

ФЕДЕРАЛЬНОЕ ГОСУДАРСТВЕННОЕ БЮДЖЕТНОЕ
НАУЧНОЕ УЧРЕЖДЕНИЕ
«СЕВЕРО-КАВКАЗСКИЙ ЗОНАЛЬНЫЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ
ИНСТИТУТ САДОВОДСТВА И ВИНОГРАДАРСТВА»

На правах рукописи

Шестакова Вера Владимировна

МОРФО-АНАТОМИЧЕСКИЕ И ФИЗИОЛОГО-БИОХИМИЧЕСКИЕ КРИТЕРИИ
СЕЛЕКЦИОННОЙ ОЦЕНКИ УСТОЙЧИВОСТИ ФОРМ РОДА *CERASUS* MILL.
К КОККОМИКОЗУ

Специальность: 06.01.05. – селекция и семеноводство
сельскохозяйственных растений

Диссертация на соискание учёной степени
кандидата сельскохозяйственных наук

Научный руководитель
канд. биол. наук
А.П. Кузнецова

Краснодар, 2015

СОДЕРЖАНИЕ

	ВВЕДЕНИЕ.....	3
1	СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ ВОПРОСА.....	7
1.1	Систематическое положение и биологические особенности вишни и черешни в системе хозяин-патоген-среда	7
1.2	Устойчивость плодовых культур к фитопатогенам.....	14
1.2.1	Современные методы оценки устойчивости черешни и вишни к патогенам.....	28
2	ОБЪЕКТЫ, УСЛОВИЯ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	37
2.1	Объекты исследований	37
2.2	Условия проведения исследований.....	39
2.3	Методы исследований.....	44
3	РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ.....	48
3.1	Полевая оценка гибридного материала коллекции СКЗНИИСиВ по степени и типам устойчивости к коккомикозу.....	48
3.2	Анатомо-морфологическая характеристика устойчивости форм рода <i>Cerasus</i> Mill. к коккомикозу	55
3.2.1	Методические аспекты оценки устойчивости форм рода <i>Cerasus</i> Mill. к коккомикозу по морфологическим признакам на ранних стадиях развития растения.....	55
3.2.2	Анатомо-морфологические особенности листовой пластинки представителей рода <i>Cerasus</i> Mill. с различной степенью устойчивости к коккомикозу	63
3.3	Оценка устойчивости форм рода <i>Cerasus</i> Mill. к коккомикозу по физиолого-биохимическим показателям листа в системе хозяин-патоген-среда.....	69
3.3.1	Изучение сезонной и годовой динамики содержания биохимических веществ в листьях форм рода <i>Cerasus</i> Mill. с различной степенью поражения коккомикозом	69
3.3.2	Разработка генетико-статистических подходов к оценке степени и типов устойчивости форм рода <i>Cerasus</i> Mill. к коккомикозу по биохимическим показателям листа.....	81
3.4	Эколого-экономическая эффективность использования выделенных устойчивых к коккомикозу форм и модифицированного экспресс-метода оценки устойчивости форм рода <i>Cerasus</i> Mill. к коккомикозу по биохимическим показателям.....	88
	ВЫВОДЫ.....	90
	РЕКОМЕНДАЦИИ ДЛЯ СЕЛЕКЦИИ И ПРОИЗВОДСТВА...	92
	СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ	94
	СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ.....	96
	ПРИЛОЖЕНИЯ	119

ВВЕДЕНИЕ

Актуальность. Одной из задач экологизации садоводства является введение в производство устойчивых к грибным заболеваниям форм плодовых культур. Для повышения устойчивости растений необходим поиск новых генов устойчивости у диких форм и их интрогрессия в селекционируемые сорта (Егоров, 2013; Седов, 2011; Еремин, 2009). В последние годы, под влиянием меняющихся климатических условий, значительно возросла вредоносность листовых пятнистостей, в том числе коккомикоза, одного из наиболее опасных грибных болезней косточковых культур (Ищенко, 2003; Ленивцева, 2010; Джигадло, 2006).

Вредоносность патогена проявляется в преждевременном опадении пораженных листьев, что резко снижает фотосинтетическую деятельность растений, ведет к ослаблению деревьев, уменьшению урожайности, ухудшению зимостойкости и другим негативным последствиям. В отдельные годы деревья бывают поражены на 80-100 %, поэтому необходимо внедрение в производство форм, устойчивых к коккомикозу.

Данные многолетних наблюдений за развитием болезни на черешне и вишне в условиях сада представляют собой наиболее информативный материал для оценки устойчивости образцов. Однако недостатком полевого метода многолетних наблюдений является значительная продолжительность и трудоёмкость процесса, а также неточность определения степени устойчивости форм из-за того, что развитие болезни и поражаемость во многом зависят от складывающихся погодных условий. В связи с этим для ускорения селекционного процесса необходимы экспресс-методы, основанные на показателях, связанных с устойчивостью к патогену, позволяющие наиболее точно определять поражаемость форм рода *Cerasus* Mill. коккомикозом на самых ранних стадиях развития растения. До настоящего времени комплексный анализ физиолого-биохимических и анатомо-морфологических параметров листа генотипов рода

Cerasus Mill., различающихся по типам устойчивости к данному заболеванию не проводился.

Цель работы – комплексная анатомо-морфологическая и физиолого-биохимическая оценка устойчивости межвидовых гибридов к коккомикозу на основе использования современных генетико-статистических методов для выделения форм рода *Cerasus* Mill. перспективных для селекции.

В связи с этим решались следующие задачи:

1. Изучить потенциал устойчивости к коккомикозу генофонда форм рода *Cerasus* Mill. коллекции СКЗНИИСиВ;
2. Выявить анатомо-морфологические признаки устойчивости представителей рода *Cerasus* Mill. к коккомикозу;
3. Определить физиолого-биохимические показатели устойчивости к коккомикозу у форм рода *Cerasus* Mill. с помощью генетико-статистических методов;
4. Усовершенствовать методы разделения форм косточковых по степени устойчивости на основе биохимических и морфологических показателей;
5. Выделить перспективные генотипы представителей рода *Cerasus* Mill., устойчивые к коккомикозу;
6. Провести эколого-экономическую оценку эффективности использования в селекции выделенных форм рода *Cerasus* Mill., устойчивых к коккомикозу.

Научная новизна работы. В коллекции форм рода *Cerasus* Mill. селекции ФГБНУ СКЗНИИСиВ выделены межвидовые гибриды – новые источники устойчивости к коккомикозу:

- не поражаемые наиболее вирулентной популяцией коккомикоза из Краснодарского края, в том числе с моногенным типом устойчивости (впервые среди форм производных от восточно-азиатских видов по реакции сверхчувствительности);
- с полигенным типом устойчивости;
- с поздним развитием инфекции.

Впервые в условиях Юга России, где отмечается наибольшее проявление вредоносности болезни коккомикоза, на основе комплексной полевой, анатомо-морфологической оценки и физиолого-биохимической характеристики (при использовании оптимизированных методик) установлены показатели устойчивости форм рода *Cerasus* Mill. к коккомикозу.

С использованием генетико-статистического анализа по комплексу морфологических и физиолого-биохимических показателей предложены подходы к выделению форм рода *Cerasus* Mill. с различными типами устойчивости к коккомикозу.

Основные положения, выносимые на защиту:

1. Классификация гибридных форм ФГБНУ СКЗНИИСиВ по степени и типам устойчивости к коккомикозу в полевых условиях на основе анализа балла поражения.

2. Выделение анатомо-морфологических (количественных и качественных) показателей, связанных с устойчивостью к коккомикозу, у форм рода *Cerasus* Mill. для разработки экспресс-оценки поражаемости растений на ранних стадиях развития.

3. Разделение форм рода *Cerasus* Mill. по степени и типам устойчивости к коккомикозу на основе биохимических показателей, определенных с помощью автоматизированных систем электрофореза и современных генетико-статистических методов.

Практическая значимость работы:

– выделены формы рода *Cerasus* Mill., являющиеся источниками устойчивости к коккомикозу для селекции: производные *C. lannesiana* №2, производные *C. incisa*, производные *C. serrulata* Ht., *C. judii*, *C. canescens* (F₁, F₂, F₃).

– выделены хозяйственно-ценные формы рода *Cerasus* Mill.: среди образцов с поздним развитием инфекции – вишня Тимирязевская (II-5-14-48), отличающаяся стабильно высокими урожаями, оригинальными вкусовыми качествами плодов, устойчивостью к монилиозу, к низким зимним и высоким

летним температурам; среди растений с полигенным типом устойчивости, которые были выделены по признакам урожайности и устойчивости к абиотическим факторам среды, – и вишня Южанка, обладающая крупными плодами – выше 4,8 г., низкорослая форма вишни АИ 70, отличающаяся слаборослостью и компактной кроной.

Апробация работы. Результаты исследований доложены на ежегодных заседаниях Ученого совета ФГБНУ СКЗНИИСиВ в 2011-2014 гг. и на III, IV, V, VI Всероссийских научно-практических конференциях молодых ученых «Научное обеспечение агропромышленного комплекса» (КГАУ, 2009-2013 гг.), на региональной конференции молодых ученых «Научное решение актуальных проблем производства, качества и безопасности сельхозпродукции» (ГНУ ВНИИТТИ, 2010 г.), на Межреспубликанских научно-практических конференциях с международным участием «Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий» (КГУ, 2012, 2014 гг.), на XXI Международной научной конференции студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов-2014» (МГУ им. Ломоносова, 2014).

Публикации результатов исследований. Основные положения диссертации опубликованы в 16 печатных работах, в т. ч. 6 статей – в изданиях, рекомендованных ВАК при Минобрнауки России.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 144 страницах машинописного текста, состоит из введения, обзора литературы, результатов исследований, выводов, предложений для селекции и производства. Работа содержит 10 таблиц, 21 рисунок и 8 приложений. Список использованной литературы включает 208 источников, в том числе 52 – на иностранном языке.

1 СОСТОЯНИЕ ИЗУЧЕННОСТИ ВОПРОСА

1.1 Систематическое положение и биологические особенности вишни и черешни в системе хозяин-патоген-среда

Регулярное круглогодичное потребление плодов и ягод получает всё более широкое распространение как фактор обеспечения здорового образа жизни и долголетия, снижения остроты демографических проблем [80]. Плоды и ягоды являются одним из основных источников обеспечения населения комплексом витаминов, минеральных веществ и других биологически активных соединений, необходимых для нормального функционирования человеческого организма. Недостаток этих ценнейших компонентов вызывает преждевременное старение, развитие многих заболеваний и сокращение продолжительности жизни человека. По классификации продуктов питания, принятой в практике Всемирного Банка, именно фрукты и ягоды являются «синтезирующей основой» здорового питания человека [23, 79].

Население России потребляет в среднем в пять раз меньше плодов, чем предусмотрено по медицинским нормам [34]. Более 70 % населения РФ испытывает авитаминоз, тогда как собственное производство обеспечивает лишь 25-30 % от минимально необходимого количества фруктов [208].

Краснодарский край – один из ведущих регионов промышленного производства плодов основных косточковых культур на юге России, ежегодное потребление которых на одного человека должно составлять не менее 20 кг [4, 37]. Однако реальное производство косточковых не соответствует этим рекомендациям, по данным FAS, мировое производство и потребление вишни в мире в 2010 году снизилось на 11 % [208]. На данный момент Россия находится на пятом месте по производству вишни в мире.

Черешня и вишня относятся к косточковым плодовым культурам, роду Вишня (*Cerasus*), подсемейству Сливовые (*Prunoideae*), семейству Розовые

(*Rosaceae*), порядку Розоцветные (*Rosoidae*), классу двудольные (*Magnoliphyta*) [79]. Большинство авторов делит род Вишня на два подрода – вишни типичные (*Typocerasus Koehne.*) и вишни мелкоплодные, или микровишни (*Microcerasus Webb.*).

Ботанический род Вишня включает более 150 видов, к которому относятся все виды вишни и черешня [43]. Наибольшее значение имеют следующие виды: вишня обыкновенная, черешня, вишня степная, вишня войлочная и некоторые др. [79]. Вишня является скороплодной, высокоурожайной косточковой культурой. Она особенно ценится за раннее созревание и хорошие плодовые качества, которые обладает целебными и тонизирующими свойствами. Плоды вишни богаты витамином С (15-30 мг/%), веществами Р-витаминного комплекса, а также в эффективных дозах витаминами В9 – фолиевой кислотой и В2 – рибофлавином. Комплекс этих веществ предупреждает развитие малокровия. По содержанию кумаринов она стоит на четвёртом месте после красной смородины, малины и граната. Эти вещества снижают свёртываемость крови и препятствуют образованию тромбов. Плоды вишни содержат 1-3 мг железа (больше, чем яблоки). Плоды вишни пригодны для употребления в свежем и сушёном виде. Длительное время (6-9 месяцев) их можно хранить в замороженном состоянии. Вишню перерабатывают на компоты, соки, варенья, джемы.

Не менее ценна и значима черешня, которая отличается от вишни более высокими вкусовыми качествами, несколько большим содержанием сахара, значительно меньшей кислотностью плодов и более низкой зимостойкостью [6, 24, 124, 188].

Плоды черешни имеют достаточно богатый биохимический состав, который определяет их ценность и необходимость использования в питании, как в качестве пополнения комплекса витаминов в организме человека, так и для лечебных целей [3, 39]. По своим биологическим особенностям черешня относится к теплолюбивым породам, поэтому Краснодарский край является основным районом промышленного возделывания ее в России [7, 31, 36]. В последние годы значительно снизилось количество площадей, отводимых под косточковые

культуры [14, 20, 164, 202]. Одним из факторов, повлиявшим на это, является повышенный уровень заболеваний, как грибных, так и бактериальных, приводящих к значительным потерям урожая данных культур [3, 63, 64, 75, 93, 116, 129]. В условиях Краснодарского края, среди основных болезней косточковых насаждений: коккомикоз, класпероспориоз, монилиальный ожог, полистигмоз, как показал мониторинг 2006-2012 гг., наиболее прогрессирующим и вредоносным, является коккомикоз [5, 107].

Проблема поражаемости коккомикозом косточковых культур наблюдается как в нашей стране, так и за рубежом [42, 62, 77, 145, 163, 172, 173, 189, 192, 194, 200, 202]. Как отмечают многие исследователи, коккомикоз поражает преимущественно черешню и вишню [21, 29, 57, 59, 64, 107, 158, 173]. М.С. Ленивцева наблюдала развитие данного патогена при искусственном заражении на сливе и миндале [83]. В годы эпифитотий сохранить школку сеянцев вишни и черешни можно, лишь применяя усиленную химическую защиту (8-10 обработок в сезон) [136, 196].

По данным А.П. Кузнецовой и И.Г. Мищенко, и С.В. Прах число генераций, образуемых патогеном за вегетацию, увеличилось (до 11), что создало высокий инфекционный фон на территории Краснодарского края [69, 107].

Вредоносность болезни проявляется в преждевременном опадении пораженных листьев, что резко снижает ассимиляционную деятельность и эффективность фотосинтеза растений, ведет к ослаблению деревьев, снижению урожайности, ухудшению зимостойкости и другим негативным последствиям [12, 195]. В отдельные годы деревья бывают поражены на 80-100 % [30, 41, 62, 72, 95]. При значительном поражении коккомикозом черешни листопад начинается на 2 месяца раньше обычного, деревья теряют около 60-80 % листьев, а молодые оголяются полностью [115, 117, 119, 160, 162]. Вишневые насаждения поражаются сильнее, чем черешневые. Листопад из-за болезни может начаться в середине лета, плоды получаются недоразвитыми, светло-красного цвета, безвкусными, водянистыми [4, 10].

На данный момент среди сортов, возделываемых на юге Росси, не найдено форм с высокой устойчивостью к этому вредоносному заболеванию [4, 13, 38, 49, 53, 52, 121].

Коккомихоз – одно из самых опасных заболеваний косточковых культур [106, 127, 175, 178]. Возбудитель коккомихоза – гриб *Cylindrosporium hiemale* Higg., сумчатая стадия *Coccomyces hiemalis* Higg. Syn *Blumeriella jaapii* Rehm. Арх. – в сумчатой стадии относится к классу аскомицетов (*Ascomycetes*), подклассу эуаскомицетов (*Euascomycetidae*), группе порядка дискомицеты (*Discomycetidae*), порядку фацидиевые (*Phacidiales*), семейству эуфацидиевые (*Euphacidiaceae*), роду коккомицес (*Coccomyces*). Конидиальная стадия – *Cylindosporium hiemale* Higg. – относится к классу Дейтеромицетов (*Deuteromycetes*), порядку меланконииальные (*Melanconiales*), семейству меланкониевые (*Melanconiaceae*) [151].

Коккомихоз проявляется на верхней стороне листа в виде угловатых или округло-угловатых пятен, которые достигают размера 2-3 мм. Цвет их варьирует от светло-коричневого, красновато-бурого до коричневого. Располагаются они беспорядочно, концентрируясь в основном у главной или боковой жилок. На нижней стороне листа образуется белый или светло-розовый налет конидиального спороношения гриба, который особенно хорошо заметен во влажную, дождливую погоду [43, 88]. На поперечном срезе листа в микроскоп можно наблюдать, что под эпидермисом на наружной поверхности дискообразной стромы на коротких конидиофорах образуются удлиненные бесцветные конидии [132].

Когда споры накапливаются в достаточном количестве, эпидермис нарушается, и они появляются в виде белой или желтоватой массы с нижней стороны листа [39, 42]. В благоприятные годы болезнь проявляется также на плодоножках в виде вдавленных пятен коричневого цвета, размером 0,1-0,4 мм, и на плодах [133].

Некоторые ученые отмечают, что гриб зимует чаще всего на пораженных опавших листьях, где из плектенхиматической стромы развивается либо конидиальное ложе или ацервула, дающая начало весенним конидиям, либо

апотеции, в которых образуются аскоспоры [83, 198]. В некоторых климатических зонах грибок может зимовать и в виде мицелия в ветвях, где весной развивается конидиальная стадия [156]. В зависимости от места и способа зимовки гриба первичное заражение растений осуществляется аскоспорами и конидиями [156, 190]. Споры возбудителя переносятся большей частью ветром. При зимовке гриба в ветвях инфекция распространяется вместе с черенками во время окулировки и прививки [190].

Существует две стадии в цикле развития гриба: сумчатая и конидиальная [75, 132]. Хиггенс (Higgins, 1913 цит. по Чеботаревой М.С., 1986) отмечал, что сумчатая стадия возбудителя коккомикоза вишни формируется в апреле – мае, а выбрасывание аскоспор начинается после выпадения достаточного количества дождей и при температуре 1-8° С. [132, 133]. По данным И.Я. Жеребле сумчатая стадия образуется по перезимовавшим листьям, во второй половине мая происходит массовое созревание апотециев [43]. Аскоспоры из апотеций в листьях дают начало первичному заражению весной, созревают и распространяются в период цветения вишни [62, 168]. Оптимальная температура для их развития 20-24 °С. Апотеции имеют шарообразную форму серого, черного или темно-бурого цвета, размер их в среднем составляет 230 x 179 мкм. Сумки булабовидные, в среднем 78,0 мкм на 13-14 мкм. Между сумками расположены бесцветные нитевидные, прямые или изогнутые на вершине, иногда разветвленные парафизы. Аскоспоры одно- или двухклеточные, бесцветные, размером 35-52 x 3,0-3,5 мкм. Вылет их наблюдается перед цветением черешни, вишни после обильных продолжительных дождей [171]. Конидиальная стадия гриба, формирующаяся в пикнидах, включает два типа спор: макро- и микроконидии. Первые – нитевидные, бесцветные, серповидно изогнутые, сплошные или с 1-3 перегородками, размером 56-60 x 3,4-5,0 мкм у европейской формы и 55,0-100,0 x 5,5 мкм у формы *Cylindrosporium prinitomentosi* M. Конидии из ацервули на инфицированных листьях дают начало вторичной инфекции, что представляет собой процесс, повторяющийся несколько раз за весь вегетационный период [150]. Ряд ученых относит начало их созревания на май –

июнь, они же и являются источником распространения инфекции в вегетационный период [115, 191]. В условиях г. Краснодара начало разлета аскоспор возбудителя коккомикоза за годы исследований происходило во второй декаде апреля, в фенофазе «зеленый конус» – «начало цветения», а период максимального проявления болезни приходился на июль-август [107]. Поздно осенью образуются микроканидии. Они бесцветные, прямые, одиночные, в среднем 4,4 x 1,5 мкм [132]. Инкубационный период при оптимальной температуре продолжается 7-8 суток, период генерации 8-10 суток [200].

Ранее было установлено, что за период вегетации возбудитель образует 8-10 генераций, в настоящее время количество генераций в Краснодарском крае увеличилось до 11, что говорит о повышении инфекционного фона в последние годы [107]. На их развитие оказывает влияние вид растения, устойчивость сорта, возраст дерева и листа [15]. Рядом исследователей установлено, что условия начала инфекционного процесса (начального периода развития инфекции) решающе определяют дальнейшее развитие болезни [35, 163, 177, 182].

Американскими исследователями S.P. Eisensmith и A.L. Jones создана модель регрессии для нахождения наиболее благоприятных периодов для развития инфекции коккомикоза [167]. Метод, который был использован для разработки модели, был взят из системы Миллза, прогнозирующей развитие парши на яблоне. Этими же учеными совместно с Т.М. Sjulín и С.Е. Cress было установлено, что прерывающиеся влажные периоды являются наиболее благоприятными для развития инфекции, чем постоянно длящиеся. Исследования Шоу показали, что не только влага является необходимым условием для развития инфекции, но так же температура [198, 200].

При исследовании структуры популяций Краснодарского края было отмечено наибольшее накопление в популяции самой вирулентной расы № 4 (до 60%), преодолевшей устойчивость гена «А». Доказательством этого служит потеря иммунитета межвидового гибрида Алмаз, производного черемухи Маака, невосприимчивость которого была преодолена в 1986 году, уже через 5 лет после

внесения доминантного гена устойчивости к грибу в международный реестр [37, 68, 71, 83].

А.П. Кузнецова, И.Г. Мищенко отмечают, что увеличилась частота прохождения фитопатогенеза в форме эпифитотий: так, из последних восьми лет наблюдений шесть были эпифитотийными [76, 94]. Но, всегда, даже при массовом поражении, просматривается различная степень нарастания инфекции у ряда сортов, что еще раз подтверждает генетическую основу устойчивости [83].

По результатам совместных исследований М.С. Ленивцевой и А.П. Кузнецовой установлено, что популяция коккомикоза в Краснодарском крае оказалась самой вирулентной из изученных, а анализ внутривидового состава 3-х популяций коккомикоза доказал появление новых вирулентных биотипов [83].

Одной из наиболее распространенных мер борьбы с болезнями является использование химической защиты [9, 115]. В большинстве хозяйств на данный момент применяется 10-11 обработок для получения качественной продукции, хотя имеются системы, предлагающие 4-5 обработок [44, 98]. Обработки проводятся близко к началу созревания плодов, поэтому огромная роль для создания экологически чистой продукции отводится введению в производственный сортимент устойчивых сортов.

Использование химических препаратов против патогена часто не решает проблемы полной защиты растений от коккомикоза, потому что, как показывает в своих работах ряд исследователей, со временем у патогенов значение резистентности увеличивается [106, 115]. Поэтому необходимо выводить формы, с различными типами устойчивости к коккомикозу, которые в совокупности обеспечат более длительную невосприимчивость устойчивости к патогену [50, 54, 66, 126].

Это объясняет уникальность исследуемой коллекции СКЗНИИСиВ форм рода *Cerasus* Mill., полученной на новой генетической основе в результате направленной селекции на устойчивость к коккомикозу [40, 65, 69, 138].

1.2 Устойчивость плодовых культур к фитопатогенам

Н.И. Вавилов еще в 1986 году в своем научном труде «Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям» разделил устойчивость растений на две категории: пассивную и активную [16].

К пассивной устойчивости относятся особенности морфологического и анатомического строения растений, препятствующие развитию патогена, наличие определенных химических веществ, ингибирующих внедрение паразита в ткани растения и некоторые другие свойства, которые присущи растению и не являются ответной реакцией на внедрение возбудителя болезни. Физиологическим, или активным, иммунитетом он назвал такой тип устойчивости растений, который связан с активными физиолого-биохимическими реакциями клеток и тканей растений в ответ на внедрение патогенов [17].

Я. Ван дер Планк выдвинул гипотезу о существовании двух принципиально различных типов устойчивости: вертикальной и горизонтальной. «Если сорт устойчив к нескольким расам патогена, мы называем такую устойчивость вертикальной, или перпендикулярной. Если устойчивость равномерно распределяется на все расы патогена, мы называем такую устойчивость горизонтальной, или латеральной» [18].

Л.Я. Плотникова, К.М. Попкова так же, как Я. Ван дер Планк под горизонтальной (латеральной) устойчивостью предполагают тип устойчивости, основанный на специфическом взаимодействии сорта со всеми расами популяции патогена, имеющий невысокий (количественный) уровень проявления, сильно зависящий от условий среды, определяемый многими сотнями генов (полигенно) и существующий длительное время, а под вертикальной (перпендикулярной) – устойчивость к нескольким расам патогена [17, 105, 106]. При изучении поражений растений рода *Cerasus* Mill. коккомикозом выделяют те же типы устойчивости.

Исследователи К.М. Попкова, Е.Н. Джигадло, Л.А. Щекотова, Т.В. Морозова выделяют два типа устойчивости: моногенный (вертикальный) и

полигенный (горизонтальный) [31, 106, 150]. Польские ученые в своих работах отмечают, что устойчивость к коккомикозу скорее всего находится под полигенным контролем [95, 108].

Так же эти исследователи считают, что полигенный, или горизонтальный, эффективен против всех рас патогена, но по степени устойчивости значительно уступает моногенному. Преимущество полигенов заключается в том, что они оказывают количественное действие и обеспечивают функционирование общей защитно-восстановительной функции организма, вне зависимости от расового состава возбудителя, формируя высокую степень полевой устойчивости [106, 109]. Такая устойчивость сильнее подвержена влиянию внешней среды и проявляется в более узких границах температуры, влажности и т.д. Но ее преимущество в самосохранении при появлении новых рас патогена. Это обеспечивает сортам с полигенным (горизонтальным) типом устойчивости длительное существование [109].

Полигенная устойчивость сортов к болезням должна быть использована и для усиления моногенной, то есть для создания форм с долговременной устойчивостью [110]. Моногенный тип устойчивости наблюдается у сортов, имеющих ген, характеризующий устойчивость к определенной физиологической расе [169]. При их использовании необходима планомерная замена одних сортов другими, с иными генами устойчивости [108].

Термин «горизонтальная устойчивость» широко применяется у селекционеров-практиков, его используют для определения формы устойчивости, сдерживающей развитие патогена и оказывающей умеренное давление на популяцию патогена [105, 106].

К реакциям моногенного контроля относится реакция сверхчувствительности (РСЧ) [83, 105]. Реакцию сверхчувствительности (РСЧ) на растениях впервые наблюдал Скэкмен (1915) [106]. РСЧ – это быстрый локальный некроз клеток хозяина в месте развития различных патогенов в несовместимых комбинациях [105]. Ряд исследователей в своих работах относит РСЧ листьев к

защитным механизмам растения, при которых растение «жертвует» несколькими клетками для остановки патогена [118, 135].

Оценка механизмов защиты при исследовании поврежденных патогеном в результате проявления РСЧ растений под микроскопом показала, что инфицирование микроорганизмами не всегда успешно и может быть остановлено изменениями в клетках и тканях хозяина, которые можно увидеть даже без микроскопа, т.е. невооруженным глазом [155]. С. Health считает, что РСЧ – это запрограммированная гибель клеток и обусловлена не одним, а несколькими механизмами защиты [178].

К таким механизмам Ю.В. Чесноков и другие исследователи относит морфологические изменения, включающие индукцию запрограммированной гибели (апоптоза) клеток и появление структурных изменений клеточной стенки [135].

Так, например, по данным А.В. Широковой и В.Д. Самуилова и Б.Ф. Ванюшина (2001) запрограммированная гибель клеток – естественный процесс, предназначенный для элиминации поврежденных клеток, «ненужных» по программе морфогенеза и индивидуального развития организма в функциональном отношении на данный момент клеток, т.е. их смерть заранее генетически обусловлена, изначально закодирована в геноме, в отличие от некроза, который представляет собой патологическую форму гибели клеток в результате их острого повреждения, разрыва оболочки, высвобождения цитоплазмы и индукции воспалительного процесса [19, 113, 146].

Впервые проявление РСЧ на отдельных образцах *Cerapadus* и *Padocerus*. и формах рода *Cerasus* Mill. отмечено М.С. Чеботаревой, А.П. Кузнецовой и В.В. Шестаковой в виде темно-коричневых мелких пятен (0,5-2,0 мм), быстро сливающихся, обычно занимающих всю поверхность листа, с нижней (на сильно восприимчивых сортах) и с верхней стороны листа образующих обильное спороношение [133, 145]. Наблюдаемая реакция сверхчувствительности, выражающаяся в очень ограниченном росте патогена, отсутствии видимых симптомов заболевания и часто локальных некротических повреждениях органа

или ткани, снижает количество первичного инокулюма и приводит к уменьшению распространения и роста патогена [83, 135].

К.М. Попкова отмечает, что реакция сверхчувствительности является важным фактором иммунитета к факультативным паразитам, в том числе к грибам и фитопатогенным бактериям, гибель которых наступает в результате отравления образующимися токсическими веществами. В этом случае защитная реакция направлена непосредственно против возбудителя инфекции [106]. По реакции сверхчувствительности можно судить о перспективности использования отборных форм в селекции. Данная реакция относится к вертикальной устойчивости, контролируемой олигогенами [18, 83, 106].

Среди основного сортимента черешни и вишни иммунных форм не найдено [67, 68, 195]. Ряд ученых в своих работах показывает, что степень поражения черешни и вишни коккомикозом изменяется в зависимости от сортовых особенностей, возраста насаждений, погодных условий, подвоя и других факторов, в том числе от расположения в саду (рис. 2) [51, 65, 67, 115].

В условиях Краснодарского края сорт черешни Спутник в период 1989-2000 гг. поражался на 3 балла и выше, а по данным за период 2006-2012 гг. выделен как слабо восприимчивый [67, 106]. На протяжении длительного времени многие исследователи выделяют сорт черешни Франц Иосиф как источник полигенной устойчивости к болезни, у других авторов он отнесен к средне поражаемым [68, 95].

К выше перечисленным факторам так же относится варьирование степени поражения в разных зонах произрастания сортов.

Так, по данным ряда исследователей, вишня Краснодарская сладкая в Центральном регионе относится к слабо поражаемым сортам, а в условиях Краснодарского края по данным И.Г. Мищенко и С.В. Прах этот же сорт сильно восприимчив к коккомикозу, вишня Молодежная так же считается слабо поражаемой в Центральной части России, в условиях же Краснодарского края она отнесена к средне поражаемым формам [6, 95].

По сравнению с популяциями из других регионов наиболее вирулентна популяция из Краснодарского края, т.к. в ней большой процент 3 и 4 расы. Причиной могут быть большие площади, занимаемые черешней и вишней. Кроме того, вероятно предположение о влиянии на расовый состав специфических условий климата [83]. Четвертая раса поразила донор устойчивости к коккомикозу Алмаз, содержащий ген А, переданный формам от Падоцеруса-М. Поэтому необходимо тщательно изучать все выделенные доноры и источники устойчивости к коккомикозу, производные от черемухи Маак. Результаты исследований подтвердили наши предположения, что у форм селекции ВНИГИСПР им. И.В. Мичурина (г. Мичуринск) и ВНИИСПК (г. Орел) в наших условиях преодолевается моногенная устойчивость к коккомикозу. Так, выделенные как высоко устойчивые в Тамбовской области образцы: Акварель, Бриллиант, Луч, Романтика, Харитоновская при эпифитотийном развитии болезни в некоторых регионах Краснодарского края поражаются до 3-х баллов [64, 78].

А.П. Кузнецовой была изучена устойчивость сортов черешни и вишни рода *Cerasus* Mill. к коккомикозу в полевых условиях, а так же разработаны методы оценки устойчивости сортообразцов черешни к коккомикозу и монилиозу по итогам многолетних испытаний с помощью статистических методов при искусственном заражении и отбор источников устойчивости для создания хозяйственно-ценных форм, но в связи с изменившимися погодно-климатическими условиями и изменившимся составом популяции коккомикоза необходимо дальнейшее изучение перспективных форм рода *Cerasus* Mill. и создание комплексного экспресс-метода оценки устойчивости с использованием анатомо-морфологических, физиолого-биохимических показателей, который позволит ускорить селекционный процесс и разделять растения по устойчивости еще на ранних сроках их развития [67, 68, 69, 70, 73, 74, 76, 78]. Для разработки необходимых экспресс-методов оценки исходного материала на устойчивость к коккомикозу необходимо изучить механизмы устойчивости и соответствующие им типы иммунитета.

Как показал обзор литературы, наличие определенного типа устойчивости обусловлено соответствующими механизмами устойчивости. Часть из этих механизмов существует независимо от контактов с патогенами и относится к факторам пассивного иммунитета, другая часть активируется при узнавании чужеродного организма [105]. К пассивному (Вавилов, 1986) или конститутивному иммунитету относят все случаи устойчивости, связанные с механическими особенностями в строении и развитии органов растений, а также с синтезом компонентов вторичного метаболизма, препятствующих проникновению в растение патогенов, например, толстая кутикула, густое опушение, размер и форма устьиц, восковой налёт, эфирные масла, предварительное образование антибиотических соединений, содержащихся в здоровых растениях, а так же плотное строение хлоропластов, увеличенное количество ламелл с хлорофиллоносными структурами и, возможно, образование папилл – индуцированных структур клеточной стенки, которые образуют преграду для проникновения или инфицирования патогеном у растений многих видов [17].

В листьях устойчивых форм растений, очевидно, идут более интенсивные процессы новообразования клеточных структур. Среди структурно-анатомических особенностей большое значение может иметь также характер поверхности различных частей и органов растений [42, 157]. Достаточно противоречивы сведения о связи устойчивости с опушением листовой пластинки. Согласно исследованиям ряда ученых густота и длина трихом не относятся к признакам, маркирующим устойчивость [109, 165]. Б.А. Рубин и Е.В. Арциховская в своих работах отмечают, что поверхность листьев, покрытая восковым налетом или густым слоем волосков, трудно смачивается, что способствует скатыванию воды вместе с находящимися в ней спорами гриба, и снижает возможность заражения [111]. Другие же исследователи отмечают, что не поражаемые формы имеют менее опушенную поверхность, чем восприимчивые, у последних наличие большего количества волосков способствует задерживанию влаги, тем самым, создавая более благоприятные условия для развития

коккомикоза [110]. Так, восприимчивые формы винограда к одному из самых распространенных грибных заболеваний – альтернариозу, имеют большую опушенность, чем сортообразцы, не поражаемые данным патогеном [55, 152].

По мнению других исследователей, большое значение для внедрения патогена для некоторых растений имеет толщина кутикулярного слоя, хотя проведенные исследования в изучении этого вопроса говорят о неоднозначности его влияния на поражаемость [161].

Так, по данным L.W. Melanderand, J.H. Craigie толщина кутикулы у листьев томата и барбариса у устойчивых форм выше, чем у поражаемых [189]. Однако, по данным исследователя F.G. Lupton возбудитель мучнистой росы *Triticum* и *Aegilops* легко проникает даже через толстый кутикулярный слой [185].

В случаях, когда покровные ткани в силу особенностей своего строения затрудняют внедрение патогена, местом проникновения его гиф могут служить устьица [112]. Ряд исследователей считает, что количество и размеры устьиц влияют на поражаемость лишь в том случае, когда кутикула слишком прочна и грибок не может проникнуть через нее во внутренние ткани [96, 112]. При этом имеются различные сведения о зависимости устойчивости растений к болезни от числа устьиц на единицу поверхности, их линейных размеров. Уорд, изучая поражаемость пшеницы ржавчиной, доказал, что устойчивость последней не связана с устьицами, а исследователи С.М. Мотылева, М.Е. Мертвищева и др. отмечают, что у восприимчивых к коккомикозу форм рода *Cerasus* Mill. наблюдается большее количество устьиц, чем у устойчивых, производных [32, 96, 165]. Эти же ученые придают большое значение в устойчивости к патогенам особенностям строения устьиц (наличию складок, валиков, расположению устьиц относительно общей поверхности листа [32, 96, 165]. Так же у не восприимчивых форм отмечено наличие воскового налета, который придает поверхности органов растения гидрофобные свойства, затрудняет ее смачивание и препятствует прорастанию спор [31, 152]. Сорта, обладающие плотными, глянцевыми, кожистыми с сильным восковым налетом листьями, поражаются коккомикозом слабо и имеют темно-зеленую окраску листьев, [42, 58, 122, 123].

Ряд исследователей отмечает, что большое значение в устойчивости против патогена имеют анатомические особенности растения [122, 147]. Так, О.С. Жуков и Е.Н. Харитонова в своих работах показывают, что гриб активно развивается в мезофилле листа, разрушая клетки эпидермиса и паренхимы у сильно восприимчивого сорта вишни Любская [43]. В результате сравнительного анализа поперечных срезов листа гибрида Алмаз, устойчивость которого была преодолена в 1986 г. в условиях Краснодарского края, и сорта вишни Любская те же ученые установили различия в их ультраструктурной организации и количественном соотношении основных энергетических органелл клеток листа – хлоропластов и митохондрий. Так, характерным признаком высокоустойчивых растений является плотное строение хлоропластов, в которых отмечено наличие небольшого количества мелких крахмальных зерен и пластоглобул, увеличенное количество ламелл с хлорофиллоносными структурами. Митохондрий много, матрикс очень плотный, кристы мелкие, удлинённой формы, выражены слабо. У восприимчивого сорта вишни Любская в клетках мезофилла хлоропласты сложены более рыхло, увеличены межламеллярные пространства. Почти в каждый хлоропласт включены очень крупные крахмальные зерна и многочисленные пластоглобулы. Митохондрии значительно мельче, чем в мезофилле листа иммунного гибрида, и они имеют менее плотный матрикс. При поражении сорта Любская коккомикозом в клетках мезофилла, прилегающих к зоне некроза, по мере накопления токсинов происходят деструктивные изменения, развиваются гидролитические процессы – набухают и сильно увеличиваются в размерах митохондрии и хлоропласты, в цитоплазме скапливаются многочисленные осmioфильные образования. В дальнейшем происходит деструкция цитоплазматических компонентов. И.И. Туровский, О.С. Жуков, Л.А. Щекотова считают, что развитие паразита не связано с толщиной эпидермиса или мезофилла листовой пластинки [43, 122].

В результате анализа литературных данных о различных механизмах пассивного иммунитета, препятствующих проникновению патогена внутрь листа, выявлено, что у растений существует большое разнообразие защитных

механизмов, обеспечивающих устойчивость при внедрении патогенов в ткани и существуют противоречивые данные об анатомо-морфологических показателях, связанных с устойчивостью.

Большое значение в изучении иммунитета является выявление барьеров активного иммунитета, которые главным образом зависят от уровня физиолого-биохимических процессов и их особенностей в клетке листа [8, 17, 26, 63, 89, 102].

Основной путь воздействия специализированных патогенов (коккомикоза в том числе) на ткани растения-хозяина заключается в нарушении процессов активного использования энергии дыхания и солнечной энергии в инфицированной клетке. Сведения о веществах, вырабатываемых растениями для защиты от фитофагов, обширны, встречаются как в европейских, так и российских изданиях [88, 134, 159, 175].

К данным веществам, играющим важную роль в устойчивости растений к патогену, относятся фенольные соединения [43, 44, 47, 134, 157, 187, 193, 199].

Установлено, что устойчивость растений к поражению теми или иными патогенами часто коррелируется с высоким содержанием в их тканях фенольных соединений, которые оказывают ингибирующее действие на рост и размножение патогенна [181]. Отмечено повышение концентрации фенольных соединений при поражении растения патогеном, будь то грибы, бактерии или вирусы [46, 47]. Данная вспышка фенольных соединений сопровождается индукцией активности соответствующих биосинтетических ферментов, таких, как L-фенилаланинаммиак-лиаза, 4-гидроксилаза транс-коричной кислоты и некоторые другие [45, 48, 208].

Одно из наиболее характерных свойств фенолов – легкая окисляемость так же играет важную роль в защите от инфекции [45, 97, 159, 179]. Важную роль в окислительном метаболизме отводят хлорогеновой кислоте [112]. Увеличение концентрации фенольных соединений в инфицированной клетке при одновременном активировании окислительных процессов может привести к тому, что проникшие в клетку гифы паразита будут лишены кислорода [32, 125].

Один из вариантов противостояния растения атаке патогена – это синтез фенольного соединения (или нескольких соединений), характерного для метаболизма растения, обладающего фунгицидной (соответственно бактерицидной или противовирусной) активностью. Так, например, сорта лука с окрашенной шелухой устойчивы к патогенам *Colletotrichum* и *Diplodia*. Эти сорта синтезируют значительные количества протокатеховой кислоты, которая подавляет развитие обоих патогенов. В то же время эти сорта поражаются грибом *Aspergillus niger*, на который протокатеховая кислота не оказывает ингибирующего роста действия [203]. Гриб может использовать протокатеховую кислоту в качестве единственного источника углерода [41, 180].

У некоторых сортов апельсина подобную же функцию выполняет 2,3',4,5'-тетраоксистильбен, у моркови – 3-метил-6-метокси-8-окси-3,4-дигидроизокумарин. В древесине видов *Pinus* защитные функции принадлежат обладающему высокой фунгитоксичностью стильбену пиносилъвину [45, 186]. В листьях и зеленой оболочке плодов грецкого ореха (*Juglans regia*) и черного ореха (*J. nigra*) аналогичные функции выполняют нафтохинон юглон и его предшественник гидроюглон [32].

Особая роль в защите растений от патогенов отводится, по мнению многих исследователей, фитоалексинам, которые являются токсичными для патогенна [161]. Фитоалексины представляют собой специфические защитные агенты, образующиеся в результате ответной реакции на контакт растения с патогеном (обычно грибного происхождения).

В здоровых тканях фитоалексины, как правило, либо отсутствуют, либо содержатся в ничтожно малых количествах. N.T. Keen в своих работах продемонстрировал, что локальная концентрация фитоалексинов может быть достаточно высокой для того, чтоб ингибировать действие патогена. На примере патогенов гороха (*Pisum Sativum*) H.D. Van Etten с соавторами установили, что многие из них производят фермент писатиндеметилазу, который модифицирует фитоалексинписатин до менее токсичной формы [159]. Имеются исследования, которые косвенно подтверждают, что фитоалексинам отводится определенная

роль в ответе растения на воздействие грибных патогенов [174, 180]. В настоящее время изучены гены, контролирующие биосинтез ряда фитоалексинов [183]. Методами генной инженерии был осуществлен перенос этих генов в растения-реципиенты, относящиеся к другому виду, роду или даже семейству. Перенос гена писатиндеметилазы из патогена гороха *Necrotiahaematocssa* в патоген кукурузы *Cochliobolus heterostrophus* позволил последнему инфицировать растения гороха, что в свою очередь доказывает участие ФА в защитных реакциях растений, для которых встроенные гены являются чужеродными. [174, 204]. Поскольку их результаты открывают возможность использования генно-инженерных технологий для создания трансгенных сортов сельскохозяйственных культур, устойчивость которых к грибным фитопатогенам будет обусловлена экспрессией генов чужеродных высокоэффективных ФА [128, 147, 206].

К числу важнейших биохимических процессов, проявляющихся как при механическом повреждении, так и в ходе развития ответных реакций на внедрение патогенов, относится лигнификация [86, 137]. Известно, что образование механических барьеров представляет собой важную защитную реакцию растений против распространения инфекции [112]. Основное значение в образовании подобных барьеров, как при заживлении ранений, так и в случае заражения, имеет синтез суберина и лигнина – веществ, обладающих исключительной устойчивостью к действию микроорганизмов [32]. Предшественниками лигнина являются хлорогеновая и кофейная кислоты (кофейная кислота является депсидом хлорогеновой) [112]. Особое место в защитных реакциях при поражении растений занимает так называемый раневой лигнин. "Раневой лигнин" способен выполнять следующие функции:

- 1) увеличение сопротивляемости клеточных стенок растения механическому проникновению гриба;
- 2) защита против атаки грибных гидролитических ферментов;
- 3) препятствие диффузии грибных ферментов и токсинов;
- 4) предшественники лигнина способны инактивировать ферменты гриба;
- 5) защита при помощи лигнификации от гиф гриба [27].

Большее содержание хлорогеновой кислоты и лигнина в листьях создает условия, неблагоприятные для поражения их фитопатогенами [99, 100]. Защитные функции "раневого лигнина" более всего изучены на примере травянистых растений, в частности, злаков. Так, 20 из 22 испытанных грибных патогенов индуцировали лигнификацию в листьях пшеницы, тогда как дрожжи и бактерии подобной реакции не вызывали [32].

К веществам, обладающим защитными свойствами, так же относятся ферменты, участвующие в генерации активных форм кислорода (АФК) [166]. Благодаря работам ряда специалистов в значительной мере стала понятна последовательность событий, развивающихся при контакте растения с патогеном, в результате которых резко и многократно активируются локализованные в клеточной стенке и плазмалемме НАДФН-оксидаза, пероксидаза, оксалатоксидаза [47, 86]. Одна из форм АФК, перекись водорода, опосредует лигнификацию клеточной стенки, являясь сигнальной молекулой в запуске каскада защитных реакций растений, а в высокой концентрации может подавлять рост микроорганизмов, в то же время, в физиологических концентрациях H_2O_2 участвует в регуляции роста и дифференциации клеток растений [63].

В настоящее время интенсивно исследуется сигнальная роль хитина, хитозана и их олигомеров (ХОС), а также салициловой кислоты (СК), индуцирующих продукцию АФК, в защите растений от патогенов, и оказывающих регуляторное действие на многие физиологические процессы в растениях, включая индукцию устойчивости при атаке патогенов [85], предобработка индукторами, характеризующимися антистрессовым действием в сочетании с ярко выраженным ростстимулирующим эффектом, способствует формированию устойчивости и продуктивности растений.

Не менее важна роль белков в развитии разных форм совместимости патогена и растения-хозяина [32, 111, 135, 201]. Повышенный синтез белков – необходимое условие для функционирования таких естественных защитных механизмов, как продуцирование фитоалексинов и папилл [32].

Неоднозначное мнение ученых в отношении корреляции между повышением скорости синтеза белков над активностью их распада и развитием устойчивости в фитопатосистемах. Одними исследователями, на примере реакции сортов ржи на снежную плесень, показано, что независимо от способа питания грибов в поражаемых ими восприимчивых растениях происходит снижение содержания белка, в отличие от растений, проявляющих устойчивость к грибным заболеваниям, у которых, наоборот, усиливается скорость белкового синтеза и снижается активность протеолиза, что приводит к накоплению белков [169]. Другие же исследователи пришли к выводу, что изучаемая зависимость не абсолютна. В ряде случаев выявлено повышение интенсивности синтеза и содержания белка в тканях восприимчивых сортов после их поражения грибными патогенами [32, 147, 179]. Сведения об изменении концентрации белка у растения в ответ на внедрение патогена противоречивы и до конца не изучены.

При рассмотрении вопроса о роли органических кислот в устойчивости растений против грибных болезней ряд исследователей отмечает, что накопление органических кислот и аминокислот после действия патогена имеет защитный характер [111, 112]. Это связано с тем, что образующийся при распаде белков аммиак может нейтрализоваться путем связывания в аминокислотах и амидах. Активное дыхание и усиленное образование органических кислот в цикле Кребса в результате внедрения гриба дает возможность связывать аммиак, образующийся при катаболизме азотистых веществ, в аминокислоты и амиды. Таким образом, при действии патогена на растение происходят изменения в составе и количестве первичных продуктов фотосинтеза и сдвиги метаболизма, связанные с усилением катаболических процессов [99, 101]. Другие же исследователи в своих работах отмечают, что ответ растений на неблагоприятные условия среды (в том числе к патогенам) выражается в переходе основных реакций обмена веществ на менее интенсивный уровень [8].

Л.Я. Плотникова считает, что магний и др. катионы принимают участие в защитных реакциях растения [105]. Их роль в иммунитете заключается в регулировании активных метаболических процессов, направленных на

обезвреживание факторов патогенности, а так же активизирующих защитные механизмы растений (ферменты и токсины) [102]. Известно, что повышение температуры, а так же другие стрессовые воздействия вызывают кратковременное повышение уровня Ca^{2+} в цитозоле ($[\text{Ca}^{2+}]$ цит) растительной клетки и усиление продукции АФК, что активирует экспрессию стрессовых генов [184].

По данным ряда исследователей ионы кальция благодаря своим химическим свойствам играют ключевую роль во множестве биохимических реакций и физиологических процессах. При повышении концентрации кальция запускаются процессы энергетического обмена, секреция, пролиферация и многие другие. В тоже время, длительное увеличение концентрации кальция в цитоплазме токсично для клетки, т.к. может запускать агрегацию белков и нуклеиновых кислот, осаждение фосфатов и нарушение функций клеточных мембран.

Б.А. Рубин и Е.В. Арциховская и ряд других исследователей в своих работах отмечают, что заболевание растений сопровождается значительным ослаблением их фотосинтетической активности [103, 111]. Одной из причин снижения фотосинтетической активности является частичное отмирание листовой ткани в результате поражения факультативными грибами. Так, у зараженного гороха *Micosphaerella pinodes* энергия фотосинтеза понижалась тем сильнее, чем больше была степень поражения [27].

Как наблюдали еще Е.В. Дворецкая и А.М. Скуртул разрушение хлорофилла в инфицированных тканях начинается с его отделения от белкового компонента, гидролиз которого катализируется протеолитическими ферментами, при этом количество хлорофилла в пораженных листьях падает по мере увеличения активности протеолитических ферментов [28]. Следовательно, в связи с разрушением хлоропластов, происходящим под воздействием паразитических микроорганизмов, происходит уменьшение содержания хлорофилла [102, 112].

Рядом ученых установлено, что в механизме физиолого-биохимического барьера к развитию патогена на винограде защитную роль выполняет высокое общее содержание хлорофиллов в период заражения. Так, в проводимых исследованиях по винограду было установлено, что общее содержание

хлорофиллов было выше в среднем на 30 % у устойчивых к альтернариозу европейских сортов, по сравнению с высоко восприимчивыми межвидовыми гибридами [92, 152].

По данным Е.Н. Джигадло, Л.А. Щекотовой, Т.В. Морозовой устойчивые к коккомикозу мутанты отличаются повышенным содержанием триптофана и сухих веществ в листьях в период активного роста побегов [29].

Таким образом, литературный обзор показал наличие у растений широкого спектра различных механизмов устойчивости к патогенам, включающего анатомо-морфологические и физиолого-биохимические барьеры, в то же время следует отметить, что комплексная оценка устойчивости представителей рода *Cerasus* Mill. к коккомикозу по физиолого-биохимическим и анатомо-морфологическим показателям до настоящего времени не проводилась. Для правильной и своевременной оценки устойчивости представителей рода *Cerasus* Mill. необходимы методы, которые позволяют определять поражаемость растений коккомикозом.

1.2.1 Современные методы оценки устойчивости черешни и вишни к патогенам

Еще М.Е. Лобашев в своих научных трудах писал, что неточность методов исследования в биологии объясняется не хаотичностью и не неизмеримостью жизненных явлений, а отсутствием точных методов исследования жизни [85].

Успехи современной селекции на устойчивость к грибным патогенам во многом зависят от того, в какой степени селекционеры и фитопатологи применяют в своей практической деятельности современные методы исследований [133].

При создании сортов, устойчивых к болезням и вредителям, возникает необходимость оценки селекционного материала для отбора наиболее устойчивых форм [59, 64, 106, 120]. В настоящее время все методы оценки делятся на полевые и лабораторные [82, 129].

В полевых условиях черешню и вишню можно оценить как на фоне естественного заражения, так и при искусственном заражении листьев возбудителем болезни. Изучение одного и того же набора сортов осуществляют в течение 2-3 лет. Полевой учет проводят двумя методами: детальным и глазомерным. Детальный учет рекомендуется для начинающих исследователей и при оценке особо ценных сортов и гибридов. У каждого сорта отбирают 3-4 одновозрастных дерева нормального развития, на каждом из которых этикетировывают 4 ветви длиной 1,5-3 м первого и второго порядков, ориентированные по сторонам света. В процессе учета на каждом дереве просматривают по 100 листьев. Визуальную оценку проводят в период максимального развития болезни [109].

Характеристика сорту дается по высшему баллу поражения за несколько учетных лет (или в год эпифитотии) так как высший балл поражения отражает потенциал изучаемого сорта [43].

Средний и максимальный баллы поражения определяют в результате учета и высчитывают по формуле:

$$P = (n \cdot 100) / N$$

где P – распространенность болезни, N – общее количество учтенных органов (растений), n – количество органов (растений).

Развитие болезни рассчитывается по формуле:

$$R = (\sum (a \cdot b) \cdot 100) / (N \cdot k)$$

где R – развитие болезни (в %), $\sum (a \cdot b)$ – сумма произведений числа растений на балл поражения, N – общее количество учтенных органов, k – высший балл шкалы учета [90].

Для оценки устойчивости растений к грибным заболеваниям зарубежными исследователями применяется единая шкала из восьми градаций: 0 – иммунный образец, R – высокоустойчивый и устойчивый, MR – умеренно устойчивый, LM – гетерогенный или промежуточный с преобладанием устойчивой реакции, NM – гетерогенный или промежуточный с преобладанием реакции восприимчивого

типа, MS – умеренно восприимчивый, S – восприимчивый, VS – высоковосприимчивый [207]. М.С. Ленивцевой предложена детализированная шестибальная шкала учета поражения черешни и вишни, а также дополнительная шкала оценки устойчивости для образцов из группы *Cerapadus* и *Padocerus*, на листьях которых образуются некротические пятна без спороношения [83].

Полевые методы оценки устойчивости несомненно дают достоверную информацию по поражаемости изучаемых растений, но в тоже время они все не лишены недостатков [176]. В не эпифитотийные годы, когда создание инфекционных фонов сопряжено со значительными трудностями и затратами, более эффективными являются лабораторные методы.

Существует несколько способов оценки устойчивости косточковых к коккомикозу в лабораторных условиях. А.Ф. Колесниковой предложен следующий метод [60]. Верхнюю и нижнюю сторону предварительно смоченных листьев, срезанных в саду побегов, обрабатывают инокулюмом с помощью пульверизатора. Колбы с побегами ставят в камеры, представляющие собой каркасы, покрытые полиэтиленовой пленкой. На дно камеры помещают влажную марлю для поддержания необходимой влажности (до 96-99 %). Инфекционный материал готовят из смеси конидий природной местной популяции патогена (концентрация 200-250 спор в поле зрения микроскопа при 90-кратном увеличении). По истечении 8-9 суток после заражения учитывают степень поражения по следующей шкале:

0 – поражение отсутствует;

0,1 – на листьях некротические пятна без спороношения;

1 – пятна занимают 10 % площади листа, спороношение единичное;

2 – спороносящие пятна занимают 10 – 25 % площади листа;

3 – пятна со спороношением составляют 26 – 50 % площади листовой пластинки;

4 – поражено 50 – 70 % площади листа;

5 – пятна занимают всю поверхность листа, спороношение обильное;

М.С. Ленивцевой и др. (2010) предложен метод заражения высечек листьев

на растворе бензимидазола, а при оценке устойчивости используется четырех балльная шкала поражения [83]. А.А. Мелишкевич для оценки устойчивости предлагает искусственное заражение с помощью микрокамер [88].

Американскими исследователями P.S. Wharton, A. Iezzoni, A.L. Jones предложены методы изучения устойчивости одно-четырёхдневных листьев как молодых, так и взрослых растений. При оценке поражаемости так же, как у А.Ф. Колесниковой используется пятибалльная шкала поражения [60].

Немецкий ученый Mirco Schuster использует для оценки устойчивости метод заражения суспензией спор (концентрацией 1×10^6) листьев или высевок, которые помещают в чашки Петри на фильтровальную бумагу, смоченную однопроцентным раствором сахарозы. Оценивают поражение через 12 дней по четырех балльной шкале [195].

При использовании различных методов оценки устойчивости все исследователи относят генотипы, поражение которых не превышает 2-х баллов к устойчивым, свыше трех баллов к восприимчивым. Американские и отечественные исследователи выделяют так же средне устойчивые формы (с полигенным типом устойчивости), балл поражения которых не превышает 2 [204, 205].

Все предложенные лабораторные методы оценки устойчивости неоспоримо являются основными в оценке поражаемости растений, но они более длительны и затратны, и позволяют давать предварительную оценку образцу на степень его устойчивости к патогену лишь после взаимодействия растения с патогеном [60]. Другими словами, все ранее рассмотренные методы как полевые, так и лабораторные предусматривают прямой контакт двух партнеров патологического процесса, причем для одного из них – патогена непременно должны быть созданы оптимальные условия, то есть, необходим инфекционный фон. Такие способы оценки называются прямыми.

Наибольший интерес в последние годы приобретают косвенные методы оценки устойчивости сортообразцов: физико-химические, анатомо-морфологические и генетические, которые позволяют еще на ранних стадиях

развития растения определять его степень устойчивости к патогену [30, 70, 73, 74, 77, 100, 129, 170]. К косвенным так же относятся следующие методы: определение устойчивости по реакции растений на токсические выделения патогенов; по действию фитонцидов растений на патогены; по изменчивости культуральных признаков на естественных питательных средах; использование показателей физиологической реактивности растений [91, 129].

При использовании токсинов и экстрактов фитопатогенных грибов и бактерий об устойчивости судят по реакции растений на введение культуральной жидкости или токсинов в их ткани путем нанесения на поверхность либо помещения срезанных растений или их частей в растворы, содержащие продукты метаболизма фитопатогенного гриба или бактерий (группа биологически активных веществ: ферментные белки, соединения распада белковой молекулы (аммиак, мочевины и др.), полисахариды, альдегиды, кислоты и т.д. [77, 129].

При определении устойчивости по действию фитонцидов учитывается тот факт, что основой иммунитета растений служит фитонцидообразование – способность растительных клеток в процессе своей жизнедеятельности внеклеточно выделять антимикробные яды. При постановке опытов необходимо иметь в виду, что сама схема опыта определяется спецификой исследований и может значительно изменяться [129].

Об устойчивости растений к патогену при использовании метода оценки устойчивости по изменчивости культуральных признаков на естественных питательных средах используют выжатый из растений сок или экстракт из тканей растения. При этом наблюдая за ростом, развитием патогена, учитывают такие показатели, как энергия роста колоний, пигментация среды, характер воздушного мицелия гриба, время начала проявления спороношения и другие показатели, характеризующие уровень агрессивности. По состоянию колоний и скорости их роста судят об устойчивости или восприимчивости растений, из которых готовили настои. Устойчивость растений определяется по совокупности полученных показателей. При изучении устойчивости сортов и видов плодовых деревьев к факультативным паразитам рекомендуется применять выращивание

патогенов на агаризированных средах, приготовленных из водных вытяжек поражаемых органов растения – хозяина [129].

Показатели физиологической реактивности растений могут служить дополнительными критериями для оценки устойчивости к факультативным паразитам при отборе и селекции сортов. Так, устойчивость пшеницы к возбудителям корневой гнили неспецифична: она связана с общей устойчивостью растений к неблагоприятным условиям внешней среды. У мягкой пшеницы холодостойкость обычно сопровождается засухоустойчивостью и меньшей поражаемостью гельминтоспориозом, а у твердой пшеницы засухоустойчивость, наоборот, сопровождается сильным поражением этой болезнью. В то же время холодостойкость обусловлена более высокой концентрацией сахаров в клеточном соке. При меньшей их концентрации метаболиты возбудителя обладают большей токсичностью для растений. Таким образом, по холодостойкости и концентрации сахаров можно отбирать формы мягкой пшеницы на устойчивость к корневой гнили.

Об общей жизнеспособности растений можно судить по результатам выдерживания семян в воде температурой 45 °С в течение 4 ч или при 48 °С в течение 3 ч. Как показывают результаты сравнительных испытаний, семена, сохраняющие жизнеспособность после такой обработки, обычно происходят от растений, устойчивых к ряду факультативных паразитов.

Косвенным показателем устойчивости свеклы к корнееду могут служить высокая энергия прорастания семян и их способность прорасти в солевых растворах повышенной концентрации.

Исследователи Т.М. Хохрякова, Н.М. Вольвач, О.Н. Барсукова и др., М.С. Мотылева, М.Е. Мертвищева считают, что при оценке устойчивости плодовых растений к патогену по анатомо-морфологическим параметрам, необходимо учитывать особенности строения покровных тканей растения, толщину кутикулярного слоя, характер опушения листьев, количество устьиц, размеры и формы устьичных отверстий, строение древесины и др. [96, 129].

Наблюдения проводятся как с помощью обычных приемов анатомических

исследований, так и с помощью методов сканирующей электронной микроскопии, с использованием высокочастотного импульсного генератора [96, 129].

Так, толщина кутикулы измеряется окулярным метрометром на поперечных срезах с помощью обычного биологического микроскопа, а количество устьиц листа путем их подсчета в поле зрения микроскопа на срезах нижнего эпидермиса. Существенность различий полученных характеристик у разных сортов и степень их связи с развитием болезни устанавливается с помощью статистических методов. При использовании косвенных методов оценки устойчивости нет необходимости проводить сравнительное испытание на инфекционном фоне. Исследователь отбирает нужные ему растения не путем непосредственной оценки поражаемости болезнью, а на основе выявления отдельных особенностей и показателей анатомо-морфологического, физиологического или биохимического характера, которые коррелируют с устойчивостью к болезни, поэтому контакт растения с патогеном не предусмотрен.

Косвенные методы, безусловно, предназначены для предварительной оценки исходного материала и материала, получаемого на начальных этапах селекционного процесса. Кроме того, они позволяют дать предварительную оценку устойчивости, когда исследователь испытывает затруднения с сохранением, накоплением или наработкой инфекционного материала, а иногда и в случаях его отсутствия [75, 96, 121].

Еще одним важным фактором является применение статистических методов в селекции [33, 81, 130]. С помощью грамотного использования методов статистики возможно прогнозирование наследования признаков, а, следовательно, и правильный подбор родительских пар, исследование взаимосвязи признаков помогает в прогнозировании отбора перспективных гибридов. Но сильным ограничительным аргументом являются различные случайные явления при скрещиваниях и наследовании признаков, поэтому следует осторожно подходить к статистическим прогнозам, проводить исследования только с большим числом исследуемых гибридов и делать отбор не по какому-то одному, а по нескольким

косвенным признакам, коррелирующим с селектируемыми.

В приведенном выше обзоре литературы сделана попытка рассмотреть современное состояние ряда различных проблем, связанных с биологией возбудителя коккомикоза у черешни и вишни и их гибридов, его специализацией, внешнем проявлении болезни и механизмами патологического процесса, основными причинами варьирования степени поражения, существующими типами устойчивости, а так же методами оценки поражаемости болезнью.

Анализ литературных источников показал, что имеются сложности выделения устойчивых и слабо восприимчивых форм рода *Cerasus* Mill. к коккомикозу из-за высокой изменчивости состава популяции гриба *Blumeriella jaapii* Rehm. V Arch., особенно в условиях юга России, причиной которой является наличие в цикле развития патогена сумчатой и конидиальной стадий, а так же половой. Благодаря чему быстро преодолеваются механизмы устойчивости, которые контролируются одним геном. Отмечено значительное варьирование степени поражения в зонах произрастания сортов, изменение степени поражения черешни и вишни коккомикозом в зависимости от сортовых особенностей, возраста насаждений, погодных условий, подвоя и других факторов.

На данный момент сведения о механизмах устойчивости плодовых культур к фитопатогенам противоречивы, а существующие методы оценки устойчивости растений ориентированы на получение объективных результатов, главным образом, на опыты по искусственному заражению, и представляют собой трудоемкий и дорогостоящий процесс, часто не учитывающий временную и пространственную изменчивость в системе «хозяин-патоген-среда».

В связи с изменившимися погодно-климатическими условиями и доказанной изменчивостью внутри популяции патогена, работа по нахождению физиолого-биохимических и анатомо-морфологических параметров устойчивости к коккомикозу у представителей рода *Cerasus* Mill. очень актуальна.

Анализ имеющихся данных и наличие в СКЗНИИСиВ большой коллекции, полученной в результате направленной селекции на устойчивость к коккомикозу отдаленных гибридов, и современной приборно-лабораторной базы сделал

возможным проведение работ по нахождению физиолого-биохимических и анатомо-морфологических показателей и их параметров, связанных с устойчивостью, а так же выявил направления в разработке ускоренных методов оценки устойчивости растений к коккомикозу. В связи с изложенным в задачу нашей работы входило изучение физиолого-биохимических и анатомо-морфологических характеристик форм рода *Cerasus* Mill. различной поражаемости патогеном для нахождения показателей, связанных с устойчивостью к болезни, и использование их при выделении перспективных для селекции генотипов. Рассмотрению этого вопроса посвящены наши исследования, результаты которых приведены в работе.

2 ОБЪЕКТЫ, УСЛОВИЯ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

2.1 Объекты исследований

Работа выполнена в 2010-2014 гг. в лаборатории физиологии и биохимии растений и проблемно-аналитическом центре коллективного пользования ФГБНУ СКЗНИИСиВ, ЗАО ОПХ «Центральное», г. Краснодара. Схема посадки 5 × 1 м.

В качестве материала для оценки устойчивости к коккомикозу в полевых условиях (естественном фоне поражения) была использована коллекция форм рода *Cerasus* Mill. (328 растений), в основном представленная гибридами селекции СКЗНИИСиВ (280 растений), полученными с помощью методов отдаленной гибридизации и биотехнологии в результате направленной селекции на адаптивность к биострессорам в изменяющихся условиях среды. Год посадки коллекционных участков – 2008, 2009, схема посадки – 5 × 1 м (Приложение Б). Для выявления морфологических показателей, связанных с устойчивостью к коккомикозу, использовались сеянцы (56 шт.) семьи (вишня Булатниковская × (*C. lannesiana* №2 × черешня Франц Иосиф)) первого и второго года жизни.

Общая характеристика родительских форм изучаемых гибридов:

1. Вишня Норд Стар. Сорт выделен по высокой устойчивости к коккомикозу (происхождение – США). Дерево слаборослое (до 2 м), скороплодное. Сорт самоплодный, среднепоздний. Плоды массой 4-5 г. Зимостойкий [43].

2. Вишня Студенческая. Выведен А.Ф. Колесниковой и Г.Б. Ждановой во ВНИИСПК. Относительно устойчив к поражению коккомикозом. Отличается крупными плодами, высокой зимостойкостью [43].

3. Черешня Бигарро Оратовского. Сорт получен в Институте орошаемого садоводства УААН. Устойчив к коккомикозу. Высокоурожайный. Зимостойкость высокая, устойчив к высоким летним температурам и засухе [107, 124].

4. Черешня Полянка. Позднеспелый сорт черешни селекции Института орошаемого садоводства УААН. Получен от скрещивания в 1934 году сортов Франц Иосиф и Вильгельмина Клейндинст. Селекционеры М. Т. Оратовский, Н. И. Туровцев. Данный сорт устойчив к коккомикозу и к весенним заморозкам [106].

5. Черешня Франц Иосиф. Среднепоздний сорт западноевропейского происхождения. Средне поражаемый коккомикозом и среднезимостойкий сорт [52].

6. Вишня Молодежная. Сорт выведен во Всероссийском селекционно-технологическом институте садоводства и питомниководства. Высоко продуктивный, скороплодный, с ежегодным плодоношением, самоплодный, отличается высокими вкусовыми качествами плодов. Поражение коккомикозом до 3 баллов [10].

7. Чудо-Вишня – вишне-черешневый гибрид (дюк). Выведен на Артемовской станции. Отличается крупными плодами, прекрасными вкусовыми качествами, слабой восприимчивостью к коккомикозу [10, 109].

В качестве носителей признака не поражаемости коккомикозом взяты образцы восточно-азиатских видов [38, 76, 83, 132]:

Cerasus lannesiana №2 – вишня родом из Курильских островов. Родина – Япония. Предположительно, стабилизировавшийся спонтанный гибрид японских видов. Дерево среднерослое, обладает средней зимостойкостью. Является донором устойчивости к коккомикозу. При скрещивании с неустойчивыми формами вишни и черешни выступает в качестве материнской формы, все гибриды устойчивы к заболеванию [38, 67, 133].

Cerasus serrulata (Ht.) – вишня родом из Японии. Среднерослое дерево. Цветение раннее. Плодоношение обильное (до 20 кг с дерева). Плоды кисло-сладкие, с легкой горечью, массой 0,8-0,9 г. Обладает высокой устойчивостью к коккомикозу, к подмерзанию деревьев и цветковых почек [76].

Образец *Cerasus canescens* (К-3544) – вишня родом из Китая. Низкорослое дерево. Цветение раннее. Плоды мелкие, массой до 1 г. Обладает средней зимостойкостью. Является донором устойчивости к коккомикозу [68].

Образец *Cerasus yedoensis* – вишня родом из Японии. Низкорослое дерево. Цветение раннее. Плоды мелкие, массой 0,7 г. Обладает средней зимостойкостью. Является донором устойчивости к коккомикозу [76, 132].

Образец *Cerasus incisa* – вишня родом из Японии, источник слаборослости. Цветение раннее. Плоды кисло-сладкие, массой 0,4 г. Высокая устойчивость к подмерзанию деревьев и цветковых почек. Является донором устойчивости к коккомикозу [84, 67].

Выявление коррелятивных связей между морфологическими показателями сеянцев и устойчивостью к коккомикозу проводилось на образцах семьи (вишня Булатниковская × (*C. lannesiana* « × черешня Франц Иосиф)).

Изучение анатомо-морфологических (количество устьиц, толщина кутикулы, опушенность листовой пластинки) и физиолого-биохимических показателей листа проводилось на генотипах рода *Cerasus* Mill. с различной степенью устойчивости к патогену.

Достоверность неравенства, позволяющего разделять изучаемые формы на устойчивые и поражаемые, проверялась на образцах (51 шт.), взятых из различных эколого-географических районов в разные годы исследований (Приложение Г).

2.2 Условия проведения исследований

Среди субъектов Северного Кавказа Краснодарский край является одним из наиболее крупных производителей высококачественной продукции в регионе, на долю которого приходится 23 % всей производимой в стране продукции плодоводства (около 600 т. тонн в год) [34, 116].

Территория края по совокупности почвенно-климатических факторов разделена на четыре различные зоны плодоводства: северную, прикубанскую,

предгорную и черноморскую, которые в свою очередь подразделяются на подзоны. Размещение плодовых культур по зонам (подзонам) края неодинаково и связано как с разнообразием почвенно-климатических условий территории, так и с общей стратегией развития садоводства в южном регионе [1, 2].

Исследования проводились на базе ЗАО ОПХ «Центральное» и ФГБНУ «Северо-Кавказского зонального НИИ садоводства и виноградарства» в период с 2010 по 2014 гг.

Опытно-производственное хозяйство «Центральное» расположено в Прикубанской зоне центральной подзоны плодового садоводства, которая включает в себя наибольшие площади садов всего региона. Климат Прикубанья мягкий, осадков выпадает от 630 мм на северной границе, до 760 мм – ближе к горам, что создает благоприятные условия для развития коккомикоза. Зона характеризуется сильными годовыми колебаниями температуры, причем минимум доходил до 32,5 °С, а максимум – до 40 °С тепла [1].

Рельеф центральной подзоны равнинный, почвенный покров представлен черноземами выщелоченными сверхмощными малогумусными (от 2,0 % до 2,3 %), мощность гумусного горизонта более 150 см. Черноземы выщелоченные, средне обеспечены подвижными формами фосфора и калия, характеризуются нейтральной или окислой реакцией среды, обладают достаточно благоприятными физическими свойствами [2].

Период активной вегетации в зоне исследований составляет 190-200 дней. Возобновление вегетации на территории прикубанской зоны плодового садоводства Краснодарского края обычно наступает в третьей декаде марта – начале апреля, что соответствует стадии начала разлета аскоспор возбудителя коккомикоза (вторая декада апреля). Сумма активных температур составляет 3200-3600 °С. Лето жаркое, средняя месячная температура июля составляет 22-25 °С, а максимальные значения могут повышаться до 38-40 °С. Годовое количество осадков составляет 672±112 мм, что достаточно для плодовых деревьев [1, 2].

Для успешного заражения растений грибным патогеном (в том числе коккомикозом) необходимы благоприятные условия внешней среды, и в свою

очередь, определяющие существование популяций патогенов и интенсивность проявления заболевания [32, 177].

Важными и определяющими эпифитотийность года для развития инфекции коккомикоза являются такие факторы, как температурный режим и обеспеченность влагой. Апрель-май должны быть достаточно дождливыми и теплыми, так как в этот период происходит созревание и вылет аскоспор и конидий, которые являются источником первичной инфекции и ее распространения. Предикторы прогноза развития коккомикоза на следующий вегетационный период – распространенность болезни и сумма осадков в октябре – ноябре предыдущего года [107].

Погодные условия 2010 года создали условия для массового заражения растений и эпифитотийного развития болезни (поражение восприимчивых сортов – 100 %). Весенний период преимущественно был теплым с обильными осадками в марте, количество которых превысило норму на 58,6 мм, что положительно сказалось на развитии и распространении коккомикоза. В мае наблюдался недобор осадков по сравнению со среднегодовыми данными, что составило 44,39 % ниже нормы. Среднемесячная температура за весь период составила 12,4 °C, что на 1,77 °C выше нормы.

Летний период 2010 года характеризовался преобладанием жаркой и сухой погоды. В первой половине лета (июнь-июль – период максимального развития инфекции в условиях Краснодарского края) средняя температура воздуха была на 4,28 °C выше нормы, так же был отмечен недостаток осадков в июле и августе (31,33 %....46,67 % ниже нормы).

Осень 2010 года была теплая и достаточно дождливая. Много осадков выпало в октябре, превысив норму на 42 мм, создав благоприятные условия для развития коккомикоза на следующий год. В сентябре наблюдался недобор – на 20,4 мм ниже нормы. Средняя температура воздуха была 15,1 °C, что превысило норму на 3,68 °C (Приложение А).

В зимний период 2010-2011 гг. наблюдалось значительное выпадение осадков, среднее количество которых превысило норму на 60,4 %. Наиболее

холодным был январь, минимальная температура опускалась до минус 15,8 °С. Максимальное промерзание почвы наблюдалось в феврале до 9 см (приложение А.1).

Начало развития конидиальной стадии гриба, которая является источником распространения инфекции в вегетационный период, в 2011 году было дождливым и теплым. С апреля по июнь выпало 99,5 мм осадков, что на 42,14 мм больше нормы. Наибольшее количество выпавших осадков пришлось на май, которые способствовали рассеиванию аскоспор и первичному заражению.

Во второй половине вегетационного периода (июль - сентябрь) преобладала умеренно жаркая и сухая погода. Наибольшее количество осадков выпало в августе – 80,6 мм, что на 31,4 мм выше нормы. Среднемесячная температура за летний период составила 24,5°С, что превысило норму лишь на 2,42 °С. Максимальная температура поднималась до 32,6 °С.

Осенний период 2011 года характеризовался теплым сентябрем и октябрем. Среднемесячная температура была в пределах нормы. Ноябрь был холодным, первые морозы были отмечены уже в начале месяца, минимальная температура опускалась до минус 11,5 °С.

Зимний период 2011-2012 гг. характеризовался достаточно сильными морозами, большая часть которых пришлась на конец зимы, что привело к ослаблению деревьев и способствовало повышению агрессивности патогена. Минимальная температура превысила норму в феврале на минус 4,23 °С. В этом же месяце наблюдалось наибольшее количество выпавших осадков, что превысило норму на 20,1 мм. Последняя декада января была аномально теплая с небольшим количеством осадков в течение всего периода (Приложение А.2).

Весна 2012 года была умеренно теплой и дождливой, и необычно ранней, благоприятной для прогрессивного развития патогена. Средние температуры весенних месяцев отличались от среднемноголетних среднемесячных температур, превышая их на 9,1 °С, что повлекло за собой раннее развитие коккомикоза (уже в первой декаде мая) и увеличение продолжительности периода поражения болезнью. Выпадение осадков было не равномерным, в апреле наблюдался их

недобор по сравнению со среднемноголетними данными, но это не повлияло на начало развития болезни, так как массовый вылет аскоспор произошел во второй декаде апреля, во время цветения вишни и черешни. Наиболее влажным был май, превысив норму на 17,3 мм, что способствовало первичному заражению коккомикозом. Погодно-климатические условия 2012 года способствовали максимальному проявлению патогена на черешне и вишне.

В условиях ЗАО ОПХ «Центральное» лето 2012 года было умеренно жарким и сухим. Средняя температура воздуха за летний период составила 25,2 °С, что на 3,12 °С выше среднемноголетней среднемесячной температуры. Осадки в период максимального проявления инфекции распределялись не равномерно. В течение трех месяцев выпало 33,9 мм осадков, что составляет 58,1 % отклонения от нормы. Так, в августе выпало всего 3,5 мм осадков, что было ниже среднемноголетней месячной суммы осадков на 44,5 мм.

Осенний период характеризовался аномально теплой и сухой погодой (Приложение А.3).

Зимний период 2012-2013 года отличался теплой погодой, с небольшими осадками (особенно последняя декада января), что способствовало пробуждению плодовых культур и кустарников, набухание почек произошло еще в феврале. Во второй половине февраля отмечалось понижение температуры, вследствие чего ростовые процессы приостановились. Средняя температура воздуха была на 4,94 °С выше нормы. Минимальная температура воздуха опускалась за всю зиму до минус 8,8 °С.

Весенний период 2013 года способствовал развитию и распространению коккомикоза. Начало весны 2013 года характеризовалось обильными осадками и аномально теплой погодой во второй декаде: температура воздуха превысила норму на 3,4 °С, следствием чего стало необычно раннее возобновление ростовых процессов у плодовых и декоративных культур, что в среднем на 15 дней раньше средних многолетних данных.

Условия летнего периода 2013 года были благоприятными для развития эпифитотий коккомикоза на вишне и черешне. Так, наиболее дождливыми

оказались июнь и июль, среднее количество осадков составило 90,85 мм, что превысило норму на 27,35 мм. В июле наблюдалось выпадение ливневых осадков с градом, количество которых составило 160 % от нормы, и явилось причиной массового накопления инфекции, поэтому засуха в августе уже не смогла сдержать эпифитотийного развития болезни (поражение восприимчивых сортов – до 75 %). Сентябрь характеризовался прохладной погодой с обильным выпадением осадков (Приложение А.4).

Первая половина зимы 2014 года была теплой. При чем во второй декаде января и первой декаде февраля наблюдалась холодная погода, при этом выпадали осадки в виде ледяного дождя, ледяной крупы и снега. Средняя температура воздуха на 3,7 °С – 4,4 °С была выше нормы.

Весенний период 2014 года был дождливым и теплым, сумма осадков составила 156,7 мм. Наиболее дождливым был март. В период максимального проявления болезни (июнь-июль) наблюдалась теплая и дождливая погода, что создало благоприятные условия для развития и распространения инфекции. Наибольшее количество осадков выпало в июне и составило 114 % от нормы. Последняя декада июля и август были жаркими (приложение А – 5). В 2014 году наблюдалась сортовая особенность поражения коккомикозом [94].

Погодно-климатические условия четырех лет исследований были благоприятными для развития коккомикоза: условия зим позволяли грибу хорошо перезимовать, весенне-летние периоды были достаточно влажными и теплыми для успешного развития болезни; процент развития инфекции был выше 50.

2.3 Методы исследований

В годы исследований в полевых условиях были проведены следующие учеты и наблюдения:

1. Устойчивость форм черешни и вишни к коккомикозу в полевых условиях оценивалась согласно методическим рекомендациям М.С. Ленивцевой (2010) [83].

2. Оценка цветения и урожайности проводилась согласно общепринятой методике «Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур» Орел (1999) [109].

Физиолого-биохимические анализы листьев представителей рода *Cerasus* Mill., различной степени устойчивости к коккомикозу, выполнялись в лаборатории физиологии и биохимии растений и на базе Приборно-аналитического центра коллективного пользования ФГБНУ СКЗНИИСиВ. За анализируемый период были выполнены следующие анализы:

1. Определение общего содержания белка спектральным методом на приборе UNICO 2800 UV/VIS согласно общепринятой методике [104].

2. Содержание пигментов (суммы хлорофиллов *a* и *b*, каротинов) определяли спектрофотометрически на приборе UNICO 2800 UV/VIS согласно общепринятой методике В.Ф. Гавриленко (1975) [25].

3. Содержание в экстракте листьев свободных форм ионов металлов, фенолкарбоновых кислот, общего количества органических кислот определяли на системах капиллярного электрофореза серии Капель, пробоподготовку – на СВЧ-минерализаторе Минотавр 1 с использованием методик, разработанных в проблемно-исследовательской лаборатории СКЗНИИСиВ (2004, 2011). При определении подвижных форм щелочных и щелочно-земельных металлов использовали модифицированный метод, в котором рабочий электролит, содержащий бензимидазол, краун-эфир и винную кислоту, модифицировали добавлением однопроцентного изопропанола, что позволило улучшить разделение изучаемых катионов от органических катионов (амины, основания аммония, амиды и аминокислоты), содержащихся в вытяжке листа [61, 90, 153, 154].

4. Содержание лигнина в листьях растений определяли весовым методом [82].

Анатомо-морфологические признаки листа изучали согласно методикам с помощью светового микроскопа Olympus BX41 (исследовали устьица на нижнем

эпидермисе листа, толщину кутикулы, опушенность листовой пластинки в виде волосков) [55, 131].

Морфологические и биометрические показатели (измерения однолетних побегов, междоузлий этих побегов и морфологических параметров листьев: ширины, длины листа и кончика листа, количества зубчиков края листа, количества жилок, градус углов и др.), а так же выраженность каждого из апробационных признаков саженцев косточковых культур определяли согласно Методическим рекомендациям «Апробация посадочного материала плодовых, ягодных и орехоплодных культур в южной зоне пловодства» (2007) [108] (рисунок 1, Приложение В).



Рисунок 1 – Схема измерения морфологических параметров листа

Для статистической обработки использовались стандартные биометрические методы (корреляционный, регрессионный, дисперсионный анализы), а также методы из категории многомерных – дискриминантный и кластерный анализы [33, 56, 81, 87, 148, 149]. Все необходимые вычисления выполнены на IBM PC с помощью пакета программ Stat Soft STATISTICA 10.0.

Показатели экономической эффективности рассчитывались согласно общепринятой методике, усовершенствованной Е.А. Егоровым, Ж.А. Шадринной [90].

Оценка устойчивости представителей рода *Cerasus* Mill. к коккомикозу и выделение хозяйственно-ценных для селекции форм проводились по схеме, представленной на рисунке 2.

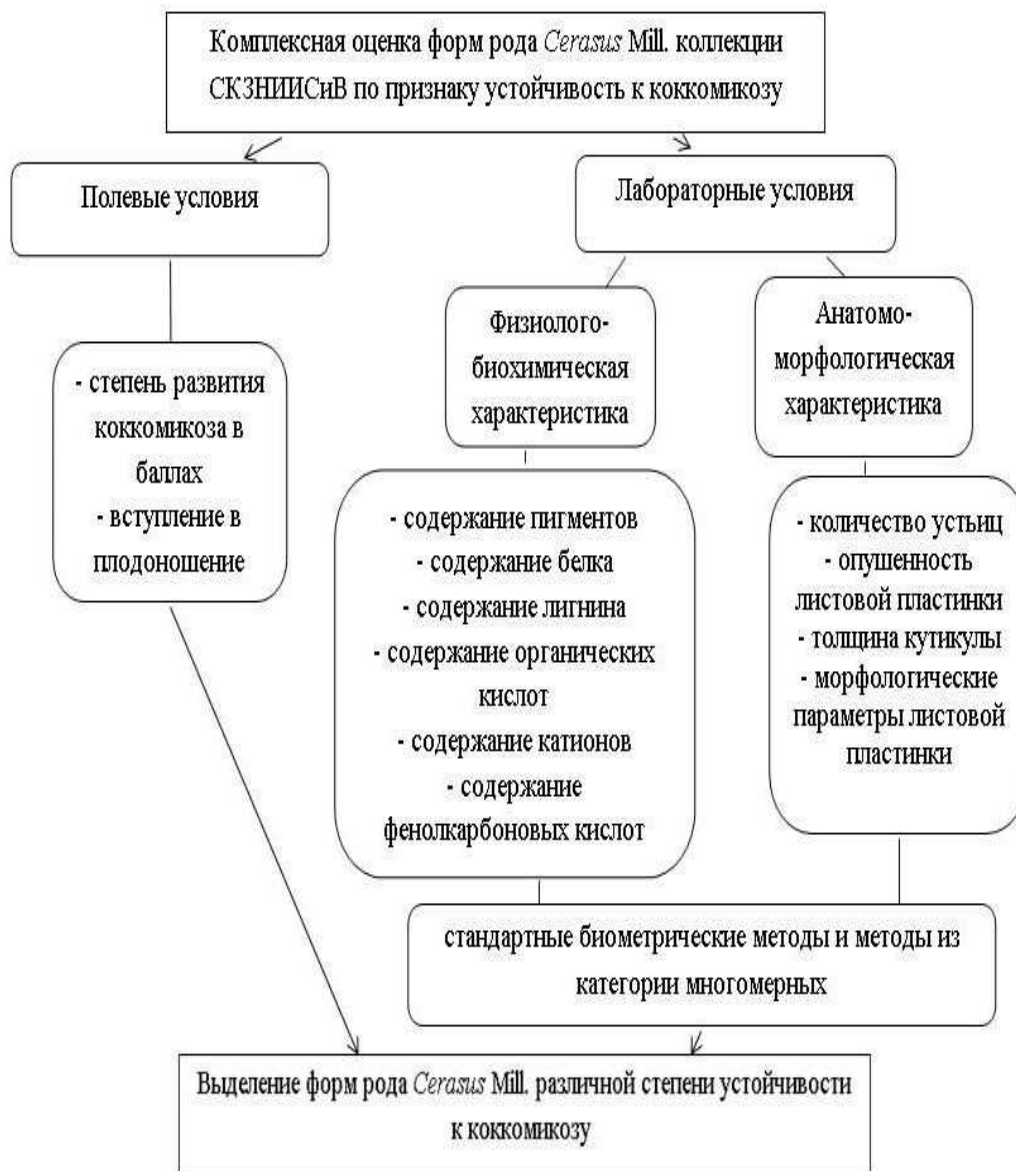


Рисунок 2 – Схема проведения исследований

3 РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

3.1 Полевая оценка гибридного материала коллекции СКЗНИИСиВ по степени и типам устойчивости к коккомикозу

В ФГБНУ СКЗНИИСиВ в результате направленной селекции на устойчивость к коккомикозу создана обширная коллекция вишне-черешневых гибридов, полученная на новой генетической основе с привлечением восточно-азиатских видов, которые не поражались болезнью в условиях Краснодарского края.

Были поставлены задачи: оценить по степени и по типам устойчивости коллекцию гибридов, полученную в основном от диких форм *C. serrulata*, *C. lannessiana*, *C. yedonensis*, *C. incisa*, *C. judii*, *C. canescens* (F_1 , F_2 , F_3), выделить формы, устойчивые к коккомикозу, которые являются более близкими по характеристикам к культурным сортам вишни и черешни и поэтому представляют больший интерес в селекции, подобрать модельные формы, четко различающиеся по типам устойчивости.

За исследуемый период (2011-2014 гг.) была проведена оценка нового гибридного материала коллекции СКЗНИИСиВ по степени устойчивости к коккомикозу.

Оценку новой коллекции (2008, 2009 гг. посадки) проводили на естественном фоне с учетом рекомендаций М.С. Ленивцевой [83].

С целью изучения динамики развития болезни было проведено визуальное детальное обследование коллекции с мая по сентябрь в течение вегетационных периодов. Учет поражаемости образцов оценивался каждые 15-17 дней и по максимальному баллу поражения устанавливали степень восприимчивости растений к коккомикозу. При этом первый учет был сделан в начале развития болезни, который в годы исследований: в 2011 году соответствовал первой декаде мая, а в 2012-2014 гг. – второй декаде мая.

Таким образом, обследование новой коллекции показало, что в генофонде имеются формы с различными типами устойчивости: непоражаемые (балл поражения 0-0,1); с полигенным типом устойчивости (с элементами горизонтальной устойчивости – балл поражения не выше 2); с поздним развитием инфекции (до 3-х баллов), сильно поражаемые (восприимчивые – балл поражения выше 3).

У сильно поражаемых (восприимчивых) сортов (вишен Любская, Краснодарская сладкая и черешен Валерий Чкалов, Успех) наблюдалось раннее проявление болезни уже в начале – середине мая, а обильное и продолжительное спороношение началось в первой декаде июня. В 2011 г. ПР (процент распространения) коккомикоза на черешне составил – 30 %, а на вишне – 100 %, что привело к осыпанию пораженных листьев, деревья остались без листвы уже к началу августа. В 2013 году наблюдался листопад на два месяца раньше обычного, даже температурный фактор не остановил развитие коккомикоза, что говорит о повышении агрессивности патогена.

Устойчивые формы, у которых развитие болезни протекало равномерно и умеренно (в более поздние сроки – в 1-ой декаде августа), и балл поражения не достигал максимума, а останавливался на 2, спорообразование было менее продолжительным и не таким обильным (интенсивность спороношения на данных сортах была в 13 раз меньше, чем на сильно восприимчивых, поэтому листья сохранялись на деревьях до конца вегетации), мы отнесли их к образцам с полигенным типом устойчивости (элементами горизонтальной устойчивости), что подтверждается теорией Ван дер Планка [18, 145].

Как показали наблюдения, у форм с поздним развитием нарастание инфекции шло медленно и достигло максимума лишь в конце вегетации растений, поэтому листопада не было, или он происходил уже в конце вегетации. У устойчивых образцов поражения не наблюдалось вообще или балл поражения соответствовал 0-0,1.

Все изучаемые нами растения были разделены на группы в зависимости от степени развития инфекции:

I группа – растения не поражались коккомикозом;

II группа – с полигенным типом устойчивости;

III группа – образцы с поздним развитием инфекции;

IV группа – сильно поражаемые формы (рисунок 3, 4).

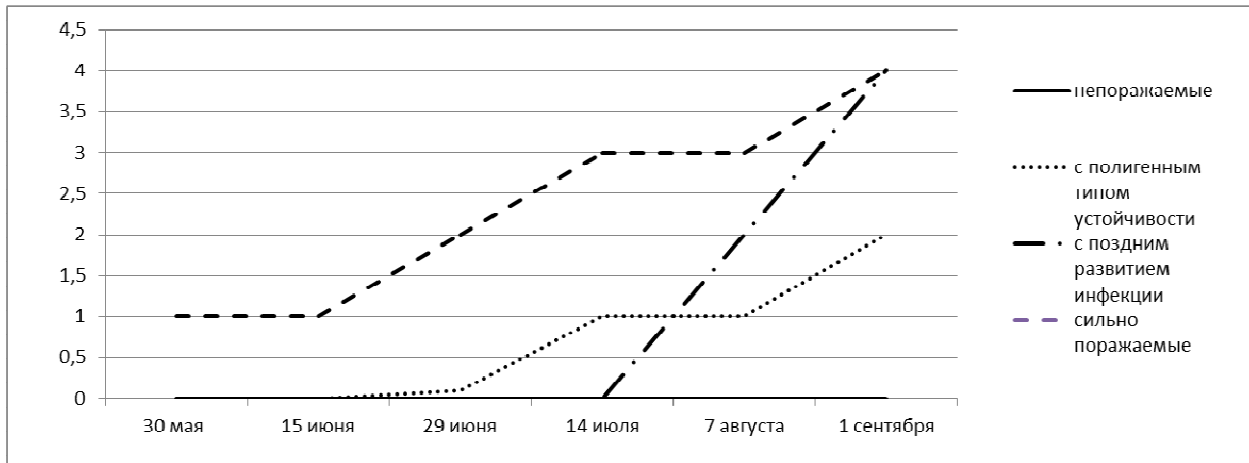


Рисунок 3 – Динамика поражения коккомикозом растений 2004, 2008 и 2009 гг. посадки с мая по сентябрь 2011-2014 гг. в ЗАО ОПХ «Центральное»

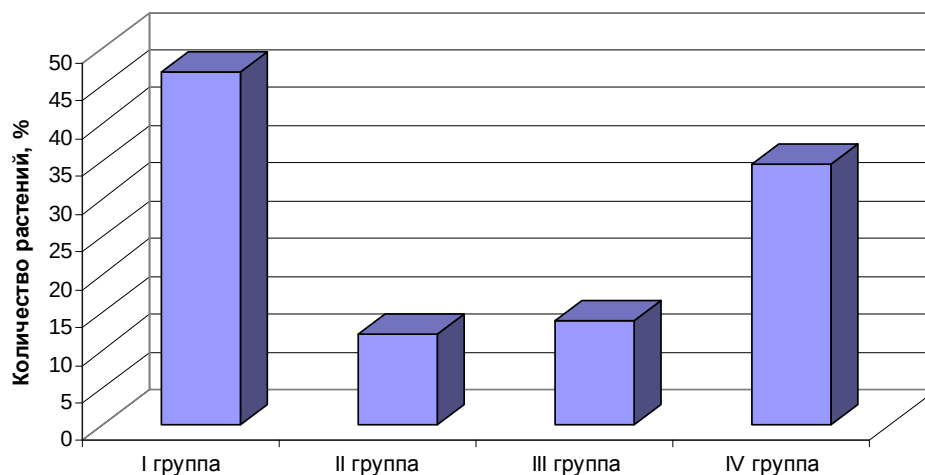


Рисунок 4 – Соотношение растений с различной степенью устойчивости к коккомикозу, %

В первую группу вошло 119 форм, что составило 42,5 % от общего количества деревьев; во второй группе выделилось 33 образца – 11,8 %; в третьей группе – 53 шт. – 18,9 %; четвертая группа составила – 75 форм – 26,8 %.

Нами были отмечены формы, которые давали урожай в изучаемые годы исследований, насыщенные стресс факторами (суровая зима 2011-2012 г. с морозами до минус 15 °С, летний период 2013 г. с ливневыми осадками и градом и т.д.) и показали одинаковую реакцию на патоген в этих условиях. Эти же образцы были оценены и по хозяйственно-ценным качествам [138].

В результате проведенной оценки выделены формы, без признаков поражения: 1-59-08 (сеянец от свободного опыления 10-15 [*C. incisa* × Полянка]), 2-88-08 (сеянец от свободного опыления 10-15 [*C. incisa* × Полянка]), 3-13-08 (Булатниковская × А9 (*C. lannesiana* №2 × Франц Иосиф)), 3-38-08 (Молодежная × 11-17 [*C. lannesiana* №2 × Франц Иосиф]), 3-57-08 [свободное опыление Рубин], 2-83-08 (сеянец от свободного опыления 11-15 [*C. lannesiana* №2 × Франц Иосиф]), 3-21-17 (сеянец от свободного опыления АИ5 [*C. serrulata* × Норд Стар]), 3-106-17 (*C. serrulata* × Полянка), 2-50-08 (Булатниковская × 11-17 [*C. lannesiana* №2 × Франц Иосиф]), 2-82-08 (сеянец от свободного опыления 11-15 [*C. lannesiana* №2 × Франц Иосиф]), 3-32-08 (Молодежная × 11-17 [*C. lannesiana* №2 × Франц Иосиф]), 3-40-08, 3-39-08 (Булатниковская × [Молодежная × *C. lannesiana* №2]), 1-59-09, 1-60-09, 1-61-09 (сеянец от свободного опыления от АИ 43 [Молодежная × *C. lannesiana* №2]), АИ13 (сеянец от свободного опыления Студенческая × *C. lannesiana* №2], 6/8-к (Норд Стар × 11-17 [*C. lannesiana* №2 × Франц Иосиф]), 1-11-09 сеянец антипки американской *C. mahaleb*.

Среди устойчивых форм, в том числе, выделены образцы с моногенным контролем – реакцией сверхчувствительности (РСЧ): 17-3-69 (сеянец от свободного опыления [*C. lannesiana* × Бигаро Оратовского]), 17-3-73 (Молодежная × АИ51 (*C. lannesiana* №2 × Франц Иосиф)), 17-3-76 (А24 (сеянец от свободного опыления *C. lannesiana* №2 × Франц Иосиф), 17-3-93, 17-3-95 (сеянец от свободного опыления (*C. incisa* × Полянка)), 17-3-115 (*C. serrulata* Ht. × Полянка), производные формы от *C. incisa* (1-89-10-15; 2-88-10-15) и *C. lannesiana* №2 (2-88-11-15) (рисунок 5) [145].



Рисунок 5 – Проявление РСЧ на листьях гибридных форм 17-3-73 – (Молодежная × АИ51 (*C. lannesiana* №2 × Франц Иосиф)) (слева), 17-3-69 – сеянец от свободного опыления [*C. lannesiana* №2 × Бигаро Оратовского]] (справа)

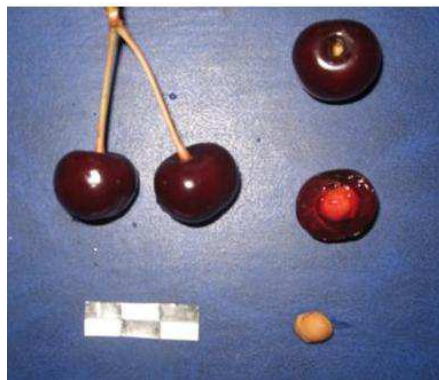
Проявление данной реакции было уточнено в лаборатории защиты плодовых и ягодных растений ФГБНУ СКЗНИИСиВ с помощью общепринятой методики В.И. Билай (1973) (рисунок 6) [11].



Рисунок 6 – Уточнение реакции сверхчувствительности на выделенных образцах

Такая реакция является самым ярким проявлением активной устойчивости, основанной на быстрой гибели инфицированных клеток вместе с проникшим в них патогеном, ограничивающая распространение возбудителей и последующую их гибель. Особое внимание необходимо уделять образцам с элементами горизонтальной устойчивости (полигенам), у которых на протяжении всего

вегетационного периода на фоне усиливающегося поражения обычных сортов максимальный балл поражения не превышает 2. Среди форм с полигенным типом устойчивости выделены по хозяйственно-ценным качествам две формы: низкорослая форма АИ 70 (вишня Молодёжная × смесь пыльцы *C. lannesiana* №2 и Норд Стар) и 3-28 (вишня Южанка) (вишня Молодежная × А 9 (Норд Стар × *C. judii*)). Из образцов с поздним развитием инфекции – вишня Тимирязевская (П-5-14-48) (рисунок 7) [145].



А



Б



В

Рисунок 7 – Плоды форм, выделенных по хозяйственно-ценным признакам.

А – вишня Тимирязевская (П-5-14-48); Б – плодоношение АИ 70;

В – вишня Южанка (3-28)

Описание форм, выделенных по хозяйственно-ценным признакам.

Вишня Южанка (З-28).

Сорт выведен А.П. Кузнецовой в Северо-Кавказском зональном научно-исследовательском институте садоводства и виноградарства в результате скрещивания сортов вишни Молодежная × А9 (Норд Стар × *C. judii*). Находится в производственном испытании в Северо-Кавказском регионе.

Дерево среднерослое. Срок цветения средне-ранний. Продуктивность высокая. Срок созревания средний. Ягоды больше крупного размера (масса 4,8 г), округлые, цвет темно-бордовый, почти черный. Образец с полигенным типом устойчивости.

Достоинства: зимостойкий, высокая адаптивность к засухе (Приложение Д).

Вишня Тимирязевская (II-5-14-48).

Передан Л.И. Тараненко из Артемовской опытной станции питомниководства для дальнейшего изучения в коллекцию Северо-Кавказского зонального научно-исследовательского института садоводства и виноградарства.

Дерево среднерослое. Срок цветения средне-ранний. Продуктивность высокая. Срок созревания средний. Ягоды больше среднего размера (масса 5 г), округлые, цвет темно-красный, могут быть употреблены в незрелом виде. Особенностью плодов является изменение цвета мякоти по мере перезревания плодов. Высокая зимостойкость. Сорт относится к формам с поздним развитием коккомикоза (Приложение Д).

АИ 70.

Гибридная форма, полученная А.П. Кузнецовой в результате скрещивания (вишня Молодежная × смесь пыльцы *C. lannesiana* №2 и Норд Стар) в Северо-Кавказском зональном научно-исследовательском институте садоводства и виноградарства. Дерево слаборослое, с округлой, компактной, средне загущенной кроной. Плоды крупные (масса 4,5 г), овальные, темно-бордовые. Вкус кисло-сладкий, десертный, мякоть плода плотная, сочная. Сорт относится к формам с полигенным типом устойчивости к коккомикозу.

Таким образом, в результате полевой оценки устойчивости к коккомикозу новой коллекции ФГБНУ СКЗНИИСиВ проведено разделение растений по типам устойчивости на четыре группы:

- формы не поражаемые болезнью, которые могут быть использованы как источники устойчивости, в том числе образцы с проявлением реакции сверхчувствительности производные от восточно-азиатских видов;
- формы с полигенным типом устойчивости, в том числе, отличающиеся ценными хозяйственно-значимыми характеристиками, по которым их можно рекомендовать в производственное испытание: вишня Южанка (З-28), АИ70-1-І;
- с поздним развитием инфекции (в том числе с хозяйственно-ценным признаками – вишня Тимирязевская (ІІ-5-14-48).

В результате многолетних исследований определены модельные объекты с реакцией растений на поражение, характерной для различных типов устойчивости, для выявления физиолого-биохимических и анатомо-морфологических показателей, связанных с устойчивостью к коккомикозу.

3.2 Анатомо-морфологическая характеристика устойчивости форм рода

Cerasus Mill. к коккомикозу

3.2.1 Методические аспекты оценки устойчивости форм рода *Cerasus* Mill. к коккомикозу по морфологическим признакам на ранних стадиях развития растения

Устойчивость растений к заболеваниям находится под комплексным генетическим контролем и складывается из множества механизмов, которые проявляются в разных сочетаниях у различных видов, обеспечивая эффективную защиту от патогенов [11]. Огромное число микроорганизмов не способно преодолевать механизмы пассивного иммунитета, обусловленные анатомо-морфологическими особенностями растений и их химическим составом, в связи с этим нами начата работа

по выявлению коррелятивных связей между морфологическими показателями и устойчивостью к коккомикозу косточковых культур.

Для создания методов экспресс-оценки устойчивости к данному патогену форм рода *Cerasus* Mill. мы разработали подходы к нахождению качественных и количественных морфологических признаков, коррелирующих с устойчивостью, на примере семьи (вишня Булатниковская $\times$ (*C. lannesiana* №2 $\times$ черешня Франц Иосиф) (56 сеянцев) [144]. Исследование было начато с сравнения средних значений морфологических признаков растений различной степени устойчивости к патогену с помощью t – критерия Стьюдента. Изучались 10 показателей: толщина однолетнего побега, длина междоузлий, число чечевичек, размер чечевичек, размер вегетативной почки, длина листа, ширина листа, глубина надреза края листа, длина черешка, количество нектарников. Из приведенной таблицы видно, что у более устойчивых образцов большие средние значения по пяти признакам: длина междоузлий и размер вегетативной почки больше в 1,2 раза; глубина надреза края листа и количество нектарников – в 1,4 раза; размер чечевичек в 2 раза (таблица 1).

Таблица 1 – Средние значения морфологических признаков в разных классах устойчивости на примере однолетних сеянцев, мм

[illegible]

В результате проведенного дисперсионного анализа были выявлены морфологические различия по следующим количественным признакам: размер чечевичек, размер вегетативной почки, глубина надреза края листа, количество нектарников. Наибольшие различия отмечены у гибридов в период максимального поражения коккомикозом (таблица 2).

Таблица 2 – Влияние фактора поражаемость коккомикозом (%) на морфологические признаки сеянцев, полученных в результате отдалённой гибридизации вишни Булатниковская × (*C. lannesiana* №2 × черешня Франц Иосиф)

Признак	В начальный период поражения	В середине поражения	При максимальном поражении
Толщина однолетнего побега	0	0	0
Длина междоузлий	0	0	0
Число чечевичек	0	0	0
Размер чечевичек	18,6*	23,4*	61,0*
Размер вегетативной почки	18,3*	16,6*	16,2*
Длина листа	0	0	0
Ширина листа	0	0	0
Глубина надреза края листа	19,7*	27,2*	29,3*
Длина черешка	0	0	0
Количество нектарников	14,1*	0	25,6*

Для объединения этих признаков в комплекс использован метод главных компонент. Первые три главные компоненты (из четырёх) учли 85,5 % общей дисперсии признаков.

По выделенным различиям был проведён кластерный анализ по Уорду. При разрезании дендрограммы на уровне 60 усл. единиц, изученная совокупность разделилась на три кластера. В первый кластер попали формы похожие на материнскую (поражаемую коккомикозом вишню Булатниковская) – 21 шт., в третью – похожие на иммунную к болезни отцовскую форму, производную от *C. lannesiana* № 2 – 10 шт.

Доказательством правильного разделения по выделенным признакам послужило то, что попавшие в первый и третий кластеры растения резко различались по поражаемости (рисунок 8).

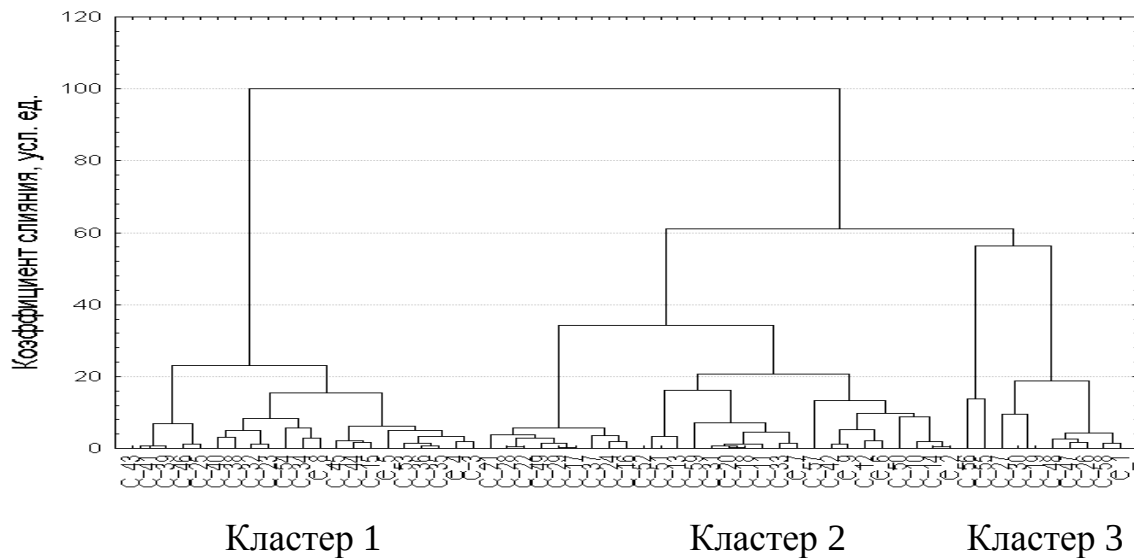


Рисунок 8 – Результаты кластерного анализа морфологических признаков сеянцев, полученных в результате отдалённой гибридизации вишни Булатниковская × [*C. lannesiana* №2 × черешня Франц Иосиф]

Таким образом, установлено, что устойчивые формы отличались от неустойчивых по пяти количественным морфологическим показателям: длина междоузлий и размер вегетативной почки больше в 1,2 раза; глубина надреза края листа и количество нектарников – в 1,4 раза; размер чечевичек в 2 раза, при этом, максимальные различия по количественным морфологическим признакам выявлены в период ярко выраженного развития инфекции.

Для нахождения признаков, коррелирующих с устойчивостью, были взяты 37 морфологических показателей побега и описаны согласно методическим рекомендациям: сила роста растения, форма роста растения, степень ветвления растения, угол отхождения боковых ветвей растения, толщина однолетнего побега, длина междоузлия однолетнего побега, число чечевичек однолетнего побега, размер чечевичек однолетнего побега, антоциановая окраска кончика однолетнего побега, положение вегетативной почки относительно побега, размер

вегетативной почки однолетнего побега, форма вершины вегетативной почки однолетнего побега, размер основания вегетативной почки однолетнего побега, длина листовой пластинки, ширина листовой пластинки, отношение длины листовой пластинки к ширине, форма листовой пластинки, угол вершины листовой пластинки, форма основания листовой пластинки, окраска верхней стороны листовой пластинки, глянецвитость верхней стороны листовой пластинки, опушение нижней стороны листовой пластинки, надрезанность края листовой пластинки, длина черешка, опушение верхней стороны черешка, интенсивность опушения верхней стороны черешка, окраска черешка, отношение длины листовой пластинки к длине черешка, наличие или отсутствие прилистников, длина прилистников, форма прилистников, наличие или отсутствие нектарников, величина нектарников, количество нектарников на листе, расположение нектарников, окраска нектарников, форма нектарников [108].

Используя предложенные нами три варианта классификации устойчивости вишне-черешневых гибридов к коккомикозу и исследуемые морфологические признаки, была проведена оценка связи между признаками и функциями с помощью критерия хи-квадрата, статистическая достоверность которого показала наличие связи между предлагаемыми классификациями и морфологическими признаками, но не оценила силу этой связи.

Для оценки силы связи между изучаемыми признаками был использован коэффициент сопряженности Чупрова, рассчитываемый на основе значений хи-квадрата (таблица 3).

Предлагаемые варианты классификаций:

первый вариант: 1 – формы, не поражаемые коккомикозом (балл поражения 0-0,1); 2 – с поздним развитием инфекции (балл поражения до 3 в конце вегетации); 3 – с полигенным типом устойчивости (балл поражения до 2);

второй вариант: 1 – формы, не поражаемые коккомикозом (балл поражения 0-0,1); 2 – слабо поражаемые (полигены) (балл поражения до 2); 3 – поражаемые (балл поражения больше 2):

третий вариант: 1 – устойчивые (балл поражения меньше 2); 2 – поражаемые (балл поражения больше 2).

Таблица 3 – Оценка корреляции морфологических характеристик сеянцев вишнево-черешневых гибридов с их устойчивостью к коккомикозу

Признак	Хи-квадрат	Коэффициент Чупрова
1	2	3
Первый вариант классификации		
1. Сила роста	12,57*	0,34
2. Антоциановая окраска кончика однолетнего побега	12,26*	0,33
3. Положение вегетативной почки относительно побега	9,90*	0,30
4. Размер основания вегетативной почки однолетнего побега	1,71	0,35
5. Форма вершины вегетативной почки однолетнего побега	6,65	0,24
6. Форма листовой пластинки	11,58*	0,32
7. Угол вершины листовой пластинки	12,11*	0,33
8. Глянцевитость верхней стороны листовой пластинки	18,20*	0,40
9. Надрезанность края листовой пластинки	17,16*	0,39
10. Отношение длины листовой пластинки к длине черешка	23,66*	0,46
11. Величина нектарников	9,89*	0,35
Второй вариант классификации		
1. Сила роста	17,88*	0,40
2. Угол отхождения боковых ветвей	10,31*	0,36
3. Антоциановая окраска кончика однолетнего побега	9,89*	0,30
4. Положение вегетативной почки относительно побега	10,10*	0,30
5. Размер основания вегетативной почки однолетнего побега	9,79*	0,30
6. Форма вершины вегетативной почки однолетнего побега	9,55*	0,29
7. Длина листовой пластинки	10,46*	0,31
8. Отношение длины листовой пластинки к ширине	13,71*	0,03

Продолжение таблицы 3

1	2	3
9. Форма листовой пластинки	11,89*	0,33
10. Угол вершины листовой пластинки	13,22*	0,34
11. Глянцевитость верхней стороны листовой пластинки	18,95*	0,41
12. Надрезанность края листовой пластинки	16,97*	0,39
13. Отношение длины листовой пластинки к длине черешка	19,32*	0,41
14. Величина нектарников	8,49	0,28
Третий вариант классификации		
1. Сила роста растения	14,36*	0,36
2. Положение вегетативной почки относительно побега	7,13	0,25
3. Размер основания вегетативной почки однолетнего побега	7,98	0,27
4. Форма вершины вегетативной почки однолетнего побега	7,97	0,27
5. Длина листовой пластинки	6,98	0,25
6. Отношение длины листовой пластинки к ширине	10,76*	0,28
7. Форма листовой пластинки	7,93	0,27
8. Угол вершины листовой пластинки	6,99	0,25
9. Надрезанность края листовой пластинки	11,48*	0,32
10. Величина нектарников	9,17	0,29
11. Количество нектарников	4,62	0,24
Примечание * – признаки, достоверно связанные с вариантом классификации.		

В результате проведенных исследований установлена связь между изучаемыми морфологическими признаками и вариантами классификаций. Из таблицы видно, что список этих признаков оказался различным для каждого варианта классификации.

Регрессионный анализ неотделим от корреляционного анализа. Но, в отличие от последнего, показатели регрессии измеряют отношения между коррелированными признаками X и Y двусторонне, то есть учитывают изменения X в зависимости от изменений Y и, наоборот, изменения Y от X. Показатели регрессии – величины именованные: они характеризуют зависимость между

переменными X и Y по их абсолютным значениям, тогда как показатели корреляции – величины относительные, измеряющие тесноту связи между признаками в долях единицы.

В результате регрессионного анализа для каждого варианта классификации устойчивости к коккомикозу были получены уравнения регрессии.

В уравнениях оставлены морфологические признаки, отобранные пошаговой процедурой регрессионного анализа по критерию информативности. Для определения степени устойчивости новых образцов требуется подставить в уравнения регрессии значения признаков нового образца и получить значение устойчивости (от 1 до 3) в зависимости от варианта классификации.

Первый вариант классификации:

$$X_1 = 2,65271 - 0,146593 \cdot A_1 - 0,174071 \cdot A_2 - 0,302923 \cdot A_3 - 0,13779 \cdot A_4 + 0,146648 \cdot A_5 + 0,70818 \cdot A_6$$

где X_1 – устойчивость к коккомикозу, A_1 – сила роста растения, A_2 – антоциановая окраска кончика однолетнего побега, A_3 – форма вершины вегетативной почки однолетнего побега, A_4 – форма листовой пластинки, A_5 – отношение длины листовой пластинки к длине черешка, A_6 – величина нектарников.

Второй вариант классификации:

$$X_2 = 0,795533 - 0,176518 \cdot A_1 + 0,525544 \cdot A_2 + 0,630241 \cdot A_3$$

где X_2 – устойчивость к коккомикозу, A_1 – антоциановая окраска кончика однолетнего побега, A_2 – форма вершины вегетативной почки однолетнего побега, A_3 – угол вершины листовой пластинки

Третий вариант классификации:

$$X_3 = 2,37379 - 0,183478 \cdot A_1 - 0,128493 \cdot A_2 + 0,140492 \cdot A_3$$

где X_3 – устойчивость к коккомикозу, A_1 – сила роста растения, A_2 – длина листовой пластинки, A_3 – форма листовой пластинки

Обнаруженная нами связь морфологических признаков у изученных вишнево-черешневых гибридов и устойчивостью к коккомикозу позволила предложить метод экспресс-оценки устойчивости к болезни на основе пошагового

множественного регрессионного анализа, методом последовательного исключения информативных переменных.

Все приведённые уравнения регрессии позволяют проводить классификацию вишнево-черешневых гибридов у форм рода *Cerasus* Mill. в возрасте от 0,5 до 1 года по степени устойчивости к коккомикозу.

Мы рекомендуем использовать уравнение регрессии, построенное по второму варианту классификации, где выбраны показатели, не зависящие от влияния среды и качества проведения агротехнических приемов.

В результате проделанной работы разработаны подходы по выделению морфологических показателей, связанных с устойчивостью к коккомикозу, что может существенно ускорить селекционный процесс в части отбора устойчивых к болезни генотипов на ранних этапах развития растений, еще на стадии однолетних сеянцев.

3.2.2 Анатомо-морфологические особенности листовой пластинки представителей рода *Cerasus* Mill. с различной степенью устойчивости к коккомикозу

Устойчивость растений обусловлена рядом факторов, в том числе несовпадением критических фаз развития хозяина и паразита (избегание болезни), анатомо-морфологическими особенностями строения эпидермиса и кутикулы, наличием опушения или воскового налета [96, 106, 127]. Толщина кутикулы может увеличивать устойчивость к возбудителям болезней, проникающим напрямую через поверхность [106].

Нами были изучены поперечные срезы листьев форм рода *Cerasus* Mill. различающихся по поражаемости коккомикозом (таблица 4). Анатомо-морфологические исследования показали, что у поражаемых форм толщина кутикулы меньше, чем у не поражаемых и форм с полигенным типом устойчивости.

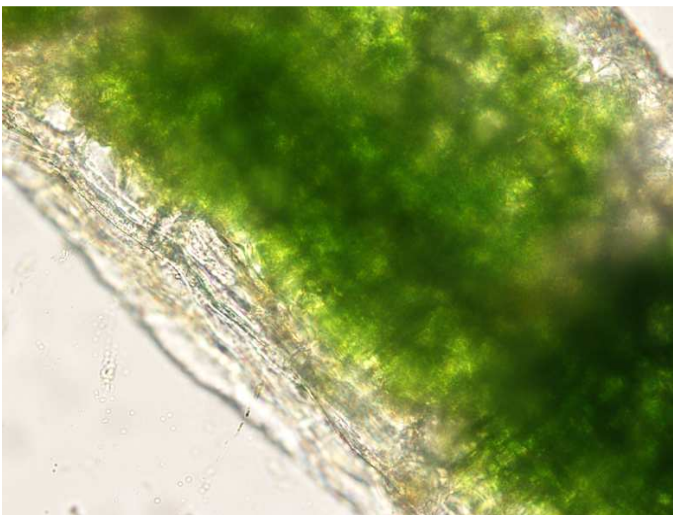
Таблица 4 – Толщина кутикулы у форм с различной степенью устойчивости к коккомикозу

Образец	Толщина кутикулы, мкм
Поражаемые формы	4,96±0,29
Формы с полигенным типом устойчивости	8,36±0,17
Устойчивые формы (непоражаемые)	11,43±0,48

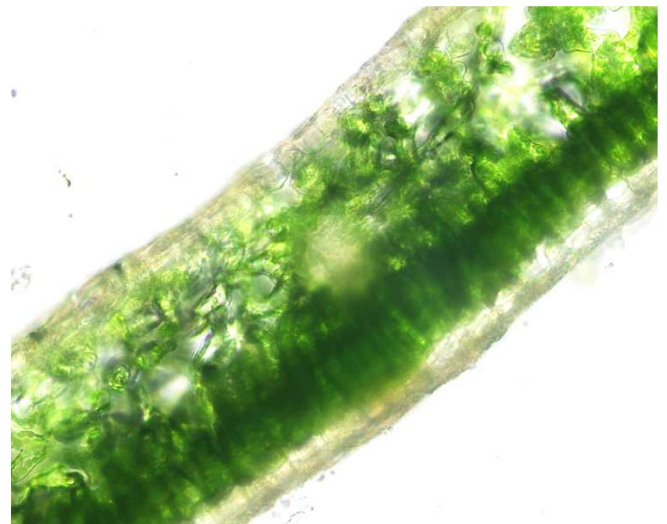
Устойчивая гибридная форма и образец с полигенным типом устойчивости имели ярко выраженный плотный, однородный слой под кутикулой, клетки столбчатой эпидермы плотно примыкали друг к другу, что является дополнительным фактором устойчивости к болезни (рисунок 9) [96, 139].

Существуют противоречивые данные по влиянию опушенности на устойчивость растений к грибным заболеваниям [152].

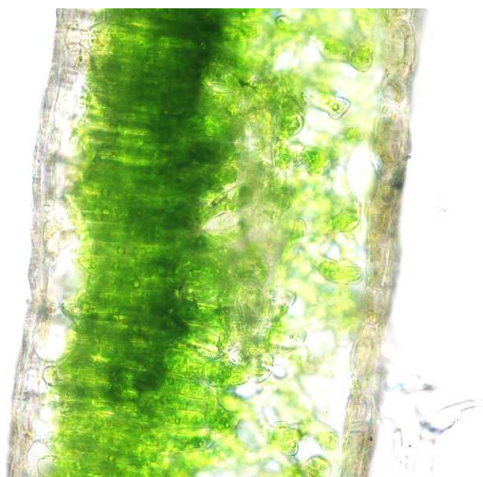
У изученных восприимчивых форм отмечено наличие волосков, в отличие от исследуемых непоражаемых или слабо поражаемых образцов, производных от восточно-азиатских видов (рисунок 10).



А

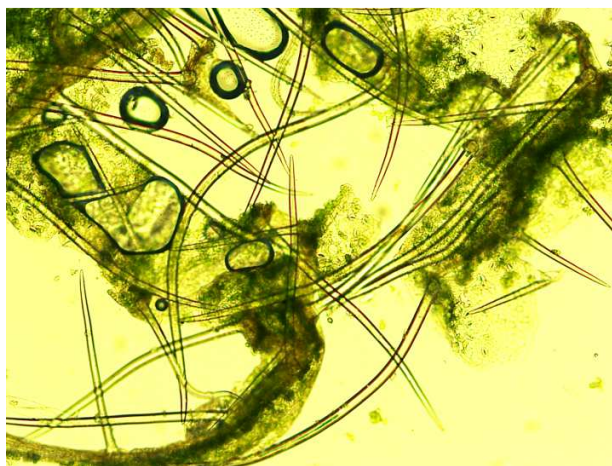


Б

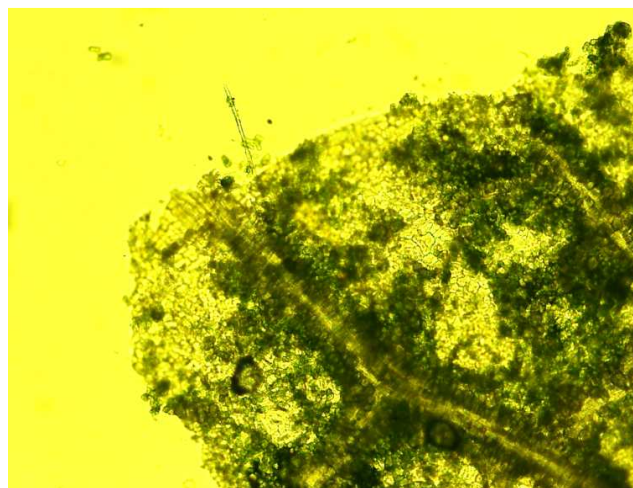


В

Рисунок 9 – Микрофото поперечных срезов листовой пластинки форм рода *Cerasus* Mill., с различной степенью устойчивости к коккомикозу (увеличение 4 x 10). А – устойчивая форма АИ1 (вишня Студенческая × *C. lannesiana* №2) Б – средне поражаемая форма АИ70-1-І (Молодежная × смесь пыльцы *C. lannesiana* №2 и Норд Стар); В – сильно поражаемая форма, сорт вишни Любская (увеличение 4 x 10).



А



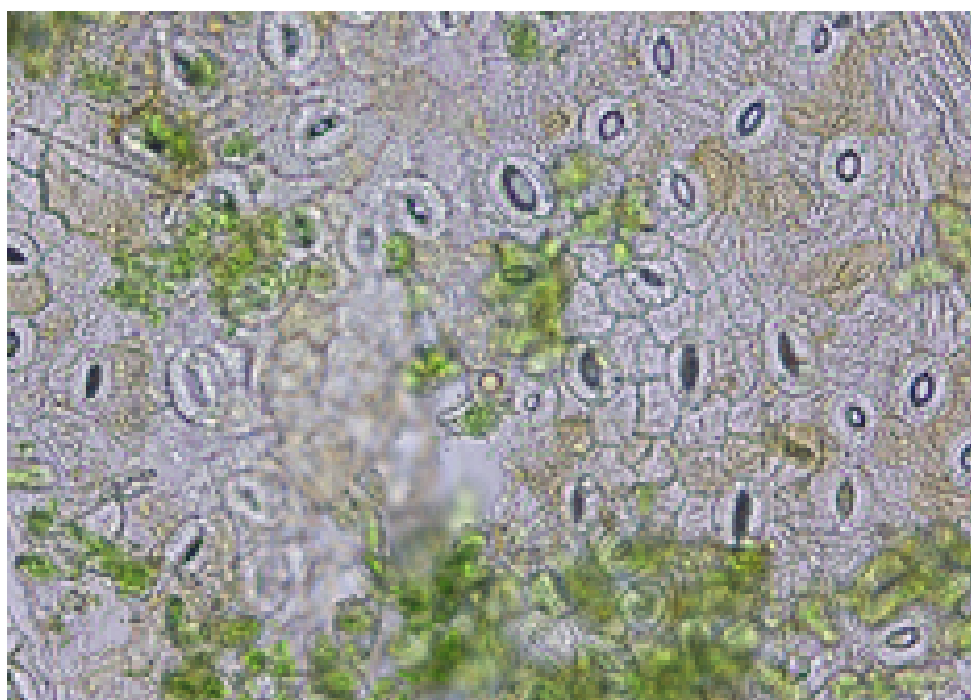
Б

Рисунок 10 – Микрофото продольных срезов листовой пластинки гибридных форм, с различной степенью устойчивости к коккомикозу А – поражаемая коккомикозом форма 2-90-09 (*C. canescens* × *C. avium*) (увеличение 10 x 10); рис. Б – не поражаемая коккомикозом гибридная форма АИ1 (вишня Студенческая × *C. lannesiana* №2) (увеличение 10 x 10)

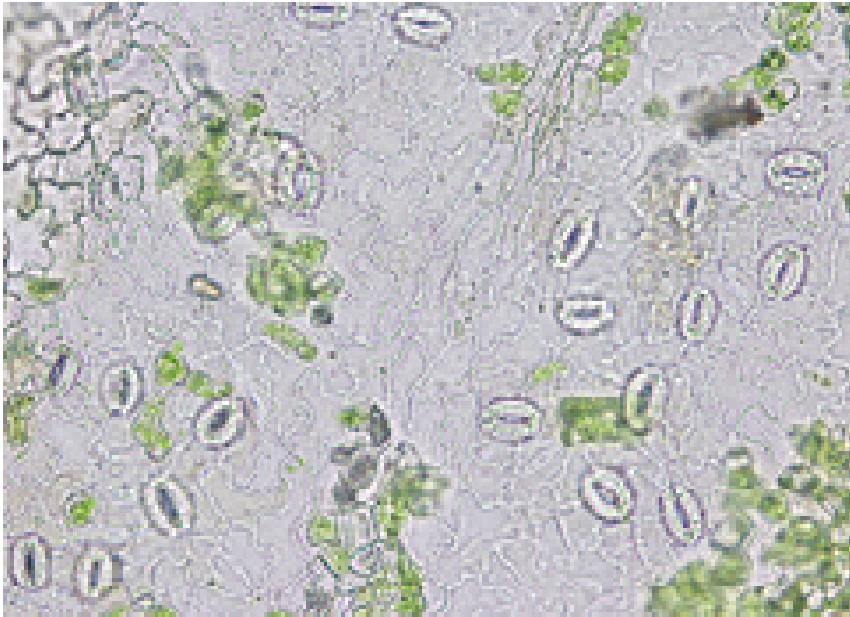
В результате изучения устьичного аппарата (количества устьиц на 1 мм²) по данным 2011-2013 гг. у взятых нами образцов установлены статистически значимые различия по количеству устьиц на листьях у устойчивых, сильно поражаемых и форм с полигенным типом устойчивости (таблица 5, рисунок 11) [140].

Таблица 5 – Количество устьиц у форм рода *Cerasus* Mill. с разной степенью поражения коккомикозом

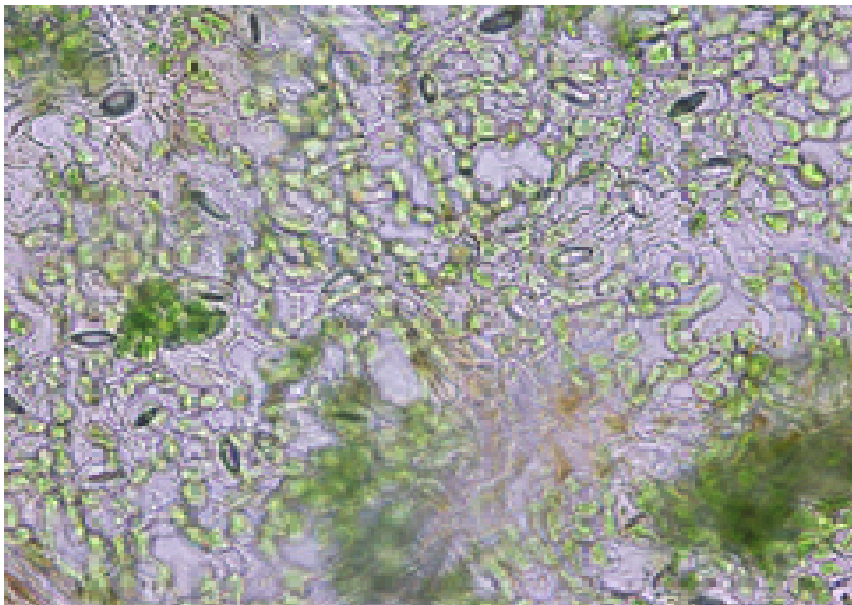
Показатель	Сорта, гибридные формы	
	Сильно поражаемые формы (балл поражения более 3)	Непоражаемые и слабо поражаемые формы (балл поражения не более 2)
Количество устьиц на 1 мм ² , шт.	570	313
t-критерий Стьюдента	40,26**	



А



Б



В

Рисунок 11 – Микрофото устьиц представителей рода *Cerasus* Mill. (увеличение 10 x 40). А – сорт вишни Любская; Б – сеянцы черешни Франц Иосиф; В – АИ1 (вишня Студенческая × *C. lannesiana* №2)

Можно предположить, что вследствие данной особенности возникает морфологический барьер для проникновения возбудителя коккомикоза, так как именно через устьица происходит проникновение его гиф, и снижается возможность попадания микопатогена вглубь листа, повышая степень устойчивости растения [96].

В результате проведенной работы по выявлению анатомо-морфологических показателей, связанных с устойчивостью форм рода *Cerasus* Mill. к коккомикозу, можно сделать следующие выводы:

- установлено, что устойчивые гибриды отличаются от неустойчивых по величине таких показателей, как длина междоузлий и размер вегетативной почки (больше в 1,2 раза), глубина надреза края листа и количество нектарников (в 1,4 раза), размер чечевичек (в 2 раза);

- найдены наибольшие различия в период максимального развития инфекции по следующим количественным признакам: размер чечевичек, размер вегетативной почки, глубина надреза края, количество нектарников;

- разработаны подходы оценки поражаемости растений к коккомикозу в школке сеянцев с помощью генетико-статистических методов по качественным морфологическим признакам. Получены уравнения регрессии, позволяющие проводить оценку вишне-черешневых гибридов по степени и типам устойчивости к болезни в возрасте от 0,5 до года в школке сеянцев. Рекомендуется использовать уравнение регрессии, построенное по второму варианту классификации, где выбраны показатели, не зависящие от влияния среды и качества проведения агротехнических приемов;

- генетико-статистический анализ устьичного аппарата показал статистически достоверные различия по количеству устьиц у форм рода *Cerasus* Mill. с различной степенью поражения коккомикозом. У сильно поражаемых форм количество устьиц больше (570 шт. на 1 мм²), чем у непоражаемых и слабо поражаемых форм (313 шт. на 1 мм²) ($t=40,26$, при $p=0,05$).

- наиболее сильно кутикулярный слой развит у устойчивых форм и с полигенным типом устойчивости, чем у поражаемых. Толщина кутикулы у не поражаемых форм в 2,3 раза больше, чем у сильно поражаемых.

- устойчивые гибридные формы и с полигенным типом устойчивости имеют ярко выраженный плотный, однородный слой под кутикулой, клетки столбчатой эпидермы плотно примыкают друг к другу.

3.3 Оценка устойчивости форм рода *Cerasus* Mill. к коккомикозу по физиолого-биохимическим показателям в системе хозяин-патоген-среда

3.3.1 Изучение сезонной и годовой динамики содержания биохимических веществ в листьях форм рода *Cerasus* Mill. с различной степенью поражения коккомикозом

Устойчивость может быть обусловлена не только анатомо-морфологическими барьерами, но также способностью к синтезу и накоплению некоторых химических соединений, например, фенолов и их производных [41, 70, 142].

Для развития успешного инфекционного процесса патоген должен проникнуть в растение, нейтрализовать защитные механизмы и получить из него питательные вещества. Основную роль в защите растений играют вещества, присутствующие в их клетках [106, 137].

Исследования годовой и сезонной динамики содержания биохимических веществ, изменяемых под действием инфекции, помогут не только выявить направления в изучении механизмов устойчивости, но и разработать методы ускоренной оценки и выделения устойчивых форм.

Большинство исследователей отмечает, что заболевание растений сопровождается значительным ослаблением их фотосинтетической активности. Уменьшение содержания хлорофилла связано с разрушением хлоропластов, происходящим под воздействием паразитических микроорганизмов [32, 106, 112, 152].

Изменение каротина, который также влияет на фотосинтетическую деятельность растений, свидетельствует об его участии в защитных механизмах растений. Установлено, что каротиноиды выполняют защитную функцию, предохраняя, в первую очередь молекулы хлорофилла, а так же различные органические вещества от разрушения на свету в процессе фотоокисления.

Главная функция каротиноидов в ССК – поглощение энергии и перенос ее на хлорофилл [118]. Каротиноиды присутствуют в мембранах у всех фотосинтезирующих организмов, где они выполняют ряд важнейших функций в процессе фотосинтеза – *антенную* (дополнительные пигменты в процессе поглощения солнечной энергии), *защитную* (тушители триплетного хлорофилла и синглетного кислорода) и *фотопротекторную* (предохраняют реакционный центр от мощных потоков энергии при высоких интенсивностях света и стабилизируют липидную фазу тилакоидных мембран, защищая ее от переокисления [118].

Все это говорит о необходимости изучения пигментов у форм с различной степенью устойчивости к коккомикозу.

Нами были проведены исследования по содержанию пигментов (суммы хлорофиллов *a* и *b*, каротиноидов) у форм, различающиеся по поражению болезнью. Все изучаемые образцы были разделены на три группы: сильно поражаемые коккомикозом – вишня Любская, вишня Чернокорка, вишня Нефрис, вишня Краснодарская сладкая; с полигенным типом устойчивости – сеянцы черешни Франц Иосиф, 3-10-Т, вишне-черешневый гибрид АИ70-1-І, вишне-черешневые гибриды: 2-39-08, 2-40-08, 2-47-08, 2-50-08, 3-2-08, 3-26-08, 3-32-08 (№21), (вишня Булатниковская × 11-17 (*C. lannesiana* × Франц Иосиф)), сеянцы от свободного опыления вишни Булатниковская), вишне-черешневые гибриды 3-28-08, 3-29-08 (вишня Молодежная × А18); не поражаемые или слабо поражаемые – ВСЛ-2, вишне-черешневые гибриды селекции СКЗНИИСиВ (АИ1, АИ2, АИ5, АИ90, АИ92).

Исследуемые показатели были рассмотрены в динамике (в весенне-летний период), сбор данных проводился трехкратно в течение 4-х лет.

Наибольшие различия по содержанию в листьях суммы хлорофиллов *a* и *b* и каротиноидов найдены в мае в период активного роста растений. Уровень данных веществ был в среднем выше в листьях сортов и форм, не поражаемых или слабо поражаемых коккомикозом (с полигенным типом устойчивости), чем у поражаемых (таблица 6) [141].

Таблица 6 – Содержание суммы хлорофиллов (*a* и *b*) и каротиноидов в листьях форм рода *Cerasus* Mill. различной степени устойчивости к коккомикозу

Образец	Балл пораж.	Содержание суммы хлорофиллов <i>a</i> и <i>b</i> , мг/г сух. в-ва				Каротиноиды, мг/г сух.в-ва			
		3	4	5	6	7	8	9	10
		2011	2012	2013	2014	2011	2012	2013	2014
Сильно поража.	Более 3	5,78± 0,5	6,88± 0,1	8,92± 1,04	3,07± 0,03	2,42± 0,2	2,78± 0,04	3,49± 0,3	3,03± 0,03
Полигенный тип устойчивости	До 2	6,98± 0,4	8,6± 0,3	9,52± 0,2	3,18± 0,8	2,63± 0,02	3,84± 0,2	4,15± 0,2	3,73± 0,3
Непоражаемые и слабо поражаемые	0-0,1	7,17± 0,1	7,98± 0,490	12,03± 1,5	3,84± 0,9	2,79± 0,03	3,23± 0,2	4,80± 0,6	3,92± 0,5

Генетико-статистический анализ по четырем годам исследований за весь вегетационный период показал, что содержание суммы хлорофиллов *a* и *b* статистически достоверно отличался у форм с различной степенью поражения коккомикозом. У сильно поражаемых форм содержание суммы хлорофиллов *a* и *b* ниже (5,01 мг/г сух. в-ва), чем у форм с полигенным типом устойчивости (7,15 мг/г сух. в-ва) ($t=5,02$, при $p=0,05$). У не поражаемых и слабо поражаемых образцов содержание суммы хлорофиллов *a* и *b* выше (6,33 мг/г сух. в-ва), чем у поражаемых (5,01 мг/г сух. в-ва) ($t=2,54$, при $p=0,05$).

Необходимость изучения содержания белка у устойчивых форм продиктована исследованиями многих ученых [32, 99, 106].

Фактором устойчивости растений к факультативным паразитам может служить высокое содержание в тканях белков и промежуточных продуктов белкового обмена. Нами была изучена концентрация белка у тех же растений в течение 2012-2014 гг. в разные периоды развития инфекции. По нашим данным количество белка, характеризующее интенсивность фотосинтетических процессов, было выше в листьях у форм с высокой степенью устойчивости (не поражаемых и с полигенным типом устойчивости), чем у поражаемых, что особенно проявилось в мае до развития инфекции. По мере нарастания коккомикоза у форм, не поражаемых коккомикозом, и с явно выраженным полигенным типом устойчивости наблюдалось повышение количества белка, у

поражаемых форм наоборот концентрация данного биохимического вещества уменьшалась (рисунок 12). Так, содержание белка у непоражаемых форм выше, чем у поражаемых в 1,2 раза, а с полигенным типом устойчивости больше, чем у сильно восприимчивых до развития инфекции в 1,4 раза, а во время эпифитотии в 2,8 раза.

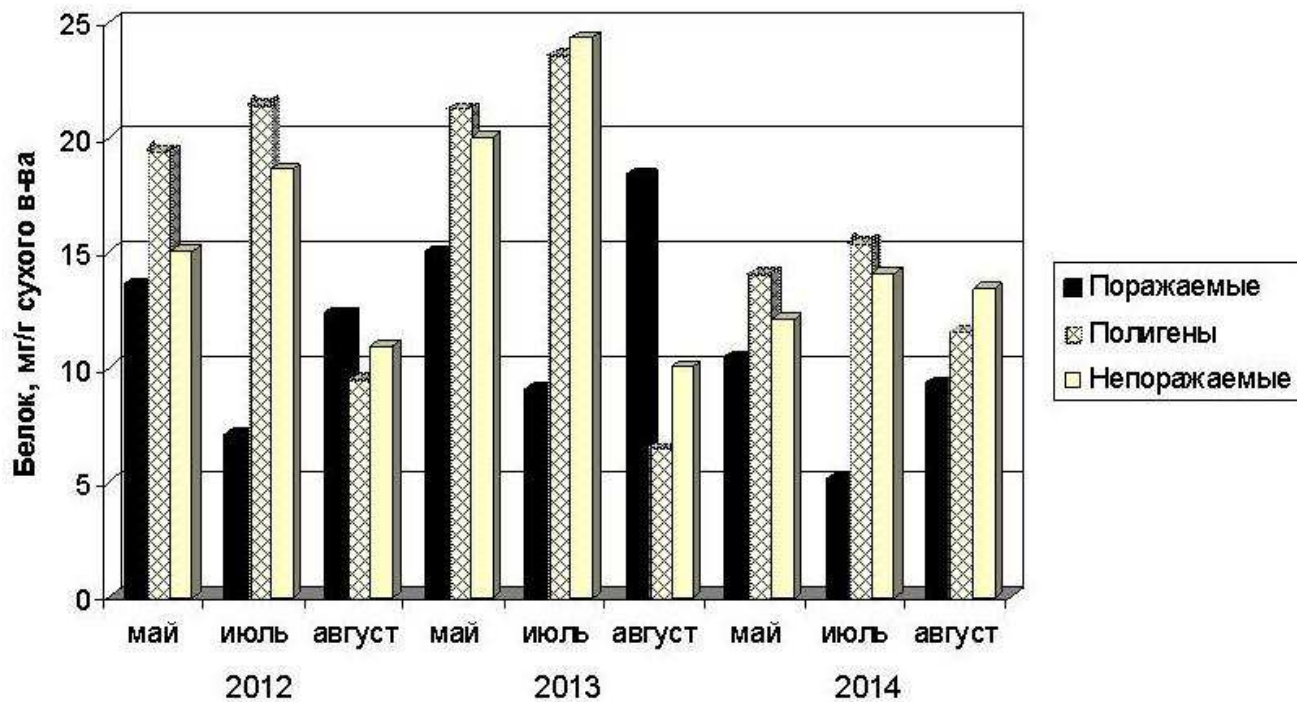


Рисунок 12 – Содержание белка у форм рода *Cerasus* Mill. с различной степенью устойчивости к коккомикозу

Таким образом, у непоражаемых форм листья имеют повышенное содержание пигментов и белка еще до проявления коккомикоза, относительно неустойчивых, что характеризует их высокую белоксинтезирующую и фотосинтетическую деятельность и способствует повышению устойчивости к инфекции [141].

Наибольший интерес при изучении механизмов устойчивости представляют образцы с проявлением реакции сверхчувствительности (РСЧ), которая относится к вертикальной устойчивости.

Для выявления физиолого-биохимических барьеров устойчивости у образцов с проявлением реакции сверхчувствительности нами так же было изучено содержание белка и хлорофилла в листьях. В результате проведенных исследований установлено, что количество белка выше без проявления РСЧ и снижается в момент эпифитотии (рисунок 13).

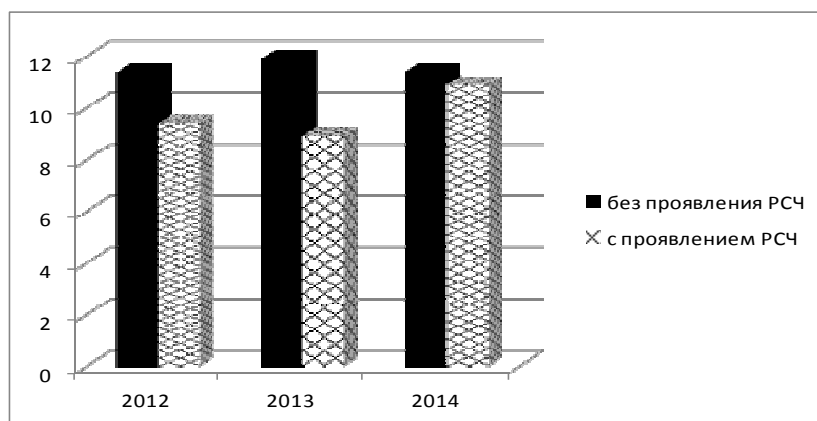


Рисунок 13 – Содержание белка в листьях растений с проявлением реакции сверхчувствительности

При изучении пигментов у образцов с РСЧ установлено, что количество суммы хлорофиллов (*a* и *b*) уменьшалось в момент эпифитотий, то есть, когда на листьях было проявление реакции сверхчувствительности в виде некротических пятен (рисунок 14).

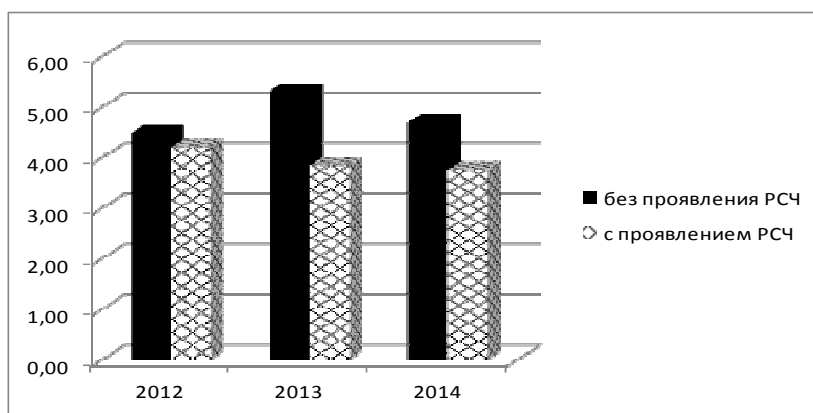


Рисунок 14 – Содержание пигментов в образцах с проявлением реакции сверхчувствительности в разные стадии развития коккомикоза

Таким образом, происходят изменения в количестве первичных продуктов фотосинтеза и сдвиги метаболизма, связанные с усилением катаболических процессов.

Полученные нами результаты позволили предположить, что снижение содержания белка и суммы хлорофиллов (*a* и *b*) в листьях изучаемых растений после проявления реакции сверхчувствительности происходило вследствие их интенсивного расхода в защитно-приспособительных реакциях растительного организма.

Как известно, для многих патогенов барьером при проникновении через клеточную стенку служат отложения лигнина, образующиеся на первых этапах взаимодействия в процессе окислительного взрыва и обеспечивающие устойчивость растений к мацерации – разделению клеток в результате разрушения срединных пластинок ферментами патогена, и обладающие исключительной устойчивостью к действию патогена [105]. Содержание хлорогеновой кислоты и лигнина в листьях создает условия, неблагоприятные для поражения их фитопатогенами [100].

Впервые для растений рода *Cerasus* Mill. было изучено содержание лигнина в различных по устойчивости к коккомикозу формах: поражаемые, с полигенным типом устойчивости, устойчивые, с проявлением реакции сверхчувствительности.

В период эпифитотии (июле) самое высокое относительно других групп, отличающихся по типам устойчивости, содержание хлорогеновой кислоты – предшественника лигнина в листьях растений выявлено в формах с проявлением реакции сверхчувствительности, то есть с моногенным типом контроля. Количество лигнина также больше всего отмечено в образцах с проявлением реакции сверхчувствительности.

Содержание хлорогеновой кислоты в листьях растений с проявлением реакции сверхчувствительности больше, чем у сильно поражаемых в 7 раз, а лигнина в 4,4 раза (рисунок 15).

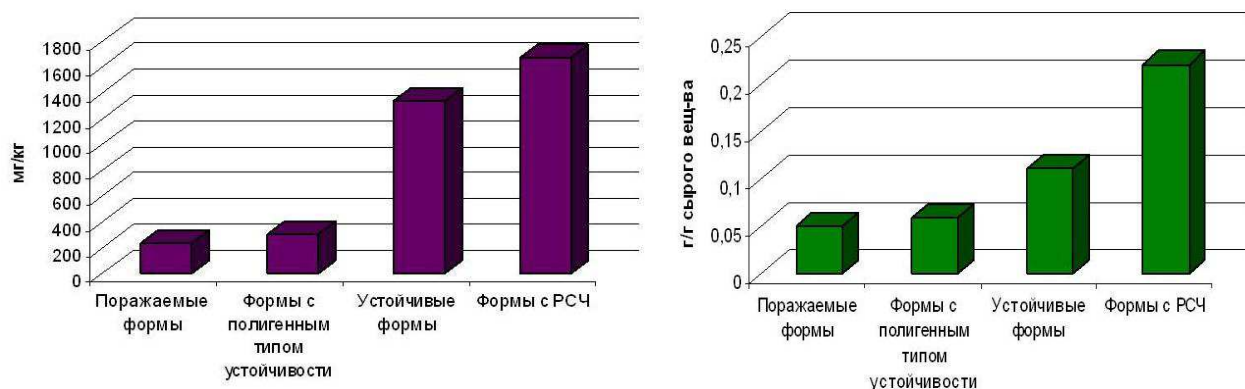


Рисунок 15 – Содержание хлорогеновой кислоты (слева) и лигнина (справа) в листьях представителей рода *Cerasus* Mill. с различной степенью устойчивости к коккомикозу

Так как было уже указано в литературном обзоре большая роль в устойчивости против патогенов отводится фенольным соединениям, органическим кислотам, катионам. Фенольные соединения участвуют в окислительном метаболизме, являются предшественниками лигнина, выполняют роль фунгицидов (обладают фунгицидной активностью). Органические кислоты, усиливают действие токсических веществ для патогена, содержащихся в тканях самих растений. Катионы участвуют в образовании хлорофилл-белкового комплекса, в реакциях окислительного и фотосинтетического фосфорилирования и входят в ферментные системы цикла Кребса, стабилизируют клеточные мембраны, способствуют активации биосинтеза белка. Поэтому нам представился интерес исследовать связь данных веществ, концентрация которых установлена с помощью систем капиллярного электрофореза, у представителей рода *Cerasus* Mill. различающихся по поражаемости болезнью, обладающих устойчивостью к коккомикозу.

Нами изучена динамика содержания в экстракте листьев свободных форм следующих компонентов: катионов калия, натрия, кальция и магния, хлорогеновой, кофейной, яблочной, янтарной, лимонной кислот в различные периоды развития болезни (до проявления инфекции – мае, во время ярко

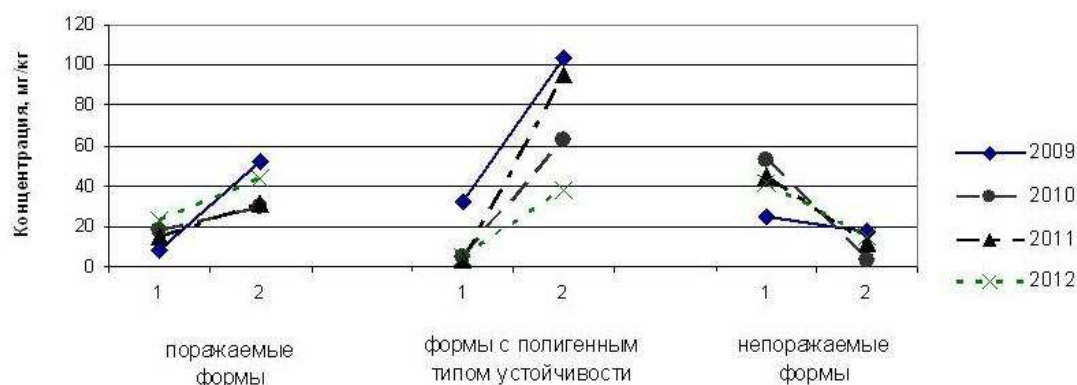
выраженного развития эпифитотий – июле) за вегетационные периоды в течение четырех лет (2009-2012). В период изучения данных показателей все года были эпифитотийными. Яркое выраженное развитие болезни наблюдалось в конце июня, начале июля.

По мере увеличения инфекции найдены закономерности в изменении содержания только следующих показателей: кофейная, янтарная кислоты и катионы калия.

Установлено, что количество кофейной кислоты у непоражаемых было выше до поражения в 2,6 раза в среднем за четыре года, чем у поражаемых. Активный расход ее наблюдался во время проявления болезни.

Существуют примеры, когда кофейная кислота так же, как и хлорогеновая, подавляет развитие мицелия гриба, а ее продукты расщепления расходуются на образование других производных химических соединений, обладающих высокой токсичностью для патогена [105, 111].

У форм с полигенным типом устойчивости концентрация кофейной кислоты значительно повышалась в момент эпифитотийного развития инфекции (в среднем за годы исследований в 2 раза) (рисунок 16).

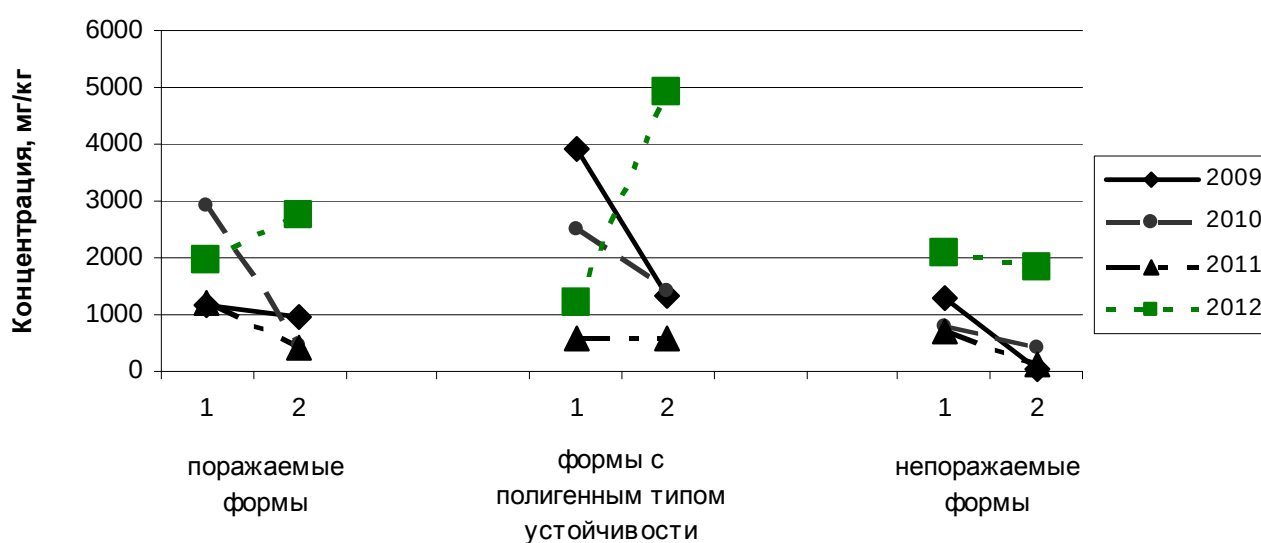


1. - до проявления инфекции (май); 2. - во время эпифитотийного развития инфекции (июль)

Рисунок 16 – Концентрация кофейной кислоты в экстракте листьев представителей рода *Cerasus* Mill. с различной степенью устойчивости к коккомикозу

У поражаемых растений так же наблюдалось увеличение содержания данной кислоты и в период максимального проявления болезни, но не с такой скоростью, что доказывает связь кофейной кислоты с защитными биохимическими процессами, направленными на сохранение вида.

При изучении содержания хлорогеновой кислоты в листовом экстракте у этих же форм в системе хозяин-патоген-среда (в различные периоды вегетации растений и развития инфекции) закономерностей в динамике не установлено (рисунок 17).



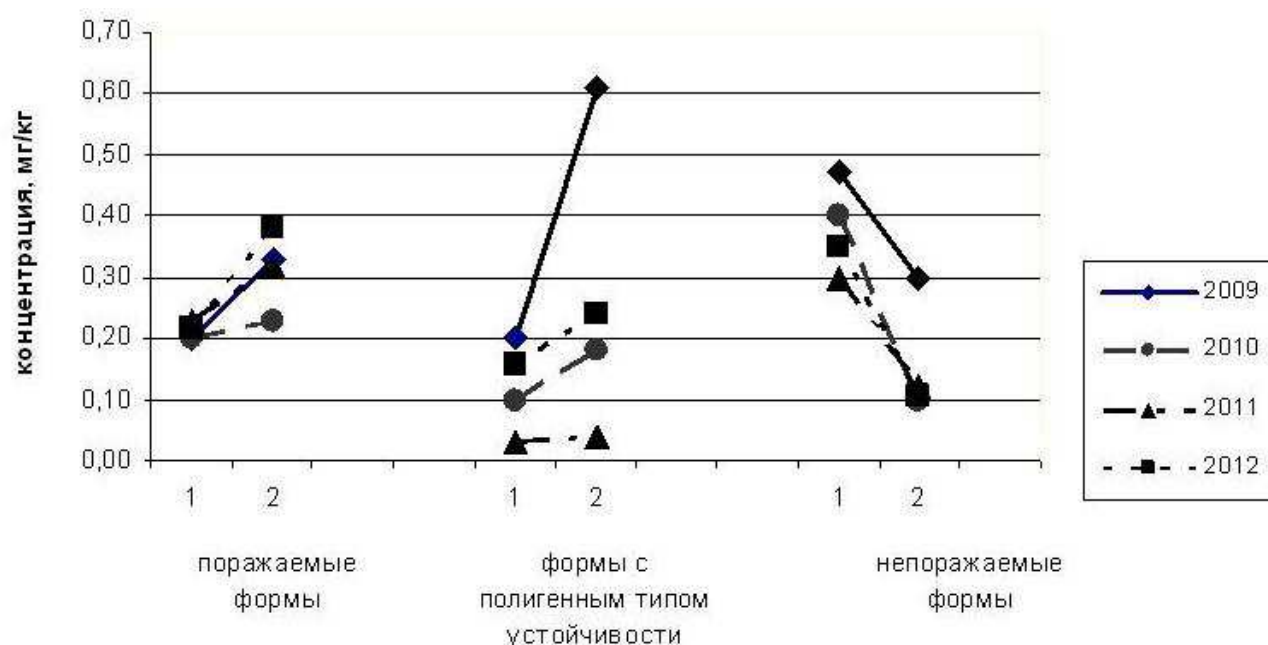
1. – до проявления инфекции (май); 2. – во время эпифитотийного развития инфекции (июль)

Рисунок 17 – Содержание хлорогеновой кислоты в экстракте листьев представителей рода *Cerasus* Mill. с различной степенью устойчивости к коккомикозу

Полученные результаты по хлорогеновой кислоте подтвердили данные многолетних исследований. На содержание хлорогеновой кислоты существенное влияние оказывали условия года, в том числе стресс факторы, которые значительно повлияли на физиолого-биохимический обмен растения [75, 142].

Концентрация янтарной кислоты в латентный период (до проявления болезни) была в 1,8 раза в среднем выше у непоражаемых форм. В период эпифитотийного развития инфекции (первая декада июля) янтарная кислота изменялась так же, как и кофейная, т.е. отмечено повышение концентрации

данного вещества у поражаемых и с полигенным типом устойчивости, а у непоражаемых за весь период вегетации установлено ее понижение (рисунок 18).



1. – до проявления инфекции (май); 2. – во время эпифитотийного развития инфекции (июль)

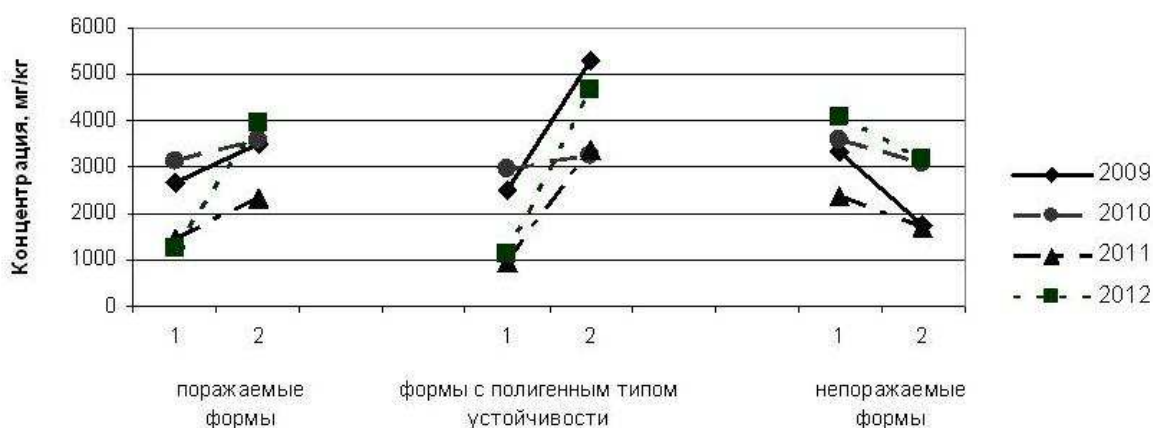
Рисунок 18 – Концентрация янтарной кислоты в экстракте листьев представителей рода *Cerasus* Mill. с различной степенью устойчивости к коккомикозу

Количество магния до развития коккомикоза было выше у непоражаемых, чем у поражаемых форм и с полигенным типом устойчивости.

У не поражаемых болезнью образцов в период проявления коккомикоза (первая декада июля) наблюдалось снижение концентрации магния в листовом экстракте. Также у них отмечено возрастание его содержания в период после развития инфекции.

Количество калия повышалось в период ярко выраженного развития инфекции у сильно поражаемых форм и форм с элементами горизонтальной устойчивости (полигенов), в отличие от непоражаемых образцов. У форм с

полигенным типом устойчивости увеличение этого показателя шло активнее на протяжении всего периода вегетации (рисунок 19).



1. – до проявления инфекции (май); 2. – во время эпифитотийного развития инфекции (июль)

Рисунок 19 – Концентрация калия в экстракте листьев представителей рода *Cerasus* Mill. с различной степенью устойчивости к коккомикозу

Таким образом, установлено, что у устойчивых форм содержание пигментов и белка выше, чем у поражаемых до проявления болезни. Так, у не поражаемых сумма хлорофиллов *a* и *b* больше в 1,3 раза, чем у сильно поражаемых. У устойчивых форм содержание белка выше, чем у сильно поражаемых до проявления болезни в 1,2 раза. У форм с полигенным типом устойчивости количество белка выше, чем у сильно восприимчивых до проявления болезни в 1,4 раза, в начале эпифитотийного развития коккомикоза в 2,8 раза.

Статистически значимые различия выявлены по содержанию суммы хлорофиллов *a* и *b* за все годы исследований, по всем срокам измерения данного вещества, как между сильно поражаемыми формами и с полигенным типом устойчивости, так и между сильно поражаемыми и устойчивыми образцами. У сильно поражаемых форм содержание суммы хлорофиллов *a* и *b* ниже (5,01 мг/г сух. в-ва), чем у форм с полигенным типом устойчивости (7,15 мг/г сух. в-ва)

($t=5,02$, при $p=0,05$). У не поражаемых и слабо поражаемых образцов содержание суммы хлорофиллов *a* и *b* выше ($6,33$ мг/г сух. в-ва), чем у поражаемых ($5,01$ мг/г сух. в-ва) ($t=2,54$, при $p=0,05$).

Содержание лигнина в период эпифитотии у растений с проявлением реакции сверхчувствительности выше в $4,4$ раза, количество свободной хлорогеновой кислоты – в 7 раз, чем у сильно поражаемых форм.

В листьях растений, различающихся по типам устойчивости по многолетним исследованиям в течение сезона в системе хозяин-патоген-среда найдены закономерности в динамике свободных форм следующих показателей: катионах калия и магния, кофейной, янтарной кислот.

Установлено, что у поражаемых форм и с полигенным типом устойчивости концентрация данных веществ увеличивалась в период эпифитотийного развития инфекции в течение всех лет исследований, но скорость нарастания исследуемых веществ в листовом экстракте у полигенов по мере увеличения инфекции была более высокая, что особенно четко проявилось по динамике содержания свободной кофейной кислоты (в 2 раза).

У непоражаемых, в отличие от форм с полигенным типом устойчивости и сильно поражаемых, концентрация свободных форм катионов калия и магния, кофейной, янтарной кислот была выше до поражения и уменьшалась в период эпифитотийного развития инфекции.

3.3.2 Разработка генетико-статистических подходов к оценке степени и типов устойчивости форм рода *Cerasus* Mill. к коккомикозу по биохимическим показателям листа

Полученный массив данных по динамике биохимических веществ позволил провести генетико-статистический анализ для разработки подходов к разделению растений по типам и степени устойчивости к коккомикозу.

В результате проведенных многолетних исследований в ФГБНУ СКЗНИИСиВ с помощью новых методов, разработанных в институте с использованием методов капиллярного электрофореза и дискриминантного анализа, были получены функции классификации и неравенство, позволяющее выделить из неизвестных форм устойчивые образцы на самом раннем этапе развития растения [73, 74]:

$$X_1 = 0,1015 \cdot Y_1 + 5,2659 \cdot Y_2 + 0,0122 \cdot Y_3 + 0,0277 \cdot Y_4 - 12,1629 >$$

$$X_2 = 0,01997 \cdot Y_1 - 7,46984 \cdot Y_2 + 0,00950 \cdot Y_3 + 0,02763 \cdot Y_4 - 5,90917$$

где X_1 – значение первого неравенства, X_2 – значение второго неравенства, Y_1 – содержание кофейной кислоты, Y_2 – содержание янтарной кислоты, Y_3 – содержание магния, Y_4 – содержание кальция.

Достоверность этого неравенства мы проверили на образцах (51 шт.), взятых из различных эколого-географических районов, проведя биохимический анализ листьев в мае, до эпифитотийного развития с 2010 по 2013 гг. Диагностику проводили в период активного роста листьев путем определения в них количественного содержания подвижных форм катионов магния, кальция, кофейной и янтарной кислот с помощью метода капиллярного электрофореза, разработанного в СКЗНИИСиВ [153, 154] (Приложение Г).

Отнесение генотипа к устойчивому или неустойчивому к патогену осуществляется на основе сравнения максимальных классификационных значений содержания свободных форм катионов магния и кальция, кофейной и янтарной кислот, полученных при умножении этих показателей на установленные для каждого из них коэффициенты.

Если полученное значение первого неравенства больше, чем значение второго неравенства, то образец устойчив к коккомикозу. Если значение первого неравенства меньше значения второго неравенства, то образец неустойчив к коккомикозу.

Все взятые нами сорта и формы были успешно разделены на непоражаемые устойчивые и неустойчивые к коккомикозу, результаты достаточно хорошо

соответствовали экспертной оценке, полученной в полевых и лабораторных условиях.

Для селекции на устойчивость очень важным является выделение форм с полигенным контролем этого признака, так как считается, что полигенный тип устойчивости критически не влияет на микроэволюционные преобразования популяций грибов, а, следовательно, не ведет к появлению наиболее вирулентных форм.

Одной из задач наших исследований была разработка метода, позволяющего разделять формы не на две категории: устойчивые и неустойчивые, а на три: высоко устойчивые или непоражаемые, с полигенным типом устойчивости и поражаемые. Растения с полигенной устойчивостью реагируют на действие стрессора системно, т.е. происходит изменение целого ряда биохимических параметров.

В целях разработки подходов для создания ускоренных методов выделения форм с полигенным типом устойчивости (с элементами горизонтальной устойчивости) изучено и проведено сравнение содержания фенолкарбоновых, органических кислот и катионов у непоражаемых сортов (0 баллов), слабо поражаемых (0,5-2 балла) и сильно поражаемых (3 и 4 балла) с помощью *t*-критерия Стьюдента.

Для разделения по биохимическим показателям, соответствующим трем категориям устойчивости, были использованы данные по модельным сортам, выделенным в результате полевой оценки устойчивости форм рода *Cerasus* Mill. в коллекции СКЗНИИСиВ.

В дисперсионный анализ биохимических показателей сортов по степени поражаемости были вовлечены концентрации по всем трем срокам измерения (весна, лето, осень), так как это позволяло надеяться на адекватную характеристику степени поражаемости коккомикозом в динамике развития инфекции из-за увеличения количества показателей (таблица 7).

Таблица 7 – Результаты дисперсионного анализа биохимических показателей по поражаемости коккомикозом (доля влияния фактора в общей дисперсии, %)

Год	Кофейная кислота, мг/кг	Яблочная кислота, г/кг	Лимонная кислота, г/кг	Калий, мг/кг	Натрий, мг/кг	Кальций, мг/кг
2004	40,8	27,5	25,0	44,3	0,0	56,7
2005	33,6	0,0	45,7	57,1	0,0	0,0
2007	43,0	41,8	0,0	0,0	72,0	0,0
2009	0,0	18,8	0,0	0,0	0,0	17,4
2010	20,6	26,2	17,5	47,9	0,0	32,3
2011	33,4	27,9	44,6	8,2	41,3	62,7
2012	0,0	15,1	7,9	0,0	4,0	0,0

Результаты дисперсионного анализа выявили, что доля влияния фактора «степень поражаемости» в общей изменчивости очень сильно варьирует у различных биохимических характеристик в разные годы исследований. Установлено, что разрешающей способности дисперсионного анализа не достаточно для идентификации степени поражаемости коккомикозом по биохимическим признакам.

Чтобы показать возможность использования биохимических признаков для характеристики степени устойчивости к коккомикозу, было решено перейти от стандартных биометрических методов к многомерной статистике, а именно к дискриминантному анализу.

Учитывая существенные различия данных за разные годы исследований, обнаруженные в дисперсионном анализе, были рассмотрены показатели за каждый год отдельно. На рисунках видно четкое разделение модельных сортов по биохимическим показателям на сильно поражаемые (СП), устойчивые (УСТ) – с полигенным типом устойчивости) и не поражаемые (ИММ) болезнью.

Следует обратить внимание на тот факт, что группы по устойчивости к коккомикозу выделились с учетом всех трех сроков измерения биохимических признаков (рисунки 20, 21).

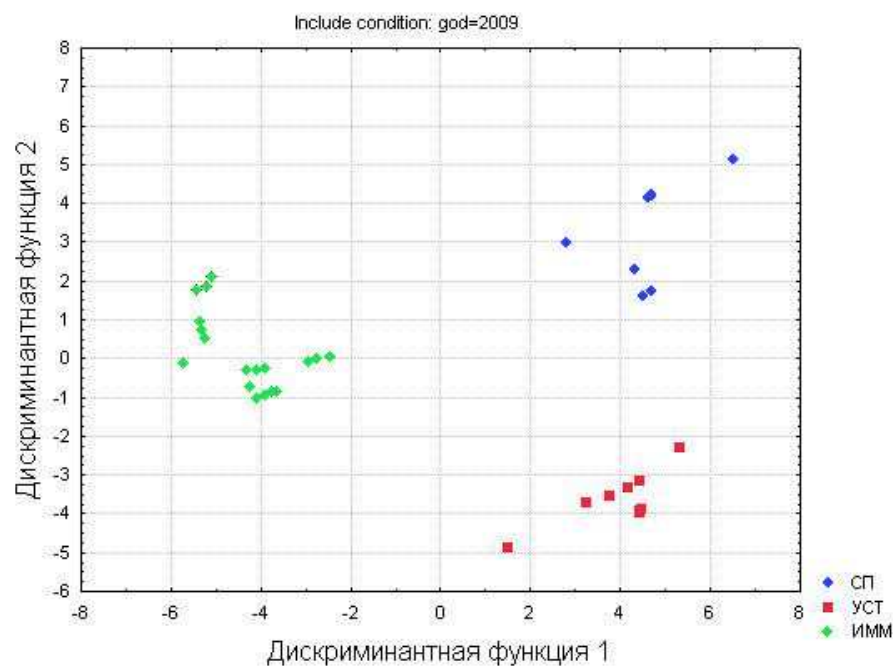


Рисунок 20 – Распределение сортов по устойчивости к коккомикозу в пространстве дискриминантных функций в 2009 году. СП – сильно поражаемые коккомикозом, УСТ – с полигенным типом устойчивости, ИММ – не поражаемые коккомикозом

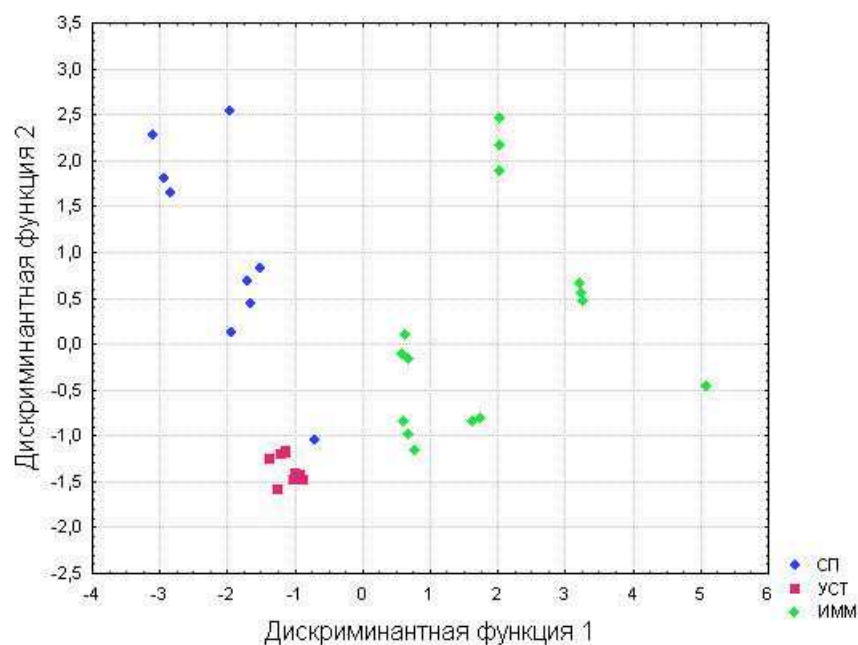


Рисунок 21 – Распределение сортов по устойчивости к коккомикозу в пространстве дискриминантных функций в 2010 году. СП – сильно поражаемые коккомикозом, УСТ – с полигенным типом устойчивости, ИММ – не поражаемые коккомикозом

В каждом году исследований наблюдалась практически идеальная ординация сортов по поражаемости в пространстве дискриминантных функций, которые являлись ни чем иным как линейной комбинацией исходных биохимических признаков. Близкое положение разных по устойчивости сортов на графике, возможно, объяснялось сходным содержанием биохимических веществ в разное время года.

Полученные исследования показали возможность разработки способов по выделению форм с полигенным типом устойчивости с помощью многомерных статистических методов, что явилось доказательством неоспоримого преимущества разрешающей их способности по сравнению со стандартными, для идентификации генотипов с различным типом устойчивости [142, 143].

Продолженная работа по выделению форм с долговременной устойчивостью к наиболее вредоносному в Краснодарском крае возбудителю мелкокосточковых культур – коккомикозу потребовала вовлечение в анализ большего количества образцов.

Была изучена концентрация листового экстракта вишни Любской, вишни Краснодарской сладкой, вишни Чернокорка, вишни Нефрис, сеянцев черешни Франц Иосиф, ВСЛ-2, 3-10-Т, вишне-черешневых гибридов селекции СКЗНИИСиВ: АИ1, АИ2, АИ5, АИ90, АИ92, АИ70-1-І, которые четко различались по степени устойчивости в многолетних испытаниях, проведенных как в полевых, так и в лабораторных условиях (при искусственном заражении).

Были проведены исследования свободных форм следующих биохимических показателей, выделенных по методике Ю.Ф. Якубы, А.П. Кузнецовой (2011): органических и фенолкарбоновых кислот, катионов в течение вегетационного периода 2011-2012 гг. [154].

Анализ был начат с выявления влияния генотипа сорта на изучаемые биохимические показатели (по всей совокупности данных).

Математическая обработка (двухфакторный дисперсионный анализ) данных результатов наших исследований доказала, что генотип сорта оказывает существенное влияние на большинство изучаемых биохимических признаков:

содержание кофейной, яблочной, янтарной, лимонных кислот, катионов калия, натрия и магния (таблица 8).

Таблица 8 – Доли влияния факторов генотипа сорта, условий года выращивания и их взаимодействия на биохимические признаки (концентрацию биохимических веществ) у форм рода *Cerasus* Mill. 2011-2012 гг.

Признак	Генотип сорта, %	Условия года выращивания, %	Взаимодействие «сорт × год», %
Хлорогеновая кислота, мг/кг	0,0	35,9	0,0
Кофейная кислота, мг/кг	15,1	0,0	0,0
Янтарная кислота, г/кг	25,7	0,0	16,5
Яблочная кислота, г/кг	14,7	8,1	0,0
Лимонная кислота, г/кг	10,2	21,2	20,8
Калий, мг/кг	11,4	0,0	0,0
Натрий, мг/кг	82,9	0,0	4,8
Магний, мг/кг	11,8	34,0	12,2
Аскорбиновая кислота, мг/кг	0,0	32,7	0,0

Не найдено такого влияния только по содержанию хлорогеновой и аскорбиновой кислотам, выявлено влияние на их концентрацию условий года, т.е. влияние абиотических факторов.

Для нахождения биохимических показателей, связанных с устойчивостью, нами были проведены исследования по изучению состава экстрактов листьев в различные фазы онтогенеза.

Установлено, что у форм с полигенным типом устойчивости найдено наибольшее количество показателей, влияющих на устойчивость в июле, в период эпифитотийного развития инфекции (таблица 9).

Таблица 9 – Содержание биохимических веществ в экстрактах листьев у форм косточковых, различающихся по поражаемости коккомикозом (июль 2011-2012 гг.).

Группы сортов	С полигенным типом устойчивости (балл поражения до 2,5)	Сильно поражаемые (балл поражения более 3)	t - критерий Стьюдента
Хлорогеновая кислота, мг/кг	4917,1	1806,26	2,43*
Кофейная кислота, мг/кг	38,37	25,91	1,75*
Янтарная кислота, г/кг	0,12	0,08	0,56*
Яблочная кислота, г/кг	11,56	11,75	2,51
Лимонная кислота, г/кг	4,73	3,45	1,17*
K ⁺ , мг/кг	4685,2	3141,2	2,75*
Na ⁺ , мг/кг	72,63	74,67	1,92
Mg ²⁺ , мг/кг	1724,2	1324,4	2,5*
Ca ²⁺ , мг/кг	1588,5	1372,3	2,41*
Аскорбиновая кислота, мг/кг	404,5	202,2	2,54*

В результате изучения годовой и сезонной динамики содержания биохимических веществ, полученных с помощью автоматизированных систем капиллярного электрофореза, с использованием генетико-статистических методов получены следующие результаты:

1. апробирован подход, разработанный с помощью дискриминантного анализа, на основе выделенных биохимических показателей, связанных с устойчивостью, для разделения форм на две категории: устойчивые и неустойчивые. Отнесение генотипа к устойчивому или неустойчивому к коккомикозу осуществлялось на основе сравнения максимальных классификационных значений содержания кофейной и янтарной кислот, катионов магния и кальция, полученных при умножении этих показателей на установленные для каждого из них коэффициенты;

2. найден генетико-статистический подход по модельным сортам с использованием дискриминантного анализа с помощью биохимических показателей по разделению форм на три категории: не поражаемые, сильно поражаемые и с полигенным типом устойчивости. У форм с полигенным типом устойчивости найдено наибольшее количество показателей, влияющих на устойчивость к коккомикозу, – в июле (в период максимального проявления инфекции).

3.4 Эколого-экономическая эффективность использования выделенных устойчивых к коккомикозу форм и модифицированного экспресс-метода оценки устойчивости форм рода *Cerasus* Mill. к коккомикозу по биохимическим показателям

Использование выделенных устойчивых к коккомикозу форм сокращает затраты на защиту от болезней на 12-14% и уменьшает количество обработок и пестицидную нагрузку на 12%.

Модификация экспресс-метода оценки устойчивости форм рода *Cerasus* Mill. к коккомикозу, основанного на использовании автоматизированных систем капиллярного электрофореза по биохимическим показателям позволила снизить себестоимость анализа на 20 % за счет применения доступных химических реактивов, выбора оптимальных условий разделения компонентов и достижения необходимой точности и достоверности измерений. При этом оказалось возможным повысить экспрессность анализа, увеличив количество измерений в единицу времени, на 17 %.

В результате выше обозначенной тенденции рост выручки от оказания услуг на общий объем проводимых анализов составляет 180000 рублей или 13 %. Прибыль от реализации увеличивается на 240000 рублей или 2,3 раза. Рост рентабельности проводимых исследований возрастает на 30 процентных пунктов (таблица 10).

Таблица 10 – Экономическая эффективность использования модифицированной методики для разделения форм рода *Cerasus* Mill. по степени устойчивости к коккомикозу

Показатели	До модификации методики	После модификации методики	Отклонение, +/-
Кол-во анализов, шт.	600	700	100
Стоимость анализа, руб./шт.	1500	1200	– 300
Цена анализа, руб./шт.	1800	1800	
Доход от оказания услуг, тыс.руб.	1080	1260	180
Затраты на оказание услуг, тыс.руб.	900	840	– 60
Прибыль от реализации, тыс.руб.	180	420	240
Рентабельность услуг, %	20	50	30

ВЫВОДЫ:

1. В результате полевой оценки устойчивости к коккомикозу форм рода *Cerasus* Mill. коллекции СКЗНИИСиВ проведено деление по типам устойчивости: не поражаемые (в том числе с реакцией сверхчувствительности – моногенный тип устойчивости), с полигенным типом устойчивости и с поздним развитием инфекции.

2. Установлены анатомо-морфологические показатели, связанные с устойчивостью представителей рода *Cerasus* Mill. к коккомикозу: толщина кутикулы (в 2,3 раза больше у устойчивых, чем у поражаемых), количество устьиц (у не поражаемых коккомикозом или слабо поражаемых форм в 1,6 раза меньше, чем у сильно поражаемых), опушенность листа в виде волосков характерна для поражаемых форм.

3. Выявлено повышенное содержание пигментов в 1,3 раза и белка в 1,2 раза до проявления болезни в листьях не поражаемых коккомикозом форм, относительно неустойчивых. Отмечено, что у форм с полигенным типом устойчивости количество белка выше, до проявления болезни в 1,4 раза и в период эпифитотийного развития инфекции в 2,8 раза относительно сильно поражаемых.

4. Установлено, что количество лигнина в 4,4 раза и хлорогеновой кислоты – предшественника лигнина в 7 раз выше у форм с моногенным типом устойчивости (с реакцией сверхчувствительности), чем у сильно поражаемых в период максимального развития коккомикоза.

5. В результате изучения годовой и сезонной динамики содержания химических веществ выявлены закономерности изменения следующих биохимических показателей: свободных форм катионов калия и магния, кофейной, янтарной кислот. У не поражаемых коккомикозом форм концентрация данных веществ в листовом экстракте выше до поражения и уменьшается в период эпифитотийного развития инфекции, а у восприимчивых и с полигенным типом устойчивости отмечено повышение концентрации по мере развития

инфекции. Установлено, что скорость накопления исследуемых веществ в листьях у форм с полигенным типом устойчивости идет интенсивнее.

6. Выявлено, что анатомо-морфологические и физиолого-биохимические признаки, включаемые в комплекс оценки устойчивости форм рода *Cerasus* Mill. к коккомикозу, зависят от условий года. Необходимой в этих условиях минимизации изменчивости, связанной с различиями условий года, можно достичь за счет построения специальных линейных комбинаций комплекса признаков – дискриминантных функций. Их значения служат оценкой устойчивости изучаемых сортов и гибридов к коккомикозу.

7. Предложен генетико-статистический подход для разделения форм рода *Cerasus* Mill. по типам устойчивости к коккомикозу на основе биохимических показателей: не поражаемые, с полигенным типом устойчивости, поражаемые.

8. Установлен оптимальный срок для выделения форм с полигенным типом устойчивости по биохимическим показателям – период максимального проявления инфекции.

9. Выделены перспективные генотипы рода *Cerasus* Mill. для селекции и производства: не поражаемые болезнью – *C. serrulata* (2 формы), *C. incisa* (2 формы), *C. lannesiana* №2 (13 форм), в том числе образцы с моногенным типом устойчивости (8 форм); с полигенным типом устойчивости (16 форм).

10. Применение модифицированного метода оценки устойчивости относительно общепринятых методов повысит рентабельность на 30 процентных пунктов. Установлено, что использование выделенных форм, устойчивых к коккомикозу, позволит сократить затраты на защиту от болезней на 12-14 % и уменьшит количество обработок и пестицидную нагрузку на 12 %.

РЕКОМЕНДАЦИИ ДЛЯ СЕЛЕКЦИИ И ПРОИЗВОДСТВА.

1. Использовать в селекционной работе для создания форм с долговременной устойчивостью генотипы с различным типом устойчивости:

– 1-59-08 (сеянец от свободного опыления 10-15 [*C. incisa* × Полянка]), 2-88-08 (сеянец от свободного опыления 10-15 [*C. incisa* × Полянка]), 3-13-08 (Булатниковская × А9 (*C. lannesiana* №2 × Франц Иосиф)), 3-38-08 (Молодежная × 11-17 [*C. lannesiana* №2 × Франц Иосиф]), 3-57-08 (свободное опыление Рубин), 2-83-08 (сеянец от свободного опыления 11-15 [*C. lannesiana* №2 × Франц Иосиф]), 3-21-17 (сеянец от свободного опыления АИ5 [*C. serrulata* × Норд Стар]), 3-106-17 (*C. serrulata* × Полянка), 2-50-08 (Булатниковская × 11-17 [*C. lannesiana* №2 × Франц Иосиф]), 2-82-08 (сеянец от свободного опыления 11-15 (*C. lannesiana* №2 × Франц Иосиф), 3-32-08 (Молодежная × 11-17 [*C. lannesiana* №2 × Франц Иосиф]), 3-40-08, 3-39-08 (Булатниковская × [Молодежная × *C. lannesiana* №2]), 1-59-09, 1-60-09, 1-61-09 (сеянец от свободного опыления от АИ 43 [Молодежная × *C. lannesiana* №2]), АИ13 (сеянец от свободного опыления Студенческая × *C. lannesiana* №2], 6/8-к (Норд Стар × 11-17 [*C. lannesiana* №2 × Франц Иосиф]), 1-11-09 сеянец антипки американской *C. mahaleb* (Приложение Ж);

– в том числе с моногенным типом устойчивости: производные *C. lannesiana* № 2 (второе поколение) – 4 формы, производные *C. incisa* (второе поколение) – 3 образца, производные *C. serrulata* Нт. – 1 форма;

– с полигенным типом контроля: 2-39-08, 2-40-08, 2-47-08, 3-2-08, 3-26-08, 3-32-08 (№21) – (Булатниковская × 11-17 [*C. lannesiana* × Франц Иосиф]), 2-28-09 сеянец от свободного опыления вишня Булатниковская, 3-28-08, 3-29-08 (вишня Молодежная × А18), 1-49-09, 1-28-09, 1-29-09, 1-51-09, 1-52-09, 1-2-09, 2-3-09 - сеянцы от свободного опыления вишня Южанка (3-28);

– с поздним развитием инфекции – 2-63-08, 2-64-08, 3-43-08, 3-42-08, 3-44-08, 1-42-09, 1-43-09, 1-44-09, 2-12-09, 2-15-09, 2-23-09, 2-24-09 (сеянцы от свободного опыления (*C. canescens* × *C. avium*), вишня Тимирязевская (П-5-14-48).

2. Рекомендовать испытание сортов: с поздним развитием инфекции вишня Тимирязевская, с полигенным типом устойчивости – вишня Южанка (З-28) и АИ 70, которые выделяются по комплексу хозяйственно-ценных признаков (урожайность, крупноплодность, вкус плодов).

СПИСОК СОКРАЩЕНИЙ И УСЛОВНЫХ ОБОЗНАЧЕНИЙ:

SSR – сила роста растения

FRR – форма роста растения

SVR – степень ветвления растения

UOBVR – угол отхождения боковых ветвей растения

TOP – толщина однолетнего побега

DMOP – длина междоузлия однолетнего побега

HNOP – число чечевичек однолетнего побега

RNOP – размер чечевичек однолетнего побега

AOKOP – антоциановая окраска кончика однолетнего побега

PVPOP – положение вегетативной почки относительно побега

RVPOP – размер вегетативной почки однолетнего побега

FVVPOP – форма вершины вегетативной почки однолетнего побега

ROVPOP – размер основания вегетативной почки однолетнего побега

DLP – длина листовой пластинки

SHLP – ширина листовой пластинки

ODLPKSH – отношение длины листовой пластинки к ширине

FLP – форма листовой пластинки

UVLP – угол вершины листовой пластинки

FOLP – форма основания листовой пластинки

OVSLP – окраска верхней стороны листовой пластинки

GVSLP – глянцевитость верхней стороны листовой пластинки

ONSLP – опушение нижней стороны листовой пластинки

NKLP – надрезанность края листовой пластинки

DH – длина черешка

OVSH – опушение верхней стороны черешка

IOVSH – интенсивность опушения верхней стороны черешка

OH – окраска черешка

ODLPKDH – отношение длины листовой пластинки к длине черешка

NIOP – наличие или отсутствие прилистников

DP – длина прилистников

FP – форма прилистников

NION – наличие или отсутствие нектарников

VN – величина нектарников

KN – количество нектарников на листе

RN – расположение нектарников

ON – окраска нектарников

FN – форма нектарников

PCЧ – реакция сверхчувствительности

ФА – фитоалексины

АФК – активные формы кислорода

СК – салициловая кислота

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Агроклиматические ресурсы Краснодарского края. – Л.: Гидрометеиздат, 1975. – 276 с.
2. Агроклиматический справочник по Краснодарскому краю. – Краснодар: Краснодарское книжное изд-во, 1961. – 466 с.
3. Алехина, Е.М. Результаты изучения устойчивости черешни и вишни к основным грибным заболеваниям / Е.М. Алехина, А.П. Кузнецова Ред. коллегия: Е.А. Егоров [и др.] // Материалы международной научно-практической конференции «Садоводство и виноградарство 21 века»: итоги и перспективы селекционных исследований. – 1999. – Ч. 3. – С. 81-83.
4. Алехина, Е.М. Селекция косточковых культур. Вишня / Е.М. Алехина, С. А. Говорущенко, А. П. Кузнецова // Программа селекционных работ по плодовым, ягодным, цветочно-декоративным культурам и винограду союза селекционеров Северного Кавказа на период до 2010 г. – 2005. – Т. 1. – С. 174–181.
5. Алехина, Е.М. Перспективность культуры черешни в южной зоне Российской Федерации / Е.М. Алехина // Плодоводство и ягодоводство России: Сб. науч. работ/ Рос.акад. с.-х. наук. – М., 2004. – С. 160-166, 193.
6. Алехина, Е.М. Селекция косточковых культур. Черешня / Е.М. Алехина [и др.] // Программа селекционных работ по плодовым, ягодным, цветочно-декоративным культурам и винограду союза селекционеров Северного Кавказа на период до 2010 г. – 2005. – Т. 1. – С. 161-174.
7. Алехина, Е.М. Потенциал устойчивости сортов черешни к основным болезням в условиях юга России // Плодоводство и ягодоводство России: Сб. науч. работ. – М., 2013. – Т. XXXVI. – Ч.1. – С. 20-25
8. Алешин, Е.П. Физиология растений / Е.П. Алешин, А.А. Пономарев // – 2-е изд., М.: Агропромиздат. Учебники и учебные пособия для сред.с.-х. учеб. заведений. – 1985. – 255 с.

9. Алпеев, А.Е. Защита сельскохозяйственных культур от вредителей и болезней: Справочное пособие (издание второе) / А.Е. Алпеев, В.Е. Славгородский, Л.Е. Славгородская-Курпиевай // Донецк: «Донеччина». – 2003. – 480 с.
10. Атлас лучших сортов плодовых и ягодных культур. / Г.В. Еремин, Р.Ш. Заремук, Е.А. Алехина, Е.И. Крицкий // Т. 2. Косточковые культуры – Краснодар: ГНУ СКЗНИИСиВ Россельхозакадемии. – 2009. – 134 с.
11. Билай, В.И. Методы экспериментальной микологии / В.И. Билай. – Киев: Наукова думка, 1973. – 24 с.
12. Баянова, Л.В. Программа и методика селекции плодовых, ягодных и орехоплодных культур / Л.В. Баянова, Е.Н. Джигадо, Е.А. Долматов [и др.] // (Под общей редакцией академика РАСХН, доктора сельскохозяйственных наук Е.Н. Седова). – Орел: Изд-во Всероссийского научно-исследовательского института селекции плодовых культур, 1995. – С. 502.
13. Болдырев, М.И. Проблема устойчивости сортов и пути получения экологически чистой продукции // Проблемы интеграции экологической, хозяйственной, социальной политики: Сб. матер. III Тамбовской областной науч.-практ. конф. 4-5 сентября 1997 г. – Мичуринск, 1997. – С.81-86
14. Болдырев, М.И. Оценка роли негативных экологических факторов, вызывающих стрессы у растений // Научные основы устойчивости садоводства в России: Докл. конф. 11-12 марта 1999. – Мичуринск, 1999. – С. 32-37
15. Бондаренко, А.И. Коккомикоз черешни и вишни и разработка мер борьбы с ним в Молдавии: автореф. дис. ... канд. биол. наук. – Кишинев, 1973. – 21 с.
16. Вавилов, Н.И. Иммуитет растений к инфекционным заболеваниям. – М.: Наука, 1986. – 520 с.
17. Вавилов, Н.И. Законы естественного иммунитета растений к инфекционным заболеваниям / Известия Академии наук СССР, 1961. №1. – С. 151.

18. Ван дер Планк, Я. Генетические и молекулярные основы патогенеза у растений. – М., 1981. – 240 с.
19. Ванюшин, Б.Ф. Апоптоз у растений / Б.Ф. Ванюшин // Успехи биологической химии. – 2001. – Т. – 41. – С. 3-38.
20. Витковский, В.Л. Плодовые растения мира / В.Л. Витковский. – СПб.: Изд-во «Лань», 2003. – 592 с.
21. Волчков, Ю.А. Оценка коллекции сортоформ черешни на основе комплекса показателей уровня и стабильности полевой устойчивости к коккомикозу и монилиозу / Ю.А. Волчков, А.П. Кузнецова, ред. коллегия: Е.А. Егоров [и др.] // Пути интенсификации и кооперации в селекции садовых культур и винограда: материалы координированного совещания селекционеров – садоводов и виноградарей. – Краснодар, 2002. – С. 142-146.
22. Воронов, А.А. Методы биотехнологии при создании устойчивых к коккомикозу форм вишни и черешни / А.А. Воронов, А.П. Кузнецова, М.С. Ленивцева // Агро XXI. – 2010. – №10-12. – С.15-17.
23. Вышинская, М.И. Адаптивность сортов черешни в условиях Беларуси / М.И. Вышинская, А.А. Таранов // Плодоводство. – 2004. – Т. 16. – С. 22-25
24. Вышинская, М.И. Исходный материал для селекции вишни и черешни на устойчивость к коккомикозу: автореф. дис. ... канд. с.-х. наук, – Минская обл, 1984, – 19 с.
25. Гавриленко, В.Ф. Большой практикум по физиологии растений / В.Ф. Гавриленко, М.Е. Ладыгина, Л.М. Хандобина // М. : Высш. школа, 1975. – 380 с.
26. Гудковский, В.А. Физиологические основы и возможные пути повышения устойчивости плодовых насаждений к окислительным повреждениям / В.А. Гудковский, Н.Я. Каширская, Е.М. Цуканова // Повышение эффективности садоводства в современных условиях: Матер. Всеросс. науч.-практ. конф., 22-24 декабря 2003. – Т.1. – С. 15-32
27. Гуцевич, С.А. К физиологии больного растения / С.А. Гуцевич // – Л., 1937. – 78 с.

28. Дворецкая, Е.И. О влиянии поражения томатов грибом *Cladosporium fulvum* на содержание пигментов и активность протеолитических ферментов / Е.И. Дворецкая, А.М. Скуртул // Сб. «Биохимия плодов и овощей. Иммуитет и покой картофеля, овощей и плодов». «Наука». – 1964. – С. 111-117
29. Джигадло, Е.Н. Селекция вишни. Программа и методика селекции плодовых, ягодных и орехоплодных культур / Е.Н. Джигадло, Л.А. Щекотова, Т.В. Морозова // Орел, 1995. – С. 234 – 257.
30. Джигадло, Е.Н. Роль отдаленной гибридизации в селекции вишни / Е.Н. Джигадло, А.Ф. Колесникова. Ред. коллегия: Е.А. Егоров [и др.] // Материалы международной научно-практической конференции «Садоводство и виноградарство 21 века»: итоги и перспективы селекционных исследований. – 1999. – Ч. 3. – С. 87-88.
31. Джигадло, Е.Н. Совершенствование методов селекции, создание сортов вишни и черешни, их подвоев с экологической адаптацией к условиям Центрального региона России: автореф. дис.. доктора с.-х. наук. – Брянск, 2006. – 48 с.
32. Дорожкин, Н.А. Проблемы иммунитета сельскохозяйственных растений к болезням / Н.А. Дорожкин, С.И. Бельская, Е.А. Волуевич [и др] //. – Мн.: Наука и техника. – 1998. – 248 с.
33. Доспехов, Б.А. Методика полевого опыта. М.: Агропромиздат, 1985. – 351 с.
34. Драгавцева, И.А. Анализ стресс-факторов и размещение плодовых насаждений по мезо-микроразонам Юга России / И.А. Драгавцева, А.А. Кузьмина, И.Ю. Савин // Материалы международной научно-практической конференции, посвященной 80-летию со дня образования Государственного научного учреждения Северо-Кавказский зональный научно-исследовательский институт садоводства и виноградарства – Краснодар, 2010. – С. 3
35. Дьяков, Ю.Т. Общая фитопатология с основами иммунитета. Изд. 2-е, испр. и доп. М., «Колос», 1976. – С. 188

36. Егоров, Е.А. Актуализация приоритетов в селекции плодовых, ягодных, орехоплодных культур и винограда для субъектов Северного Кавказа / Е.А. Егоров // Современные методологические аспекты организации селекционного процесса в садоводстве и виноградарстве; под общ.ред. Еремина Г.В. – Краснодар: СКЗНИИСиВ, 2012. – С. 3-45
37. Егоров, Е.А. Эколого-экономическая эффективность интенсификации плодовоговодства / Е.А. Егоров // Научные труды ГНУ СКЗНИИСиВ. Том 2. – Краснодар: ГНУ СКЗНИИСиВ, 2013. – С. 7-21
38. Еремин, Г. В. Источники селекционно-ценных признаков видов рода *Microcerasus Webb emend. Spach* / Г.В Еремин, Н.Н. Коваленко / Тр. по прикл. ботанике, генетике и селекции. – 1999. – Т. 155. – С. 40 - 43
39. Еремин, Г.В Физиологические особенности формирования адаптивности, продуктивности и качества плодов у косточковых культур в предгорной зоне Северо-Западного Кавказа / Г.В. Еремин, Л.Г. Семенова, Т.А. Гасанова / Под ред. Г. В. Еремина. - Адыг. Респ. кн. изд-во. – Майкоп, 2008. – 210 с.
40. Еремина, О.В. Иммунологический подход к созданию высокоадаптивных форм косточковых культур [электронный ресурс]. – / О.В. Еремина, А.П. Кузнецова, М.С. Ленивцева, М.В. Маслова // Электронный журнал «Плодоводство и виноградарство Юга России». – 2011. – №10 (4). – Режим доступа: <http://www.journal.kubansad.ru/aut/44/>
41. Жданов, В.В. Селекция на устойчивость к болезням и вредителям/ В.В. Жданов, Т.П. Огольцова // Программа и методика селекции плодовых, ягодных и орехоплодных культур. Орел, 1995. – С.48-58
42. Жеребле, И.Я. О распространении и специализации *Cossomices hiemalis Higg.* в Прибалтике // Краткие итоги научных исследований по защите растений в Прибалтийской зоне СССР. – Рига, 1961. – №1 – С. 157-159.
43. Жуков, О.С. Селекция вишни / О.С. Жуков, Е.Н. Харитонова; М., 1988. – 140 с.

44. Жученко, А.А. Роль биологических методов в адаптивно-интегрированной системе защиты / А.А. Жученко, А.Н. Веняминов // Сорта плодовых и ягодных культур. – М., 1953. – 108 с.
45. Запрометов, М.Н. Образование и функция фенольных соединений в высших растениях. М., Т. 31. - № 2. – 1971. – 102 с.
46. Запрометов, М.Н. Основы биохимии фенольных соединений / М. Н. Запрометов. – Москва «Высшая школа», 1974. – 213 с.
47. Запрометов, М.Н. Фенольные соединения. Распространение, метаболизм и функции в растениях. М., 1993. – 271 с.
48. Запрометов, М.Н. Фенольные соединения и их роль в жизни растения: 56-е Тимирязевское чтение. М.: Наука, 1996. – 45 с.
49. Заремук, Р.Ш. Устойчивые сорта сливы и вишни для создания адаптивных насаждений косточковых культур / Р.Ш. Заремук, Ю.А. Доля, С.В. Богатырева // Плодоводство и ягодоводство России: сб. науч. работ. – М., 2013. – Т. XXXVI. – Ч.1. – С. 202-209
50. Ищенко, Л.А. Генетика устойчивости плодовых растений к болезням как экологическая проблема // Генетика и наследование важнейших хозяйственных признаков плодовых растений: Сб. докл. и сообщ. XIV Мичуринских чтений 27-28 октября 1993 г. – Мичуринск, 1994. – С.19-23
51. Ищенко, Л.А. Роль абиотических и биотических стрессов в биологии плодовых и ягодных культур и их патогенов / Л.А. Ищенко, И.Н. Чеснокова, М.И. Казаева, Е.Е. Агаркова, М.В. Маслова, К.В. Зайцева // Селекция, интродукция плодовых и ягодных культур: Сборник научных трудов. – Н. Новгород, 2003. – С. 12-13.
52. Каньшина, Н.В. Изучение генофонда черешни и вишни использование его в селекции Брянской области/ Н.В. Каньшина, В.В. Астахов // Плодоводство и ягодоводство России. – М., 2009. – Т. XXI. – С.135
53. Каталог паспортов доноров и источников селекционно-значимых признаков вишни и черешни / сост.: Г.В.Еремин, Е.М.Алехина, А.В.Кружков, О.В.Еремина // ГНУ ВНИИГиСПР, ГНУ СКЗНИИСиВ, ГНУ КОСС

Россельхозакадемии; под ред. акад. РАСХН, д-ра с.-х. наук Г.В.Еремина.- Крымск: ГНУ КОСС, 2009.- 83с.

54. Каталог паспортов доноров и источников селекционно-значимых признаков северных видов сливы, вишни и черемухи / Г.В. Еремин и [др.] // РАСХН, ГНУ КОСС СКЗНИИСиВ, НИИСС, ЦСБС СО РАН, Дальневосточная ОС ВИР; под ред. акад. РАСХН, д-ра с.-х. наук Г.В.Еремина.- Крымск: ГНУ КОСС, 2010. – 100 с.

55. Киселева, Г.К. Анатомо-морфологическая оценка адаптивного потенциала сортов плодовых культур и винограда. – Современные методологические аспекты организации селекционного процесса в садоводстве и виноградарстве. – Краснодар, СКЗНИИСиВ, 2012. – С.199-205.

56. Клекка, У.Р. Дискриминантный и кластерный анализ / Факторный дискриминантный анализ и кластерный анализ. М., 1989. – С. 78-137.

57. Коваленко, Н.Н. Внутривидовая изменчивость комплекса морфологических признаков листа микровишни железистой / Н.Н. Коваленко // Плодоводство и ягодоводство России. – 2014. – Ч.1., Т. – XXXVII. – С. 175-181

58. Коваленко, Н.Н. Корреляционная зависимость признаков листа и оценка сходств видообразцов микровишни мелкоплодной / Н.Н. Коваленко, Ю.А. Волчков // Плодоводство и ягодоводство России. – 2014. – Ч.1. – Т. – XXXVII. – С. 181 - 184

59. Коваленко, Н.Н. Структура изменчивости устойчивости к болезням коллекционных форм микровишни / Н.Н. Коваленко // Плодоводство и ягодоводство России: Сб. науч. работ. – М., 2013. – Т. XXXVI. – Ч.1. – С. 255-261

60. Колесникова, А. Ф. Лабораторный метод оценки устойчивости вишни к коккомикозу // Микология и фитопатология. – 1983. – Т. 17, вып. 2. – С. 161-163

61. Комарова, Н.В. Практическое руководство по использованию систем капиллярного электрофореза «Капель». СПб. – 2006. – С. 79-93.

62. Константинова, А.Ф. Устойчивость вишни к коккомикозу / А.Ф. Константинова // Защита растений. – 1969. – № 3. – С. 54-55.

63. Кошкин, Е.И. Физиология устойчивости сельскохозяйственных культур / Е.И. Кошкин. – М.: Дрофа, 2010. – 638 с.
64. Кружков, А.В. Селекция косточковых культур на устойчивость к грибным заболеваниям / А.В. Кружков, Н.В. Пугачева, Ан. В. Кружков // Плодоводство и ягодоводство России: сб. науч. работ. – М.: ВСТИСП. – 2012. – Т. XXXII. – Ч.1. – С. 230 - 234
65. Кружков, Ал. В. Селекция вишни на устойчивость к коккомикозу / Ал. В. Кружков // Плодоводство и ягодоводство России. – 2014. – Т. XXXVI. – Ч. 1. – С. 342 – 345.
66. Кружков, Ал. В. Устойчивость вишне-черешневых гибридов к абиотическим и биотическим факторам / Ал.В. Кружков, М.Л. Дубровский// Плодоводство и ягодоводство России. М., 2014. – Т. XXXVIII. – Ч.1. – С. 235 – 238
67. Кузнецова, А.П. Результаты изучения устойчивости черешни и вишни к основным грибным заболеваниям / А.П. Кузнецова, Е.М. Алехина // Садоводство и виноградарство 21 века: Материалы междунар. науч.-практ. конф. СКЗНИИ садоводства и виноградарства – Краснодар, 1999. – Ч.3. – С. 81-84.
68. Кузнецова, А.П. Оценка устойчивости сортов и гибридов черешни к монилиозу и коккомикозу: автореф. дис. ...канд. биол. наук: 06.01.05 / Кузнецова А. П. – Краснодар, 2003. – 25 с.
69. Кузнецова, А.П. Вишня. Селекция на устойчивость к грибным заболеваниям / Программа селекционных работ по плодовым, ягодным, цветочно-декоративным культурам и винограду союза селекционеров Северного Кавказа на период до 2010 г. // Т.1. Краснодар, 2005. – С. 178
70. Кузнецова, А.П. Изучение биохимических аспектов механизмов устойчивости косточковых культур к коккомикозу / А.П. Кузнецова, Ю.Ф. Якуба, Ю.А. Волчков, С.Н. Щеглов, М.С. Ленивцева // Наука Кубани. – №. 3. – 2007. – С. 84-88

71. Кузнецова, А.П. Оптимальные методы оценки резистентности и структуры популяции коккомикоза в процессе селекции косточковых культур с долговременной устойчивостью / А.П.Кузнецова, М.С. Ленивцева, С.Н. Щеглов // Оптимизация технолого-экономических параметров структуры агроценозов и регламентов возделывания плодовых культур и винограда. Том 1. тематический сборник Межд. науч.-практ. Конф. – Краснодар: ГНУ СКЗНИИСиВ, Деп. с/х и перер. пром. Краснодарского края, 2008. – С. 185-188.

72. Кузнецова, А.П. Решение экологических проблем садоводства путём создания иммунных и высоко устойчивых к коккомикозу форм косточковых культур / А.П.Кузнецова, Ю.Ф. Якуба, А.А. Воронов, М.С. Ленивцева, Ю.А. Волчков, С.Н. Щеглов // Материалы IV Международной научно-практической конференции «Экологические проблемы садоводства интродукции растений» – Ялта. – 2008. – С. 59-63.

73. Кузнецова, А.П. Генетико-статистические подходы и экологические аспекты создания новых методов оценки и прогноза поражения хозяйственно-ценных форм рода *Cerasus* Mill. к коккомикозу / А.П. Кузнецова, В.В. Шестакова, С.Н. Щеглов // Научный журнал «Труды Кубанского государственного аграрного университета» №6 (21). – 2009. – С. 85-88

74. Кузнецова, А.П. Способ определения устойчивых к коккомикозу форм вишни и черешни / А.П. Кузнецова, Ю.Ф. Якуба, С.Н. Щеглов // РФ №2343697 от 20.01.2009. Бюл. № 2

75. Кузнецова, А.П. Возможности использования биохимических показателей для идентификации устойчивости сортов и гибридов рода *Cerasus* к коккомикозу / А.П. Кузнецова, В.В. Шестакова, С.Н. Щеглов // Научно-практический журнал Агро XXI № 1-2. – 2011. – С. 27-26

76. Кузнецова, А.П. Выделение эффективных источников устойчивости к коккомикозу из форм подвоев для мелкокосточковых селекции СКЗНИИСиВ / А.П. Кузнецова, М.С. Ленивцева, В.В. Шестакова, О.А. Соколов // Плодоводство и ягодоводство России. – 2012. –Том 35, Ч.1. – С. 407-413.

77. Кузнецова, А.П. Методы иммунологической оценки гибридного потенциала / А.П. Кузнецова, Ю.Ф. Якуба // Современные методологические аспекты организации селекционного процесса в садоводстве и виноградарстве. – Краснодар: СКЗНИИСиВ, 2012. – С.180-189.
78. Кузнецова, А.П. Изучение устойчивых к коккомикозу новых форм подвоев рода *Cerasus* Mill. / А.П. Кузнецова, М.С. Ленивцева, А.С. Романенко // Плодоводство и ягодоводство России. – 2014. – Ч. – 1. – Т. – XXXVI. – С. 348 -354.
79. Кузнецов, П.А. Плодовые деревья и кустарники. – Горький , 1977. – 56 с.
80. Куликов, И.М. Производство плодов и ягод в мире / И.М. Куликов, О.З. Метлицкий // Плодоводство и ягодоводство России. – 2006. – С.99-112.
81. Лакин, Г.Ф. Биометрия. М., 1990. – 352 с.
82. Лебедев, П.Т. Методы исследования кормов, органов и тканей животных. П.Т. Лебедев, А.Т. Усович. – М.: Россельхозиздат, 1976. – 389 с.
83. Ленивцева, М.С. Изучение устойчивости косточковых культур к коккомикозу / Методич. указания. СПб.: ВИР, 2010. – 28 с.
84. Ленивцева, М.С. Внутривидовая дифференциация коккомикоза и тест-клоновый анализ устойчивости гибридных комбинаций / М.С. Ленивцева, А.П. Кузнецова, М.В. Маслова // Конференция, посвященная 110- летию академика ВАСХНИЛ и Россельхозакадемии М.С. Дунина «Культурные растения для устойчивого сельского хозяйства в XXI веке (иммунитет, селекция, интродукция)». -2011г. – Т. 4. – Ч. – 1. – С. 152-157.
85. Лобашев, М. Е. Генетика. Л. : Изд-во Ленингр. Ун-та, 1969. – 751 с.
86. Максимов, И.В. «Хитин-специфичные» пероксидазы в растениях / И.В. Максимов, Е.А. Черепанов, Р.М. Хайруллин // Биохимия. – 2003. – Т. 68. – С. 133-138

87. Мандель, И.Д. Кластерный анализ. М.: Финансы и статистика, 1989. – 90 с.
88. Мелешкевич, А.А. Биологические особенности развития возбудителя коккомикоза (*Coccumices hiemalis Higg.*) вишни и меры борьбы с ним в условиях БССР: автореф. дис. ... канд.биол.наук. – Минск, 1971. – 22с.
89. Метлицкий, Л.В., Биохимия иммунитета, покоя, старения растений / Л.В. Метлицкий, О.Л. Озерцовская, Н.П. Кораблева [и др.] // М.: Наука, 1984. – 264 с.
90. Методическое и аналитическое обеспечение исследований по садоводству. – Краснодар: ГНУ СКЗНИИСиВ. – 2010. – 300 с.
91. Методические указания по применению фитопатологических способов оценки устойчивости плодово-ягодных культур к возбудителям грибных болезней / Сост.: Т.М. Хохрякова, И.И. Минкевич. – Л.: ВИР, 1969. – 57 с.
92. Методические указания по ускоренной оценке устойчивости плодовых культур к грибным заболеваниям / Сост.: Т.М. Хохрякова, О.Н. Барсукова // – Л.: ВИР, 1971. – 30 с.
93. Методологические подходы к конструированию многолетних агроценозов с высокой степенью саморегуляции на основе полигенной устойчивости растений к листовидным вредным организмам и биологизации систем защиты: отчет о НИР № 11-04-96551 / Е.Г. Юрченко, А.П. Кузнецова, Ю.Ф. Якуба, В.В. Шестакова, Н.П. Грачева, Ю.А. Волкова – Краснодар: СКЗНИИСиВ, 2012. – с
94. Мищенко, И.Г. Тенденции распространения болезней косточковых культур в климатических условиях Краснодарского края / И.Г. Мищенко // Плодоводство и виноградарство юга России [Электронный ресурс]. – Краснодар: СКЗНИИСиВ, 2010. – № 29 (5). – С. 76-82. – Режим доступа: <http://journal.kubansad.ru/pdf/13/02/09.Pdf> № 29 (5) – Краснодар, ГНУ СКЗНИИСиВ, 2014 г. 12 с. Дата публикации: 15.09.2014
95. Мищенко, И. Г. Оценка устойчивости сортов косточковых культур с целью оптимизации защитных мероприятий / И.Г. Мищенко, С.В. Прах //

Плодоводство и виноградарство юга России, № 25(1) – Краснодар, ГНУ СКЗНИИСиВ, 2014 г. 10 с. Дата публикации: 15.01.2014

96. Мотылева, С.М. Использование физико-химических методов исследования для выявления адаптивных генотипов вишни / С.М. Мотылева, М.Е. Мертвищева, Е.Н. Джигадло, М.И. Джигадло // Культурные растения для устойчивого сельского хозяйства в XXI веке (иммунитет, селекция, интродукция), М. – 2011. – том IV, часть I. – С. 360-365

97. Мотылева, С.М. Антиоксидантная активность плодов и листьев вишни и черешни в Подмосковье / С.М. Мотылева, Н.Г. Морозова, М.Е. Мертвищева // Плодоводство и ягодоводство России: Сб. науч. работ. – 2014. – Т. XXXVIII. – Ч.2. – С.20-27

98. Надыкта, В.Д. Роль биологической защиты растений в управлении процессами фитосанитарного оздоровления агроценозов / В.Д. Надыкта. – Краснодар, 2008. – С. 52 – 56

99. Ненько, Н.И. Физиолого-биохимические аспекты повышения стрессоустойчивости плодовых культур и винограда / Н.И. Ненько, Э.В. Макарова, А.П. Кузнецова, Ю.Ф. Якуба // В сборнике: Методы и способы повышения стрессоустойчивости плодовых культур и винограда. – 2009. – С. 42-54.

100. Ненько, Н.И. Физиолого-биохимические закономерности воздействия абиогенных элиситоров на устойчивость растений вида *Vitis Vinifera* к филлоксере / Н.И. Ненько, И.А. Ильина, Г.К. Киселева [и др.] // Наука Кубани. – 2014. – № 3. – С. 20-25

101. Ненько, Н.И. Оценка устойчивости сортов яблони различной плоидности к стресс-факторам летнего периода в условиях юга России / Н.И. Ненько, Г.К. Киселева, Е.В. Ульяновская // Инновации в науке. – 2013. – № 26. – С. 52-58.

102. Ненько, Н.И. Физиологические методы в адаптивной селекции плодовых культур / Н.И. Ненько, Т.Н. Дорошенко, Т.А. Гасанова // Современные

методологические аспекты организации селекционного процесса в садоводстве и виноградарстве. Краснодар, 2012. – С. 189-198.

103. Ненько, Н.И. Фотосинтетическая деятельность яблони в интенсивных насаждениях различной конструкции [электронный ресурс] / Н.И. Ненько, Г.К. Киселева, А.В. Караваева, Ю.И. Сергеев // Плодоводство и виноградарство Юга России. [Электронный ресурс]. – Краснодар: СКЗНИИСиВ, 2014. – № 26 (2). – С. 21-29. – Режим доступа: <http://journal.kubansad.ru/pdf/13/02/09.Pdf>

104. Практикум по биохимии / Под ред. С.Е.Северина, Г.А. Соловьевой. М.: Изд-во МГУ. – 1989. – 509 с.

105. Плотникова, Л.Я. Иммуитет растений и селекция на устойчивость к болезням и вредителям / Под ред. Ю.Т. Дьякова. – М.: КолосС, 2007. – 359 с.

106. Попкова, К.М. Учение об иммунитете растений. М. – 1979. – 272 с.

107. Прах, С.В. Болезни и вредители косточковых культур и меры борьбы с ними / С.В. Прах, И.Г. Мищенко // Научно-практические рекомендации – Краснодар: ГНУ СКЗНИИСиВ. – 2013. – 198 с.

108. Причко, Т.Г. Апробация посадочного материала плодовых, ягодных и орехоплодных культур в южной зоне пловодства. Методические рекомендации / Т.Г. Причко, Е.М. Алехина, И.Л. Ефимова [и др.] // Краснодар, 2007. – С. 49-64.

109. Программа и методика сортоизучения плодовых, ягодных и орехоплодных культур / под ред. акад. Е.Н. Седова и д.с.-х. наук Т.П. Огольцовой Орел: – Изд-во Всероссийского НИИ селекции плодовых культур, 1999. – 608 с.

110. Программа Северо-Кавказского центра по селекции плодовых, ягодных, цветочно-декоративных культур и винограда на период до 2030 года (Под общей редакцией член- корр. Россельхозакадемии Е.А. Егорова).- Краснодар: ГНУ СКЗНИИСиВ, 2013г. – 202 с.

111. Рубин, Б.А. Биохимия и физиология иммунитета растений / Б.А. Рубин, Е.В. Арциховская // Высшая школа. – М.: 1968. – С. 158

112. Рубин, Б.А. Физиология растений / Б.А. Рубин, под редакцией акад. А. И. Опарина. М., 1956. – С. 243-254
113. Самуилов, В.Д. Программируемая клеточная смерть у растений Соросовский Образовательный Журнал, 2001. – Т. – 7. – № 10. – С.18-25
114. Седов, Е.Н. Селекция и новые сорта яблони / Е.Н. Седов / – Орел: ВНИИСПК, 2011. – 624 с.
115. Смолякова, В.М. Болезни плодовых пород Юга России. – Краснодар, 2000. – 192 с.
116. Современные методологические аспекты организации селекционного процесса в садоводстве и виноградарстве / Е.А. Егоров, Г.В. Еремин, Е.В. Ульяновская и [др.] // Краснодар, 2012. – 569 с.
117. Сычев, А.И. Селекционная оценка новых донецких сортов черешни: втореф. дис. канд. с.-х. наук. – М., 1992. – 20 с.
118. Тараковская, Е.Р. Физиология растений. – 2013. – Т. 60. – № 2. – С. 166-174.
119. Тараненко, Л.И. Перспективы селекции черешни и вишни в 21 веке // Материалы междунар. науч.-практ. конф. «Садоводство и виноградарство 21 века». – Краснодар, 1999. – С. 78-81.
120. Тараненко, Л.И. Методика ускорения селекционного процесса и сортоиспытания косточковых / Л.И. Тараненко, ред. коллегия: Е.А. Егоров [и др.] // Пути интенсификации и кооперации в селекции садовых культур и винограда: матер.координированного совещания селекционеров – садоводов и виноградарей – Краснодар. – 2002. – С. 78-81.
121. Тихонов, А.Г. Оценка устойчивости сортов вишни к коккомикозу – основа современного дифференцированного подхода к системе защиты вишневого сада / А.Г. Тихонов, Н.Я. Каширская // Плодоводство и ягодоводство России: Сб. науч. работ. – М., 2014. – Т. XXXVIII. – Ч. 2. – С. 151-157
122. Туровский, И.И. Анатомические и ультраструктурные особенности клеток мезофилла листа иммунной и восприимчивой к коккомикозу форм вишни /

И.И. Туровский, О.С. Жуков, Л.А. Щекотова // Бюл. ЦГЛ имени И.В. Мичурина. 1978. – Вып. 31. – С.33 - 36.

123. Туровцев, Н.И. Устойчивость сортов черешни к коккомикозу / Н. И. Туровцев, Л.А. Милова, В.А. Левченко // Садоводство, виноградарство и виноделие Молдавии. – 1983. - № 1. – С. 43 – 44.

124. Туровцев, Н.И. Селекция черешни / Программа и методика селекции плодовых, ягодных и орехоплодных культур. Орел, 1995. – С. 257-272.

125. Упадышев, М.Т. Роль фенольных соединений в процессах жизнедеятельности садовых растений / М.Т. Упадышев // – М.: ВСТИСП: МСП, 2008. – 352 с.

126. Федотова, И.Э. Использование некоторых видов рода *Cerasus* Mill. в селекции вишни на устойчивость к коккомикозу и активность к условиям среды: автореф. дис. ...канд. с.-х. наук: 06.01.05. И.Э. Федотова – Орел, 2000. – 203 с.

127. Фролова, И.А. Защита растений / И.А. Фролова, М.Б. Николаева., В.В. Гриценко [и др.] М.: Мир, 2005. – С.108.

128. Халилуев, М.Р. Генно-инженерные стратегии повышения устойчивости томата к грибным и бактериальным патогенам / М.Р. Халилуев, Г.В. Шпаковский // Физиология растений. – 2013. – Т. 60. – № 6. – С. 770

129. Хохрякова, Т. М. Методы изучения устойчивости к болезням / Т. М. Хохрякова, К. В. Никитина // – Л.: ВИР, 1978. – 65 с.

130. Хромова, Т.М. Математическая статистика / Т.Ф. Хромова, О.Б. Тарасова, Е.В. Шайкина // М.: МСХА, 2004. – 103 с.

131. Хрыжановский, В.Г. Практикум по курсу общей ботаники / В.Г. Хрыжановский, С.Ф. Пономаренко. – М.: Агропромиздат, 1989. – 416с.

132. Чеботарева, М.С. Изучение устойчивости черешни и вишни к коккомикозу / Под ред. В.Л. Витковского, В.И. Кривченко. – ВИР, 1985. – 28с.

133. Чеботарева, М.С. Оценка устойчивости черешни и вишни к коккомикозу / Науч.-техн.бюл. ВИР. 1986. Вып.162. – С.27-29.

134. Чеботарева, М.С. Роль фенольных соединений в устойчивости образцов родов *Cerasus* Mill., *Padus* Mill., *Microcerasus* Webb, гибридов к коккомикозу / Науч. – техн. бюл. ВИР. 1992. Вып. № 221. С. 61-64.
135. Чесноков, Ю.В. Устойчивость растений к патогенам Сельскохозяйственная биология. – М.-2007. - №1. – С. 16 – 35.
136. Шаляпина, И.П. Состояние питомниководства России на современном этапе / И. П. Шаляпина, Н. А. Беликова // Плодоводство и ягодоводство России. – 2007. – Т. XVIII. – С. 420-427.
137. Шапиро, И.Д. Иммуитет растений к вредителям и болезням / И. Д. Шапиро, Н.А. Вилкова, Э.И. Слепян – Л. Агропромиздат, 1986. – 359 с.
138. Шестакова, В.В. Оценка устойчивости форм рода *Cerasus* Mill. селекции СКЗНИИСиВ к коккомикозу / В.В. Шестакова // X Международной научно-практической конференции «Новости передовой науки – 2014», Т.26. – С. 75-77, 15-22 мая 2014, Бял ГРАД-БГ (г. София, Болгария)
139. Шестакова, В.В. Использование биохимических и анатомо-морфологических показателей для изучения устойчивости представителей рода *Cerasus* Mill. к коккомикозу / В.В. Шестакова // Наука Кубани. – 2013. – №1. – С.16-20
140. Шестакова, В.В. Оценка устойчивости сорто-форм черешни и вишни к коккомикозу по анатомо-морфологическим признакам/ Плодоводство и виноградарство Юга России [Электронный ресурс]. – Краснодар: СКЗНИИСиВ, 2010. – № 20 (2). – С. 76-82. – Режим доступа: [http: // journal.kubansad.ru/pdf/13/02/09. Pdf](http://journal.kubansad.ru/pdf/13/02/09.Pdf)
141. Шестакова, В.В. Физиолого-биохимическая характеристика форм рода *Cerasus* Mill. с различной степенью устойчивости к коккомикозу // Международная научно-практическая конференция, посвящённая 80-летию со дня рождения А.С. Овсянникова "Физиологические основы формирования продуктивности, устойчивости и качества продукции в современном садоводстве". Мичуринск. – 2013. – С. 144-149

142. Шестакова, В.В. Биохимическая характеристика устойчивых форм рода *Cerasus* Mill. к коккомикозу // V международная дистанционная научно-практическая конференция молодых ученых «Параметры адаптивности многолетних культур в современных условиях развития садоводства и виноградарства». Краснодар. – 2013. – 6 с.

143. Шестакова, В.В. Оптимизация методов экспресс-оценки устойчивости форм рода *Cerasus* Mill. к коккомикозу с помощью биохимических и морфологических параметров // XXI Международная научная конференция студентов, аспирантов и молодых ученых «Ломоносов», МГУ им. Ломоносова, 7-11 апреля, г. Москва. – 2014. – С. 308-309.

144. Шестакова, В.В. Разработка метода экспресс-оценки устойчивости вишне-черешневых гибридов по морфологическим признакам // Наука 2013: итоги, перспективы: материалы Международной научно-практической конференции (Москва, 25 января 2014). – М.: Грифон, 2014. – С. 143-147.

145. Шестакова, В.В. Оценка нового гибридного материала коллекции СКЗНИИСиВ по степени устойчивости к коккомикозу / В.В. Шестакова, А.П. Кузнецова, И.Г. Мищенко // Плодоводоводство и ягодоводство России. М., 2014. – Т. XXXX. – № 1. – С. 365-368

146. Широкова, А.В. Апоптоз. Сигнальные пути и изменение ионного и водного баланса клетки. Цитология. – 2007. – Т. 49. – №5. – С. 385 - 394

147. Шкаликов, В.А. Иммуитет растений / В. А. Шкаликов, Ю. Т. Дьяков, А. Н. Смирнов и др.; под ред. проф. В. А. Шкаликова. – М.: Колос, 2005. – 190 с.

148. Щеглов, С.Н. Биометрический анализ селекционно-генетических исследований // Современные методологические аспекты организации селекционного процесса в садоводстве и виноградарстве. Краснодар: СКЗНИИСиВ, 2012. – С. 65-84.

149. Щеглов, С.Н. Применение биометрических методов для ускорения селекционного процесса плодовых и ягодных культур. Краснодар: СКЗНИИСиВ; Кубанский гос. ун-т, 2005. – 106 с.

150. Щекотова, Л.А. Биологические особенности возбудителя коккомикоза вишни и источники устойчивости к болезни: автореф. дис. ... канд.биол.наук / Л.А. Щекотова. Мичуринск, 1980. – 16 с.

151. [http: www. Micobank. Ru](http://www.Micobank.Ru)

152. Юрченко, Е.Г. Изучение механизмов физиолого-биохимического барьера к возбудителю альтернариоза (*Alternaria tenuissima* kunze ex pers.) у растений рода *Vitis* / Е.Г. Юрченко, А.П. Кузнецова, Ю.Ф. Якуба, В.В. Шестакова // III Вавиловская Международная конференция «Идеи Н.И. Вавилова в современном мире», 6-9 ноября, Санкт-Петербург, 2013. – С. 117-118

153. Якуба, Ю.Ф. Применение СВЧ-экстракции и высокоэффективного капиллярного электрофореза для анализа вегетативных органов растений // Материалы II Международной конференции «Современное приборное обеспечение и методы анализа почв, растений и с/х сырья», М., 2004. – С. 71-74.

154. Якуба, Ю.Ф. Применение капиллярного электрофореза и экстракции в поле СВЧ для анализа растительного сырья / Ю.Ф. Якуба, А.П. Кузнецова, М.С. Ложникова // Материалы III Всероссийского симпозиума «Разделение и концентрирование в аналитической химии и радиохимии» Министерство образования и науки, Научный совет РАН по аналитической химии, Межведомственный научный совет по радиохимии РАН МинАтомарф. – Краснодар, 2011. – С. 153

155. Ярилин, А.А. Апоптоз и его роль в целостном организме / Глаукома. №1. – 2003. – С. 60-69.

156. Ackerman, P. Proeline Opadaly listy tresniavisn / Ovoc. Zelin. – 1966. Bd.14, N4.S 107

157. Agrios, G. N. Plant pathology. – 4th ed. – Ac. Press, San Diego, London, Boston, New York, Sidney, Tokyo, Toronto, 1997

158. Apostol, J. Hungarian resistance breeding in sour cherries. Acta Horticulturae. 2000. – № 538. – P. 363–365

159. Blazkova, J. Resistance to abiotic and biotic stressors in sweet cherry rootstocks and cultivars from the Czech Republic / J. Blazkova // J. Fruit Ornament. Plant Res. 2004. – V.12. – P. 303-311

160. Borecki, Z. Oplacalność ochrony w uprawie przez choroby. Hasło ogrodn / Z. Borecki // 1974 – V. 31 – P. 15-16.

161. Báidez, A.G. Dysfunctionality of the xylem in *Olea europaea* L. plants associated with the infection process by *Verticillium dahliae* Kleb. Role of phenolic compounds in plant defense mechanism / A.G. Báidez, P. Gómez, JA Del Río, A. Ortuño // Agric Food Chem. – 2007 May 2;55(9). – P. 337

162. Budan, S. Field evaluation of cultivar susceptibility to leaf spot at Romania's sour cherry genebank / Budan, S., Mutafa, I., Stoian, I. I. & Popeseu // Acta Horticulturae. – 2005. – V. 667. – P. 153-157.

163. Brown, I., Mansfield J., Irlam I. Ultrastructure of interactions between *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria* and pepper, including immunocytochemical localization of extracellular polysaccharides and the AvrBs3 protein / I. Brown, J. Mansfield, I. Irlam // Mol.PlantMicrobeInteract. – 1993. – V. 6. – P. 376-386.

164. Christov, N. Results of the study of new sweet cherry cultivars and elites in Kyustendil Region, Bulgaria / N. Christov, M. Borovinova, A. Borisova // Acta Horticulturae. – 2008. – 795. – P. 97-101.

165. Curtis, K.M. The morphological aspect of resistance to brown rot in stone fruit/ K.M. Curtis// Ann. Bot. – 1928. – V. 42. – P. 38-68,

166. Edreva, A. Pathogenesis-related protein: research progress in the last 15 years/A. Edreva// Gen. Appl. Plant Physiol. – 2005. – V. 31. – P. 105-124

167. Eisensmith, S. P.: Effects of interrupted wet periods on infection of sour cherry by *Coccomyces hiemalis*/ , S. P. Eisensmith , A. L. Jones, C. E. Cress // Phytopathology. – 1982a. – V.72 – P. 680–682.

168. Eisensmith, S. P. Effects of age and inoculum concentration on infection of sour cherry by *Coccomyces hiemalis*/ S. P. Eisensmith, T. M. Sjulin, A. L. Jones, C. E. Cress // Phytopathology. – 1982 b. – V.72. – P. 574–577.

169. Festila, A. Sweet cherry hybrids with homologation perspectives. / Angela Festila, Raveca Balaci, Ioan Zagrai // [8 International Symposium «Prospects for the 3rd Millennium Agriculture» Cluj-Napoca, 7-10 Oct., 2009] Bul. Univ. Agr. Sci. and Vet. Med., Cluj-Napoca. Hort. – 2009. – 66, № 1. – P. 651.
170. Gabriela, Aguiléetaa Rapidly evolving genes in pathogens: Methods for detecting positive selection and examples among fungi, bacteria, viruses and protists / Aguiléetaa Gabriela, Refrégiera Guislaine, b, Yocktengc, Roxana Elisabeth Fournierd, Tatiana Girauda, b // Infection, Genetics and Evolution, Issue 4, July 2009. – V. 9. P. 656–670
171. Garcia, S. M. & Jones, A. L. Influence of temperature on aptheicail development and ascospore discharge by Blumeriella jaapii / S. M. Garcia, A. L. Jones // Plant Disease. – 1993. 77. – P. 776-779.
172. Garcia, P.C. Direct action of the biocide carbendazim on phenolic metabolism in tobacco plants / P.C. Garcia, J. Agric // Food Chem. – 2001. –49(1):131-7.
173. Gelvonauskiene, D. Resistance stability to leaf diseases of sour cherry varieties in Lithuania / D. Gelvonauskiene, V. Stanys, G. Staniene // J. Fruit Ornam. Plant Res. – 2004. – V. 12. – P. 295 – 301.
174. Graziani, S. Novelpolyketide synthase from Nectria haematococca. Appl. Environ. Microbiol. / S. Graziani, C. Vasnier, M.J. Daboussi // – 2004, 70: P. – 2984-2988.
175. Guy, C. Metabolomic and plant stress / C. Guy, F. Kaplan, J. Kopka et al. // Physiologia Plantarum. – 2008. – Vol. 132. – P. 220 – 235.
176. Gzyb, Z. S. Field Evaluation of the susceptibility to Blumeriella jaapii and lomerella cingulata Glomerella cingulata and some biological properties of newly selected sour cherry genotypes / Z. S. Grzyb, E. Rozpara // J. Fruit Ornam. Plant Res. – 2004. – V. 12. – P. 313 – 319.
177. Holb, I. J. Some biological features of cherry leaf spot (Blumeriella jaapii) with special reference to cultivar / I. J. Holb // Susceptibility International Journal of Horticultural Science. – 2009. – V. 15 (1–2). – P. 91–93

178. Health, M.C. Nonhost resistance and non-specific plant defence / M.C. Health // *Curr. Opin. Plant. Biol.* – 2000 b, 3. – P. 315-319.

179. Jamal, P. Distribution of Phenolics in Various Malaysian Medicinal Plants / P. Jamal, A.A. Barkat, A. Amid // *Journal of Applied Sciences.* – 2010. – V. 10. – P. 2658-2662.

180. Janes, H. Susceptibility of plums and cherries to some fungal diseases. / H. Janes, K. Kahu // *Teadustooode Kogumik.* Budapest. – 2000: 209. – P. 50–53.

181. Juan, M. Ruiz Bioactivity of the phenolic compounds in higher plants/ M. Juan, Ruiz, Luis Romero// *Studies in Natural Products Chemistry.* – 2001. – V. 25, Part F. – P. 651–681

182. Kirly, K. & Szentteri T.: *Blumeriella jaapii*. Rehm. v. (Arx) infection of some sweet cherry cultivars in two years with different precipitation conditions / K. Kirly, T. Szentteri // *International Journal of Horticultural Sciences.* – 2006. -12 (3). – P.47–49.

183. Lee, B.N. Functional analysis of all nonribosomal peptide synthases in *Cochliobolusheterostrophus* reveals a factor NPS6, involved in virulence and resistance to oxidative stress. *Eucaryot. Cell* / B.N. Lee, S. Kroken, D.Y. Chou e.a. // 2005. – V. 4. – P.545-555

184. Logan, D. Mitochondrial and cytosolic calcium dynamics are differentially regulated in plants/ D. Logan // *Plant Physiol.* – 2003. V. – 133. – P. 21-24.

185. Lupton, F.G. Resistance mechanisms of species of species of *Triticum* and *Aegilops* and of amphdiploids between them to *Erysiphe graminis* DC. *Trans. Brit. Mycol.Sjc.*, 39, N 1. – 1956. P. – 51-56

186. Makarova, L.E. Role of endogenous phenolic compounds under infection of pea roots by *Rhizobium leguminosarum* bv. *viceae* / L.E. Makarova, G.P. Akimova, M.G. Sokolova, G.B. Luzova, E.G. Rudikovskaya, V.N. Nurminsky // *Academic Open Internet Journal.* – 2004. – V. 12. – Part 2.

187. Marcel, De Cleene The susceptibility of plants to *Agrobacterium*: A discussion of the role of phenolic compounds // *Issue 1, February 1988.* – V. 54. – P.1-7

188. Masternak, H. Wplyw chorob grzybowych na rozwoj produkcji wisni // Owoce Warzywa Kwiaty. – 1969. – V.8, 12. – P. 5-6.
189. Melander, L.W. Nature of resistance of *Berberis* sp. to *Puccinia graminis* / L.W. Melander, J.H. Craigie // *Phytopathology*. – 1927. – 17 N 2. – P. 95-114.
190. Niederleitner, S. Primary infection and epidemic development of the cherry leaf spot disease *Blumeriella jaapii* (Rehm) von Arx. J. / S. Niederleitner, & V. Zinkernagel // *Plant Dis. Prot.* – 1999. – V. 106 (1). P. 88–97.
191. Owen, R.W. The antioxidant anticancer potential of phenolic compounds isolated from olive oil / R.W Owen, W.E. Giacosa, R. Hull, B.S. Haubner, H. Bartsch // *Eur. J. Cancer*, 2000. – V. 36. – P.1235-1247.
192. Rozsnyai, Zs. Breeding for sweet and sour cherry disease resistance in Hungary / Zs. Rozsnyai, J. Apostol // *Acta Horticulturae*. – 2005. – V. 667. – P. 117-122.
193. Ruano, J. Phenolic content of virgin oil improves is chemic reactive hyperemia in hypercholesterolemic patients / J. Ruano, Miranda Lopez, F. Fuentes // *J. Am. Coll. Cardiol.*, 2005. – V. 46. – P. 1864-1868.
194. Schmidt, H. Breeding dwarfing rootstocks for sweet cherries / H. Schmidt, W. Gruppe // *Hort Science*. – 1988. – V. 23. – P. 112–114.
195. Schuster, M. Investigation resistance to leaf spot disease (*Blumeriella jaapii*) in cherries / Mirko Schuster // *J. Fruit Ornam. Plant Res.* 2004. – V. 12. – P. 275-279.
196. Schuster, M. Sour cherry breeding at Dresden–Pillnitz / M. Schuster, B. Wolfram // *Acta Horticulturae*. – 2005. – V. 667. – P. 127-130.
197. Shah, J The salicylic acid loop in plant defense // *Curr. Opin. Plant Biol.* 2003. – V. 6. – P. 363-371
198. Shaw, M.W. Factors detertining the severity of epidemics of *Mycosphaerella graminicola* (*Septoria tritici*) jn winter wheat in the UK / M.W. Shaw, D. J. Royle // *Plant Pathology*. – 1993. – V. 42. – P. 882-899

199. Singleton, V.L. Orthofer and R.M. Lamuela-Raventos Analysis of total phenols and other oxidation substrates and antioxidants by means of folin-ciocalteu reagent / V.L. Singleton, R. Orthofer, R.M. Lamuela-Raventos // *Methods Enzymol.* – 1999. – V. 299. – P. 152-178.

200. Sjulín, T.M Expression of partial resistance to cherry leaf spot in cultivars of sweet, sour, duke, and European ground cherry / T.M. Sjulín, A.L. Jones, R.L. Andersen // *Plant Disease.* – 1989. – V. 73. – P. 56-61.

201. Van Loon, L.C. Significance of inducible defense-related proteins in infected plants / L.C. Van Loon, M. Rep, C.M., J. Pieterse // *Annu. Rev. Phytopathol.* 2006. – V. 44. – P. 135-162

202. Ved, Ram Stone Fruit Diseases and their Management / Ram Ved, L.N. Bhardwaj // *Deptt. of Mycology and Plant Pathology, Nauni (Solan) 173 230, Himachal Pradesh, India*

203. Vlot, A.C. Salicylic acid, a multifaceted hormone to combat diseases // *Annu. Rev. Phytopathol.* 2009. – V. 47. – P. 177-206.

204. Wharton, P.S. Screening cherry germ plasm for resistance to leaf spot. / P.S. Wharton, A. Iezzoni, A.L. Jones // *Plant Disease.* – 2003. V. – 87. – P. 471-477.

205. Wharton, P. Development of a protocol for screening cherry germplasm for resistance to cherry leaf spot / P. Wharton, A. Iezzoni // *Acta Horticulturae:* – 2005. – V. 667. – P. 509-514.

206. Wharton, P.S. Screening cherry germplasm for resistance to leaf spot / P.S. Wharton., A. Iezzoni, A.L. Jones // *PLANT DIS:* 2003. – V. 87. – P. 471-477.

207. Wolfram, B.: Sour cherry breeding at Dresden – Pillnitz. *Acta Horticulturae:* - 2000. – V. – 538. – P. 359-362

208. [http: // www. fruit – inform.com/ru/news/](http://www.fruit-inform.com/ru/news/)

ПРИЛОЖЕНИЯ



Рисунок А.1 – Климатические условия в 2010 году (г. Краснодар)



Рисунок А.2 – Климатические условия в 2011 году (г. Краснодар)



Рисунок А.3 – Климатические условия в 2012 году (г. Краснодар)



Рисунок А.4 – Климатические условия в 2013 году (г. Краснодар)



Рисунок А.5 – Климатические условия в 2014 году (г. Краснодар)

Приложение Б

Список гибридов, включенных в сравнительную оценку устойчивости в полевых условиях, и их происхождение

№ п/п	Происхождение	Название
1	2	3
1	Булатниковская (свободное опыление)	2-28-09
2	<i>C. incisa</i> × Полянка (свободное опыление)	2-88-08
3		2-74-08
4		2-18-09
5		2-22-09
6		2-25-09
7		2-27-09
8		1-59-08
9		2-29-09
10		2-30-09
11		31-2-09
12		2-32-09,
13		3-71-17
14		15-10-12
15		14-10-12
16		15-10-12
17		18-10-12
18		115-3-17
19		93-3-17
20		1-62-08 (10-15)
21		1-58-08 (10-15)
22	Булатниковская × 11-18 (<i>C. lannesiana</i> №2 × Франц Иосиф)	2-8-08
23		2-14-08
24	Молодежная × 11-17 (<i>C. lannesiana</i> №2 × Франц Иосиф)	1-67-08
25		1-68-08
26		1-69-08
27		1-70-08
28		1-71-08
29		3-37-08
30		1-31-09
31		1-56-09
32		1-57-09
33		1-53-09
34		1-54-09
35		55-1-09

Продолжение приложения Б

№ п/п	1	2
36	<i>C. incisa</i> × Полянка (свободное опыление)	1-61-08
37	АИ5 (<i>C. serrulata</i> × Норд Стар) (свободное опыление)	2-56-08
38		2-57-08
39		3-21-17
40		63-3-17
41	<i>C. serrulata</i> × Норд Стар (свободное опыление)	2-68-08
42	Успех (свободное опыление)	2-4-08
43		2-5-08
44		2-6-08
45		2-8-08
46	Им-I (<i>C. lannesiana</i> × Франц Иосиф) (свободное опыление)	2-33-09
47		2-37-09
48		2-7-08
49		2-77-08
50		2-78-08
51		2-19-08
52		2-20-08
53		2-21-08
54		2-22-08
55		2-24-08
56		2-25-08
57		45-3-08
58	Вишня Сахалинская №5 (свободное опыление)	2-35-08
59		2-36-08
60		2-37-08
61		2-34-08
62		2-38-08
63		3-15-08
64		3-16-08
65		3-18-08
66		17-3-08
67		3-4-08
68		3-6-08
69		3-5-08
70	Булатниковская × вишня Сахалинская №5	3-19-08
71	Молодежная × А 18	3-28-08
72		3-29-08

Продолжение приложения Б

1	2	3
73	Рубин (свободное опыление)	55-3-08
74		57-3-08
75		61-3-08
76		62-3-08
77	Булатниковская × [Молодежная × <i>C. lannesiana</i> №2]	3-39-08
78		3-40-08
79		3-41-08
80	10-14 (<i>C. lannesiana</i> № 2 × Полянка) (свободное опыление)	3-63-08
81		3-64-08
82		3-65-08
83	8-64 (<i>C. lannesiana</i> × Бигарро Оратовского)	3-90-08
84		3-67-08
85	Чудо-Вишня (свободное опыление)	2-5-09
86		2-6-09
87		2-7-09
88		2-8-09
89		2-9-09
90		1-49-09
91		1-28-09
92		1-29-09
93	Превосходная × Молодежная	2-58-09
94		2-59-09
95	Вишня Сахалинская №3 (свободное опыление)	2-60-09
96		1-8-09
97		1-9-09
98	Дружная (свободное опыление)	3-78-17
99	Молодежная × Чудо-вишня	2-65-09
100	A19/1 (<i>C. serrulata</i> × Норд Стар) (свободное опыление)	2-66-09
101	A18/1 (<i>C. lannesiana</i> №2 × Бигарро Оратовского) (свободное опыление)	17-3-69
102	<i>C. incisa</i> × Полянка (свободное опыление)	17-3-95
103		17-3-93
104	Студенческая × <i>C. lannesiana</i> №2	АИ1
105		АИ2
106		АИ5
107		АИ11
108		74-3-17
109	Норд Стар × 11-18 (<i>C. lannesiana</i> №2 × Франц Иосиф)	7-164-I-Б

Продолжение приложения Б

110	Молодежная × (<i>C. lannesiana</i> №2 × <i>C. yedonensis</i>)	72-2-I
111		73-2-I
112		74-3-I
113		75-3-I
114		76-4-I
115		77-4-I
116		78-4-I
117	<i>C. serrulata</i> × Полянка	3-106-17
118		17-3-115
119		11-10-12
120		14-10-12
121	Молодежная × смесь пыльцы <i>C. lannesiana</i> №2 и Норд Стар	2-50-09
122		АИ70-1-I
123		38-1-09
124		1-39-09
125		1-40-09
126	Любская×АИ2 (Студенческая × <i>C. lannesiana</i> №2)	1-8-1-Б
127	Краснодарская сладкая × 11-18 (<i>C. lannesiana</i> №2 × Франц Иосиф)	11-1-I-Б
128	3-28 (Молодежная х А9 (Норд Стар х <i>C. judii</i>) (свободное опыление)	1-49-09
129		1-28-09
130		1-29-09
131		1-51-09
132		1-52-09
133		1-2-09
134		2-3-09
135		1-6-09
136		2-4-09
137		1-28-09
138		1-54-09
139		1-29-09
140		2-2-09
141		1-52-09
142	11-4 (<i>C. serrulata</i> × Норд Стар)	2-72-08

Продолжение приложения Б

1	2	3
143	Булатниковская × 11-17 (<i>C. lannesiana</i> №2 × Франц Иосиф)	3-9-08
144		2-39-08
145		2-40-08
146		2-47-08
147		2-42-08
148		2-44-08
149		3-26-08
150		3-32-08 (№21)
151		1-20-09
152		1-21-09
153		1-22-09
154		1-23-09
155		1-25-09
156		1-26-09
157		8-2-08
158		72-1-08
159		1-73-08
160		2-14-08
161		2-50-08
162		3-2-08
163		3-3-08
164		2-60-08
165		2-15-08
166	Кавказская (свободное опыление)	2-79-08
167		2-80-08
168	<i>C. lannesiana</i> №2 × Франц Иосиф (свободное опыление)	2-82-08
169		2-83-08
170		2-86-08
171		2-87-08
172		2-14-09
173		3-105-17
174		2-13-09
175		3-110-17
176		48-1-09
177	(A8) <i>C. lannesiana</i> №2 × Франц Иосиф	44-5-12
178	Загадка (свободное опыление)	1-66-08
179	Студенческая × <i>C. lannesiana</i> №2 (свободное опыление)	АИ13

Продолжение приложения Б

1	2	3
180	<i>C. lannesiana</i> №2 × Франц Иосиф (свободное опыление)	17-10-12
181		17-11-12
182		4-11-12
183		14-11-12
184		15-11-12
185		18-11-17
186		20-11-12
187		2-20-09
188		2-21-09
189		42-7-12
190		73-3-17
191		44-5-12
192		20-11-12
193		3-58-08
194		3-56-08
195	<i>C. canescens</i> × <i>C. avium</i> (свободное опыление)	1-50-09
196		2-63-08
197		2-64-08
198		3-44-08
199		2-39-09
200		2-40-09
201		3-43-08
202		3-42-08
203		2-43-09
204		3-44-08
205		1-42-09
206		1-43-09
207		1-44-09
208		1-45-09
209		1-46-09
210		1-47-09
211		2-48-09
212		2-12-09
213		2-90-09
214		2-23-09
215		2-24-09
216		2-26-09
217		2-15-09
218		2-12-09
219	Производные от <i>C incisa</i>	1-89-10-15
220		2-88-10-15

Продолжение приложения Б

1	2	3
221	А24 свободное опыление (С. <i>lannesiana</i> №2 × Франц Иосиф) (свободное опыление)	17-3-76
222		33-4-12
223		39-4-12
224	Полиплоидная форма селекции Л.И. Дутовой	3-7-08
225	Поздняя Лермонтова × Сахалинская №5	3-8-08
226	Булатниковская × А9 (С. <i>lannesiana</i> №2 × Франц Иосиф)	3-10-08
227		3-11-08
228		3-12-08
229		3-13-08
230	Вишня Тимирязевская (П-5-14-48 – отборный сеянец селекции Л.И. Тараненко)	4-2-Т
231		6-2-Т
232		5-2-Т
233	Молодежная × АИ51 (С. <i>lannesiana</i> №2 × Франц Иосиф)	79-5-І
234		80-5-І
235		81-5-І
236		82-6-І
237		83-7-І
238		84-7-І
239		85-7-І
240		86-8-І
241		87-8-І
242		88-8-І
243		89-9-І
244		АИ90
245		91-11-І
246		АИ92
247		93-11-І
248		94-12-І
249		3-22-17
250		3-63-17
251		3-69-17
252		17-3-73
253	Норд Стар × АИ2 (Студенческая × С. <i>lannesiana</i> №2)	10-60-І-Б
254	Сеянцы антипки американской С. <i>mahaleb</i>	1-11-09
255		1-13-09
256		1-14-09
257		1-15-09

Продолжение приложения Б

258	Свободное опыление АИ43 (Молодежная × <i>C. lannesiana</i> №2)	1-59-09
259		2-56-09
260		1-60-09
261		2-42-09
262		2-50-09
263		1-61-09
264		2-49-09
265		3-66-08
266	сеянец ВСЛ 2 (вишня степная (<i>Prunus fruticosa</i> Pall.) × клоновый подвой) Л-2 (<i>Prunus lannesiana</i> Carr.)	7-4-Т
267		3-5-Т
268		4-5-Т
269		8-4-Т
270		9-4-Т
271		1-10-09
272	Норд Стар × 11-17 (<i>C. lannesiana</i> № 2× Франц Иосиф)	6/8-к
273	Загадка (свободное опыление)	1-12-09
274		2-91-09
275		2-11-09
276		2-92-09
277	Молодежная (свободное опыление)	2-93-09
278		1-11-09
279		
280	Производная от <i>C. lannesiana</i> №2	2-88-11-15

Апробационные признаки саженцев косточковых культур

№ признака по UPOV	Признак	Индекс	Степень выраженности
1	2	3	4
1	Растение: сила роста	3 5 7	слаборослое среднерослое сильнорослое
2	Растение: форма роста	1 3 5	прямостоящее раскидистое плакучее
3	Растение: ветвление	3 5 7	слабое среднее сильное
4	Растение: угол отхождения боковых ветвей	1 2 3	острый прямой тупой
5	Однолетний побег: толщина	3 5 7	тонкий средней толщины толстый
6	Однолетний побег: длина междоузлия	3 5 7	короткое средней длины длинное
7	Однолетний побег: число чечевичек	3 5 7	мало среднее число много
8	Однолетний побег: размер чечевичек	1 2 3	мелкие средние крупные
9	Однолетний побег: антоциановая окраска кончика	1 3 5 7 9	отсутствует или очень слабая слабая средняя сильная очень сильная
10	Однолетний побег, вегетативная почка: положение относительно побега	1 2 3	прижатая слегка отклоненная заметно отклоненная

Продолжение приложения В

1	2	3	4
11	Однолетний побег: размер вегетативной почки	3 5 7	мелкая средняя крупная
12	Однолетний побег: форма вершины вегетативной почки	1 2 3	острая тупая округлая
13	Однолетний побег: размер основания вегетативной почки	3 5 7	маленькое среднего размера большое
14	Листовая пластинка: длина	1 3 5 7 9	очень короткая короткая средней длины длинная очень длинная
15	Листовая пластинка: ширина	1 3 5 7 9	очень узкая узкая средней ширины широкая очень широкая
16	Листовая пластинка: отношение длины к ширине	1 3 5 7 9	очень маленькое маленькое среднее большое очень большое
17	Листовая пластинка: форма	1 2 3 4 5	узкоэллиптическая эллиптическая округлая яйцевидная обратнояйцевидная
18	Листовая пластинка: угол вершины (исключая кончик)	1 2 3	острый прямой тупой
19	Листовая пластинка: форма основания	1 2 3 4	острое тупое усеченное выемчатое
20	Листовая пластинка: опушение нижней стороны	3 5 7	слабое среднее сильное

Продолжение приложения В

1	2	3	4
21	Листовая пластинка: окраска верхней стороны	1 2 3 4	светло-зеленая зеленая темно-зеленая зеленая с красным оттенком
22	Листовая пластинка: глянецвитость верхней стороны	3 5 7	слабая средняя сильная
23	Листовая пластинка: надрезанность края	1 2 3	только городчатый и городчатый и зубчатый только зубчатый
24	Черешок: длина	3 5 7	короткий средней длины длинный
25	Черешок: опушение верхней стороны	1 9	отсутствует имеется
26	Черешок: интенсивность опушения верхней стороны	3 5 7	слабое среднее сильное
27	Черешок: окраска	1 2 3	зеленая со слабым антоцианом с сильным антоцианом
28	Лист: отношение длины листовой пластинки к ширине	3 5 7	малое среднее большое
29	Лист: прилистники	1 9	отсутствуют имеются
30	Прилистники: длина	3 5 7	короткий средней длины длинный
31	Прилистники: форма	1 2 3	шиловидные ланцетовидные рассеченные
32	Лист: нектарники (железки)	1 9	отсутствуют имеются
33	Нектарники: величина	1 2 3	мелкие средние крупные

Продолжение приложения В

1	2	3	4
34	Лист: преобладающее число нектарников	1 2 3	один два более двух
35	Лист: расположение нектарников	1 2 3	у основания пластинки в равной степени у основания и у черешка у черешка
36	Нектарник: окраска	1 2 3 4	зеленый желтый красный фиолетовый
37	Нектарник: форма	1 2 3	округлый почковидный овальный

Выделение устойчивых форм рода *Cerasus* Mill. с помощью экспресс-метода оценки устойчивости к коккомикозу

Название	Макс. балл поражения	Янтарная кислота, г/кг	Кофейная кислота, мг/кг	Магний, мг/кг	Кальций, мг/кг	Значение I-го неравенства	Значение II-го неравенства
1	2	3	4	5	6	7	8
АИ1 (2010)	0	0,6	31	1765	597	32,21	23,49
АИ1 (2011)	0	0,3	48	480	452	12,13	10,61
АИ1 (2012)	0	0,19	48	480	452	12,13	10,61
5-44	0,1	0,4	9,3	604	456	10,89	9,63
5-40	0	0,3	60,4	762	756	25,79	21,18
АИ2 (2012)	0	0,31	29	290	262	3,21	2,35
АИ5 (2012)	0	0,39	14,1	570	371	8,60	7,06
АИ11(2012)	0	0,23	107	337	183	9,08	2,78
7-42 (2010)	0	0,4	28,4	519	281	6,94	4,36
АИ4	0	0,43	10,53	1000,2	1029,4	31,86	28,73
И9 x <i>C. canescens</i>	0	0,55	12,3	932,8	821	26,10	21,51
ОВП 2 (2010)	0,1	0,1	57,4	541	552	16,08	14,88
АИ4 (2011)	0	0,7	3,05	371,6	298,5	4,63	0,70
Акварель	2	0,16	25,32	1326,97	1966	61,9	60,33
Степной родник (2011)	1	6,04	38,77	3489,29	5872,38	228,81	145,14
Степной родник (2012)	0,5	0,06	38,77	3489,29	5872,38	197,32	189,82
ВП1(2012)	0,5	0,08	30,00	1396	2894	88,5	87,32
Зеленый шар (2012)	0,5	0,24	15,0800	1379	1451,94	47,67	45,82
ВСЛ-2 (2012)	0,5	0,2	21,5300	961	1314	39,19	38,46
АИ-82	2	0,1582	48	242	202	2,08	1,75
гибрид АИ-81	0,5	0,2	27,56	559	552	13,8	13,71

Продолжение приложения Г

1	2	3	4	5	6	7	8
ВСЛ-1	0,5	0,2	21,53	961	1314	39,2	38,46
АИ 77 (май, 2013)	0,5	0,071	93,96	338	399	12,92	9,67
Норд Стар х АИ 2	0	0,17	43,3	451	627	16,00	15,28
АИ70-1-1	0,1	0,20	561,61	134,5	302,3	55,93	13,4
1-8-1 (биотехн) Любская× АИ2	0	0,1741	174,4	234,9	665,7	27,761	16,89
7-164-1 Норд Стар Х11-18 (<i>C.lappesia-</i> <i>na №2</i> × Франц Иосиф)	0	0,08112	169,1	168,8	542,5	22,51	14,40
11-1-1 Краснодар- ская сладкая × 11-18 (<i>C.lappesia-</i> <i>na №2</i> × Франц Иосиф)	0	0,1395	626,7	265,6	643,8	73,26	35,88
вишня Тимирязевс- кая (1.08)	3	0,2875	9,2	2157	2446	84,35	80,20
Сеянец сорта черешни Загадка	2,5	0,9075	5,7	705	470	14,81	7,12
Вишня Южанка	0,1	0,5	9,7	1167	660	23,97	19,87
Сеянец сорта вишни Чудо-вишня	2,5	0,4	3,4	4258	5782	202,40	191,38
Булатников- ская (2010)	3,5	0,04	48	601	444	12,55	12,73
11-1	4	0,06	15,95	742,52	926,99	24,50	26,63

Продолжение приложения Г

1	2	3	4	5	6	7	8
[Молодежная × смесь пыльцы Франц Иосиф × <i>C. lannesiana</i> №2]	0	0,5	3,4	1398	650	25,88	21,66
АИ13 [свободное опыление Студенческая × <i>C. lannesiana</i> №2]	0	0,3	7,2	938	448	14,00	13,28
3-21-17 (сеянец АИ5 (<i>C. serrulata</i> × Норд Стар)	0	0,2	2,9	1394	789	28,05	27,70
3-111	0	0,6	7,6	1725	1155	44,81	38,06
6/8-к (Норд Стар × 11-17 (<i>C.lannesiana</i> №2 × Франц Иосиф))	0	0,5	9,1	695	1434	39,60	36,76
3-73-17 [<i>C.lannesiana</i> №2 х Франц Иосиф]		0,2	3,9	1960	1222	47,05	45,06
Молодежная (2010)	3,5	0,03	11	922	379	10,86	13,32
Любская (2010)	4	0,2	18	284	381	4,74	6,18
Любская (2011)	4	0,23	15	404,6	442,3	7,76	8,74
Гибрид №2 [Булатниковс кая/Институтс кая 43]		0,3	3,2	1411	713	26,71	25,02

Продолжение приложения Г

1	2	3	4	5	6	7	8
6-8к иммунник (Норд Стар × 11-17 (<i>C.lannesia-</i> <i>na №2</i> × Франц Иосиф)	0	0,5	9,1	695	1434	39,60	36,76
Норд Стар (2010)	2,7	0,2	6,6	478	376	5,81	7,66
Мелитополь- ская черная (2010)	4	0,1	14	478	296	3,82	6,34
Краснодар- ская сладкая (2010)	3,5	0,2	2	592	367	6,48	8,40
Вишня Краснодар- ская сладкая	3,5	0,13	17,14	529	674	15,38	17,11
11-6	4	0,07	13,99	1224,87	695,99	23,85	24,71
Вишня Эрди Ботермо	4	0,0246	19,5	607	524	11,87	14,54

Хозяйственно-ценные признаки сорта вишни Тимирязевская



Рисунок Д 1.– Цветение вишни Тимирязевская (дерево полностью – слева),
одиночный цветок (вверху), ветка с плодами (внизу)



Рисунок Д.2 – Урожайность вишни Тимирязевская, с поздним развитием
инфекции

Продолжение приложения Д

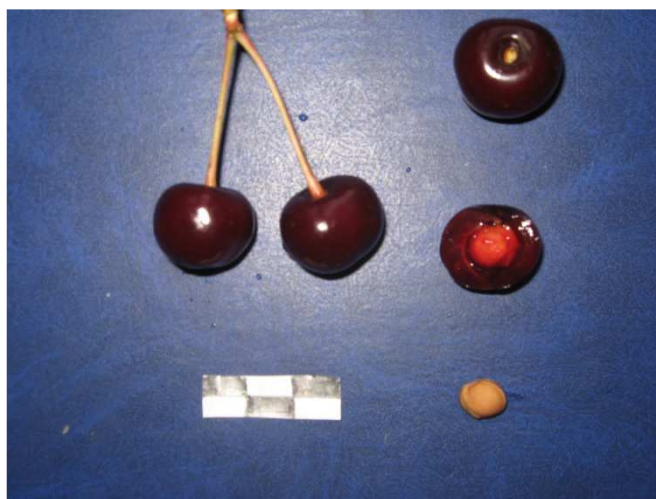


Рисунок Д.3 – Плоды вишни Тимирязевская

Таблица Д.4 – Средние значения биохимических показателей плодов вишни Тимирязевская (2013-2014 гг.)

Помоло- гический ряд	Мас- са, г	Высота, мм	Диа- метр, мм	Сухие в-ва, %	Сум- ма сахар- ов, %	Общая кисло- тность, %	Сах- аро- кислот- ный индекс	Витамины, мг/100 г		Антоц- ианы, мг/ 100 г
								аско- рбино- вая кисло- та	ви- та- мин Р	
Вишня Тимирязевская	5,0	16	19	15,3	7,2	1,09	6,7	8,8	61,4	424

Родительские формы гибридов, устойчивых к коккомикозу



Рисунок - 10-15 (вверху), 10-18 (внизу), ЗАО ОПХ «Центральное», 12 кв.

Формы рода *Cerasus* Mill., устойчивые к коккомикозу

Рисунок Ж. 1 – Сравнение поражаемости вишни Южанка (слева) с поражаемыми сеянцами сорта вишни Молодежная (справа), плоды вишни Южанка ЗАО ОПХ «Центральное», 2009 г. посадки, 17 кв., август 2014 г.



Рисунок Ж. 2 – Сорт вишни Южанка (3-28) (слева), непоражаемая форма 6/8-к, сентябрь, 2013 г.

Хозяйственно-ценные признаки выделенных форм рода *Cerasus* Mill.,
устойчивых к коккомикозу

Название	Происхождение	Максимальный балл поражения	Возраст вступления в плодоношение	Размер плода, г	Вкус плода
1-59-08	сеянец от свободного опыления 10-15 (<i>C. incisa</i> × Полянка)	0	2	0,8	с горечью
2-88-08	сеянец от свободного опыления 10-15 (<i>C. incisa</i> × Полянка)	0	2	0,8	с горечью
3-13-08	Булатниковская × А9 (<i>C. lannesiana</i> №2 × Франц Иосиф)	0	2	1,2	кисло-сладкий
3-38-08	Молодежная × 11-17 (<i>C. lannesiana</i> №2 × Франц Иосиф)	0	2	2,5	кисло-сладкий
3-57-08	свободное опыление Рубин	0	3	1,5	кисло-сладкий
2-83-08	сеянец от свободного опыления 11-15 (<i>C. lannesiana</i> №2 × Франц Иосиф)	0	2	2,5	с горечью
3-21-17	Сеянец от свободного опыления АИ5 <i>C. serrulata</i> × Норд Стар	0	2	1,5	кисло-сладкий
3-106-17	<i>C. serrula</i> × Полянка	0	3	0,9	с горечью
2-50-08	Булатниковская × 11-17 (<i>C. lannesiana</i> №2 × Франц Иосиф)	0	3	2,2	кисло-сладкий
2-82-08	сеянец от свободного опыления (<i>C. lannesiana</i> №2 × Франц Иосиф)	0	2	2,4	кисло-сладкий
3-32-08 (№21)	Молодежная × 11-17 (<i>C. lannesiana</i> №2 × Франц Иосиф)	0	2	1,8	кисло-сладкий
3-40-08, 3-39-08	Булатниковская × (Молодежная × <i>C. lannesiana</i> №2)	0	3	2,5	кисло-сладкий
1-59-09, 1-60-09, 1-61-09	гибридные формы от АИ 43 (Молодежная × <i>C. Lannesiana</i> №2)	0	2	0,9	с горечью
АИ13	сеянец от свободного опыления (Студенческая × <i>C. lannesiana</i> 2)	0	3	2,7	кислый
6/8-к	Норд Стар × 11-17 (<i>C. lannesiana</i> № 2 × Франц Иосиф)	0	3	2,8	кислый
1-11-09	сеянец <i>C. mahaleb</i>	0	4	0,5	с горечью
17-3-69	сеянец от свободного опыления [<i>C. lannesiana</i> × Бигарро Оратовского]	0,1	2	0,9	горький
17-3-73	Молодежная × АИ51 (<i>C. lannesiana</i> №2 × Франц Иосиф)	0,1	2	0,9	горький
17-3-93	сеянец от свободного опыления (<i>C. incisa</i> × Полянка)	0,1	2	0,9	горький

Продолжение приложения И

17-3-76	A24 (сеянец от свободного опыления <i>C. lannesiana</i> × Франц Иосиф)	0,1	2	0,9	горький
17-3-95	сеянец от свободного опыления (<i>C. incisa</i> × Полянка	0,1	2	0,9	горький
17-3-115	<i>C. serrulata</i> Ht. × Полянка	0,1		0,9	горький
1-89-10-15, 2-88-10-15	производные от <i>C. incisa</i>	0,1	2	0,8	горький
2-88-11-15	<i>C. lannesiana</i> №2	0,1	2	0,8	горький
2-39-08, 2-40-08, 2-47-08, 2-50-08, 3-2-08, 3-26-08, 3-32-08 (№21)	Булатниковская × 11-17 (<i>C. lannesiana</i> №2 × Франц Иосиф)	2	2	2,8	кисло-сладкий
2-28-09	сеянец от свободного опыления вишня Булатниковская	2	2	3,5	кисло-сладкий
3-28-08, 3-29-08	вишня Молодежная × A18	2	2	3,2	кисло-сладкий
2-63-08, 2-64-08, 3-43-08, 3-42-08, 3-44-08, 1-42-09, 1-43-09, 1-44-09, 2-12-09, 2-15-09, 2-23-09, 2-24-09	(5-34) сеянцы от свободного опыления (<i>C. canescens</i> × <i>C. avium</i>)	до 3 баллов в конце вегетации с ПРИ	2	0,9	сладкий, с кислин- кой