1–12.
17. Манукян И.Р., Басиева М.А. Селекция озимой пшеницы на устойчивость к фузариозу колоса для условий предгорной зоны Северного Кавказа // Вестн. АПК Ставрополя. 2016. № 3(23). С. 194–196.
18. Казакова О.А., Торопова Е.Ю., Воробьева И.Г. Взаимоотношения фитопатогенов семян ячменя в Западной Сибири // АПК России. 2016. Т. 23. № 5. С. 931–934.
19. Чулкина В.А. Биологические основы эпифитотологии. М.: Агропромиздат, 1991. 287 с.
20. Торопова Е.Ю., Селюк М.П., Казакова О.А. Факторы доминирования грибов рода *Fusarium* в патоккомплексе корневых гнилей зерновых культур // Агрохимия. 2018. № 5. С. 73–82.
21. Toropova E. Yu., Vorob'ova I. G., Kirichenko A. A., Trunov R. I. Parasitic activity of plant pathogens at the underground organs of spring wheat in the West Siberia // J. Phys.: Conf. Ser. 1942 012079 1942 (2021) 012079 IOP Publishing. <https://doi.org/10.1088/1742-6596/1942/1/012079>
22. Торопова Е.Ю., Воробьева И.Г., Пискарев В.В., Трунов Р.И. Экологические ниши грибов рода *Fusarium* Link. на растениях разных сортов яровой пшеницы в Западной Сибири // Агрохимия. 2021. № 10. С. 53–61. <https://doi.org/10.31857/S0002188121100161>
23. Торопова Е.Ю., Воробьева И.Г., Мустафина М.А., Селюк М.П. Мониторинг грибов рода *Fusarium* Link. и их микотоксинов на зерне пшеницы в Западной Сибири // Агрохимия. 2019. № 5. С. 76–82.
24. Торопова Е.Ю., Воробьева И.Г., Казакова О.А., Гришин В.М., Пискарев В.В. Инфицированность органов зерновок сортов яровой пшеницы почвенными фитопатогенами // Тр. Кубан. ГАУ. 2022. № 7(100). С. 185–192. <https://doi.org/10.21515/1999-1703-100-185-192>
25. Чулкина В.А., Торопова Е.Ю., Стецов Г.Я., Кириченко А.А., Мармулева Е.Ю., Гришин В.М., Казакова О.А., Селюк М.П. Фитосанитарная диагностика агроэкосистем / Под ред. Е. Ю. Тороповой. Барнаул, 2017. 210 с.
26. Gerlach W., Nirenberg H. The genus *Fusarium* – a pictorial atlas // Mitt. Biol. Bundesanst. Land-Forstw., Berlin – Dahlem, 1982. 406 p.
27. Шупилова Н.П., Иващенко В.Г. Систематика и диагностика грибов рода *Fusarium* на зерновых культурах. СПб., 2008. 84 с.
28. Toropova E. Yu., Glinushkin A. P., Selyuk M. P., Kazakova O. A., Ovsyankina A. V. Development of soil-borne infections in spring wheat and barley as influenced by hydrothermal stress in the forest-steppe conditions of Western Siberia and the Urals // Rus. Agricult. Sci. 2018. № 44(3). P. 241–244. <https://doi.org/10.3103/S1068367418030163>
29. Vorob'eva I. G., Toropova E. Yu. Ecological niches of *Fusarium poae* (Peck) Wollenw. in Western Siberia // Contempor. Probl. Ecol. 2022. V. 15. № 4. P. 393–399. <https://doi.org/10.1134/S1995425522040114>
30. Figueroa M., Hammond-Kosack K. E., Solomon P. S. A review of wheat diseases – a field perspective // Mol. Plant Pathol. 2018. V. 19. № 6. P. 1523–1536.

Basic and Additional Ecological Niches of Soil Phytopatogenes on Spring Wheat Varieties in West Siberia

E. Yu. Toropova^{a,b,#}, G. Ya. Stetsov^c, I. G. Vorob'eva^{b,d}, R. I. Trunov^a

^aNovosibirsk State Agrarian University,
ul. Dobrolyubova 160, Novosibirsk 630039, Russia

^bAll-Russian Research Institute of Phytopathology,
ul. Institut, poss. 5, Moscow region, Odintsovsky district, r.p. Bolshiye Vyazemy 143050, Russia

^cFederal Altai Scientific Center for Agrobiotechnologies,
Nauchny Gorodok 35, Altai Territory, Barnaul 656910, Russia

^dNovosibirsk State Pedagogical University,
ul. Vilyuiskaya 28, Novosibirsk 630126, Russia

[#]E-mail: 89139148962@yandex.ru

The elucidation of hydrothermal and temporal parameters of the realization of the main and additional ecological niches of jointly parasitizing widespread soil phytopathogenic micromycetes has theoretical and applied significance. The aim of the study was to identify the parameters of the implementation of the main and additional ecological niches by the dominant species of soil micromycetes on spring wheat (*Bipolaris sorokiniana* Sacc. Shoem., *Fusarium poae* (Peck.) Wollenw., *F. oxysporum* Schltdl.) in the system of underground and generative organs of spring wheat varieties. The objectives of the study included determining the level of realization of the main ecological niches by three dominant species of soil pathogenic micromycetes in the system of underground organs of spring wheat varieties in different phases of vegetation, as well as identifying the degree of realization by micromycetes of additional ecological niches in generative organs of spring wheat varieties and assessing the strength of the influence of varieties and conditions of the year on the size of ecological niches in underground and generative organs of plants. The study was conducted on 20 varieties of spring wheat in 2020–2022, in the northern forest-steppe of the Ob region according to generally accepted and author's methods. It is shown that the soil micromycetes *B. sorokiniana*, *Fusarium poae* and *F. oxysporum*, parasitizing together on the underground and generative organs of spring wheat, have different hydrothermal and temporal parameters of the realization of the main and additional ecological niches. *B. sorokiniana* is a relatively thermophilic species, its parasitic activity is most successful in underground, especially straw organs, is realized in conditions of unstable humidification, *F. poae* is a moisture-loving micromycete that prefers underground, especially young organs of spring wheat plants, *F. oxysporum* is a drought-resistant species that tends to more mature plant organs. As for the generative organs of wheat, *B. sorokiniana* colonizes them by airborne droplets in humid conditions, keeping them confined to straw-like tissues, the correlation coefficient of *B. sorokiniana* infection of the ear rods and the SCC of August was equal to $r = 0.812 \pm 0.412$. *F. poae* could reach ears by vessels, the degree of their colonization by this micromycete was small and practically did not depend on the weather conditions of the year and its representation in underground plant organs. *F. oxysporum* colonized ears of spring wheat by vessels, and the degree of its representation in pathocomplexes of generative organs closely correlated with its share in pathocomplexes of primary and secondary roots: $r = 0.923 \pm 0.146$.

Keywords: spring wheat, ecological niche, variety, root system, ear, grain, colonization, *B. sorokiniana*, *Fusarium oxysporum*, *Fusarium poae*.