



УДК 632.21:634.711

А.А. БЕЛЯЕВ, доктор сельскохозяйственных наук, заведующий кафедрой,
Е.Н. ПАНИНА, аспирант,
Н.С. МАТЧЕНКО, магистрант,
Г.И. БАКЛАНОВА*, научный сотрудник

ФБГОУ ВПО Новосибирский государственный аграрный университет,
*ГНУ Сибирский научно-исследовательский институт растениеводства и селекции
Россельхозакадемии
e-mail: belyaev.an.ar@gmail.com

ПЕРИДЕРМА КАК СОРТОВОЙ ИММУНОЛОГИЧЕСКИЙ ФАКТОР В ПОБЕГАХ МАЛИНЫ

Установлено в многолетних гистологических наблюдениях, что ремонтантные сорта малины Недосыгаемая и Райское наслаждение в условиях Новосибирской области формируют в стеблях однолетних побегов замещения перидерму по общему числу слоев и степени зрелости в 1,3–1,9 раза более слабую, чем сорт обычного типа плодоношения Зоренька Алтая. В течение первой половины вегетации ремонтантные сорта не имеют замкнутого суберинизированного слоя перидермы в нижнем ярусе побегов. В условиях искусственного заражения через эпидермальные раны гриб *Fusarium sambucinum* в июне вызывает некротизацию внутренних тканей побегов замещения ремонтантного сорта Недосыгаемая в 60 % случаев, площадь некроза на поперечном сечении стебля составляет 30 %. Это указывает на недостаточность иммунологических факторов в побегах замещения ремонтантного сорта малины Недосыгаемая, в том числе слабый уровень развития и вызревания перидермы как иммунологического барьера. Необходимы дополнительные меры защиты данного сорта от малинной побеговой галлицы и галлицевого ожога.

Ключевые слова: малина, ремонтантные сорта, перидерма, галлицевый ожог, иммунологический барьер, искусственное заражение.

Одна из основных фитосанитарных проблем культурной малины повсеместно в России и за рубежом – ущерб, связанный с преждевременным отмиранием побегов вследствие повреждения малинной побеговой галлицей – *Resseliella theobaldi* (Barn.) – и последующим поражением комплексом сопряженных микозов – галлицевым ожогом («midge blight») [1–4]. В эпифитотийные годы в Западной Сибири (например, в 1983–1985, 1991, 1997, 2001, 2005, 2013) отмирание побегов от галлицевого ожога в среднем составляло около 20 %, на неустойчивых сортах достигало 30–80 % и более [4]. Патогенный микоз галлицевого ожога включает более 25 видов грибов. Доминирующее значение в инфицировании внутренних слоев стеблей малины и их некротизации имеют грибы рода *Fusarium* (всего известно более 10 видов, в том числе *Fusarium sambucinum* Fuck. и др.) наряду с грибами рода *Alternaria* и в некоторых случаях – рода *Verticillium* [5–7]. Известно также, что в устойчивости малины к болезням стеблей существенное значение имеют морфолого-анатомические барьеры, в частности зрелая перидерма [8–10]. В настоящее время на юге Западной Сибири новым направлением развития культуры малины является выращивание ре-

монтантных сортов, продуктивность которых в местных условиях может превышать 3 кг/куст [11]. Разработка технологии возделывания ремонтантной малины требует изучения особенностей ее фитосанитарного состояния, в том числе уровней и механизмов устойчивости к основным вредным объектам.

Цель исследования – изучить процессы формирования перидермы у сортов малины разного типа плодоношения и испытать ее действие как фактора иммунитета на искусственном инфекционном фоне.

ОБЪЕКТЫ, УСЛОВИЯ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Объектами исследования стали сорта малины Зоренька Алтая обычного типа плодоношения и ремонтантные сорта Недосыгаемая и Райское наслаждение, а также грибок *F. sambucinum* Fuck. Погодные условия периодов вегетации 2007–2009 гг. были теплыми, недостаточно увлажненными, сумма эффективных температур (СЭТ) выше 5 °С составила 1499–1658°, ГТК = 0,9–1,1, в 2010 г. – теплыми, засушливыми (СЭТ = 1495°, ГТК = 0,7), в 2012 г. – жаркими, сухими (СЭТ = 1915°, ГТК = 0,6).

Формирование перидермы в побегах замещения малины изучали микроскопическим методом с помощью окрашивания ткани суданом-3 на гистологических срезах [12, 13]. Оценку поражения галлицевым ожогом проводили в насаждениях малины в Новосибирской зональной плодово-ягодной опытной станции по известным методикам [14]. Искусственное заражение малины осуществляли 2–3-недельной культурой изолята *F. sambucinum* (ранее выделенного нами из побегов малины, пораженных галлицевым ожогом), выращенной на среде Чапека. Агаровые блоки (диаметр 10 мм) с мицелием помещали на здоровые стебли нормально развитых однолетних побегов замещения малины на высоте 50 см от их основания, обкладывали увлажненной ватой и на 6 сут покрывали полиэтиленовым изолятором. Повторность в каждом варианте – 10 побегов. Инокулировали неповрежденные покровы, мелкие ранки эпидермиса (при натирании толченым стеклом) или скальпельные надрезы глубиной 0,3–0,4 мм, нарушающие слой перидермы, в течение вегетации – в несколько сроков: во II декаде июня, июля и августа [8, 15]. Итоговый учет проводили в конце вегетации, при этом стебли разрезали и оценивали внутреннюю некротизацию.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Гистологические наблюдения проведены в течение 2007–2010 и 2012 гг. В иммунологическом отношении имело наибольшее значение оценить формирование перидермы в первой половине вегетации. В этот период с конца мая по I декаду июля происходил лёт наиболее вредоносного первого поколения побеговой галлицы, внедрение в трещины коры ее личинок и инфицирование ран фитопатогенными грибами в ярусе 0–50 см от основания побега. Перидерма у основания молодых побегов малины закладывалась обычно в III декаде мая, в конце I декады июня начиналось отложение суберина в отдельных клетках. В дальнейшем перидерма нарастала вверх по стеблю и в центростремительном направлении происходила

последовательная суберинизация наружного слоя перидермы и нескольких слоев, лежащих за ним.

Наблюдения во II декаде июля показали, что в среднем за 5 лет сорт Зоренька Алтая (обычного типа плодоношения) имел в молодых побегах 4,1 слоя клеток перидермы, на 0,7–1,1 слоя (на 16,4–25,4 %) больше, чем у ремонтантных сортов (табл. 1). По числу суберинизированных слоев сорт Зоренька Алтая (1,4 слоя) превосходил ремонтантные сорта на 0,5–0,6 слоя (на 34,7–40,4 %). Ремонтантные сорта до середины июля в нижнем ярусе побегов (0–50 см) обычно не имели завершеного слоя зрелой перидермы (0,8–0,9 слоя). В связи с этим они были недостаточно защищены от внедрения личинок первого поколения побеговой галлицы и различных форм грибной инфекции.

К концу вегетации у сорта Зоренька Алтая перидерма состояла из 10,9 слоя клеток, из которых 3,2 слоя вызревших. У ремонтантных сортов пери-

Таблица 1

Состояние перидермы в однолетних стеблях сортов малины в ярусе 50 см от основания побега

Сорт	Год					Среднее за 5 лет
	2007	2008	2009	2010	2012	

В середине вегетации (II декада июля)

Число слоев перидермы

Недосыгаемая	1,8	3,3	3,7	3,7	4,5	3,4
Райское наслаждение	2,0	3,3	2,7	3,2	4,0	3,0
Зоренька Алтая	2,3	4,3	4,3	4,0	5,3	4,1

НСР₀₅ по сортам = 0,4 слоя; НСР₀₅ по годам = 0,5

Число зрелых слоев перидермы

Недосыгаемая	0,5	0,9	0,9	1,2	1,2	0,9
Райское наслаждение	0,5	0,8	0,8	0,9	1,1	0,8
Зоренька Алтая	1,0	1,5	1,3	1,5	1,6	1,4

НСР₀₅ по сортам = 0,1 слоя; НСР₀₅ по годам = 0,2

В конце вегетации (III декада сентября)

Число слоев перидермы

Недосыгаемая	4,7	6,3	7,7	8,0	8,7	7,1
Райское наслаждение	5,0	6,0	7,0	9,0	8,7	7,1
Зоренька Алтая	11,0	6,7	16,3	10,0	10,7	10,9

НСР₀₅ по сортам = 0,4 слоя; НСР₀₅ по годам = 0,5

Число зрелых слоев перидермы

Недосыгаемая	1,7	2,0	1,7	2,2	3,5	2,2
Райское наслаждение	1,0	2,0	1,8	1,8	2,7	2,3
Зоренька Алтая	3,0	3,1	3,3	2,2	4,3	3,2

НСР₀₅ по сортам = 0,1 слоя; НСР₀₅ по годам = 0,2

дерма включала по 7,1 слоя, в том числе 2,2–2,3 зрелых. Превышение сорта Зоренька Алтая над ремонтантными сортами было статистически достоверным ($p < 0,05$): по общему количеству слоев перидермы на 54–55 %, по количеству опробковевших слоев – на 52–85 %.

Таким образом, у сорта Зоренька Алтая перидерма была мощнее по росту и вызреванию, что соотносилось с ростом и развитием побегов данного сорта. В среднем за 5 лет длина однолетних побегов сорта Зоренька Алтая в июле составляла в среднем 157,6 см (превышение ($p < 0,05$) относительно ремонтантных сортов на 22–35 %), диаметр побега в ярусе 50 см от основания – 10,8 мм (превышение на 15–23 %). К концу вегетации закономерности усиливались: длина побегов сорта Зоренька Алтая составляла в среднем 204,1 см (превышение на 54–79 %), диаметр стебля 12,0 мм (превышение на 21–34 %). По-видимому, относительно слабый вегетативный рост, в том числе и отставание в формировании перидермы, у ремонтантных сортов малины связан с ускоренными темпами прохождения фаз и перераспределением пластических веществ и энергии на генеративные процессы, происходящие в первый год жизни побегов в отличие от сортов обычного типа плодоношения.

Увеличение суммы эффективных температур выше 5 °С за период вегетации с 1498,7° (2009 г.) и 1494,6° (2010 г.) до 1915° в 2012 г. мало отражалось на формировании числа слоев перидермы, однако достоверно ($p < 0,05$) усиливало ее вызревание: число опробковевших слоев ткани у сорта Зоренька Алтая возросло с 2,2–3,3 слоя в 2009 и 2010 гг. до 4,3 слоя в 2012 г., у ремонтантных сортов в эти же годы – с 1,7–2,2 до 2,7–3,5 слоя.

Наблюдения за поражаемостью галлицевым ожогом показали, что развитие болезни в годы исследований в среднем за 5 лет на ремонтантных сортах было в 1,7–2,1 раза более высоким, чем у сорта Зоренька Алтая, и обычно (кроме резко засушливых 2010 и 2012 гг.) превышало уровень экономического порога вредоносности (ЭПВ = 25 % [4]) данного заболевания (табл. 2). Высокая восприимчивость ремонтантных сортов могла быть связана с замедленным вызреванием перидермы.

Для испытания защитной функции перидермы в 2012 г. проведено искусственное заражение отрастающих побегов замещения малины сортов Зоренька Алтая и Недосыгаемая (оба сорта посадки 2008 г.) изолятом гриба *F. sambucinum* Fuck. Результаты инокуляции оценивали по частоте (%) поражения тканей, расположенных в стеблях глубже перидермы (ксилема и

Таблица 2
Развитие галлицевого ожога на сортах малины в конце вегетации, %

Сорт	Год					Среднее за 5 лет
	2007	2008	2009	2010	2012	
Зоренька Алтая	21,9	20,8	18,5	2,5	10,4	14,8
Недосыгаемая	37,5	46,0	32,6	19,2	18,9	30,8
Райское наслаждение	26,3	36,3	42,1	12,5	11,9	25,8

НСР₀₅ по сортам = 5,1%; НСР₀₅ по годам = 6,6.

сердцевинная паренхима), и доле площади (%) поперечного сечения стебля в месте инокуляции, занятой некрозом в результате произошедшей инфекции.

Через скальпельные надрезы, повреждающие перидерму, в июне и июле инфекция почти всегда приводила к поражению внутренних тканей стебля – ксилемы и сердцевины. В августе заражение ослаблялось, особенно у сорта Зоренька Алтая, возможно, из-за одревеснения ксилемы (рис. 1, 2). Инокуляция неповрежденного эпидермиса почти не приводила к заражению внутренних тканей побегов, хотя в отдельных случаях инфицировалась паренхима первичной коры, что соответствует известной характеристике грибов рода *Fusarium* как преимущественно раневых патогенов малины [4, 8].

При инокуляции через раны эпидермиса частота заражения внутренних тканей стебля у сортов достоверно ($p < 0,01$) различалась: в июне ремонтантный сорт был глубоко инфицирован в 60 % случаев, сорт Зоренька Алтая – в 2 раза реже (см. рис. 1). При этом площадь некроза на поперечном сечении стебля у ремонтантного сорта Недосыгаемая составила 30,0 % – в 4 раза больше, чем у сорта Зоренька Алтая (см. рис. 2). Это может быть связано с тем, что зрелая перидерма у сорта Недосыгаемая в этот период в 2012 г. отсутствовала, а у сорта обычного типа плодоношения уже был практически сформирован первый суберинизированный слой клеток. В июле через раны эпидермиса частота заражения внутренних тканей стебля у ремонтантного сорта снижалась до 10 % случаев, сорт обычного

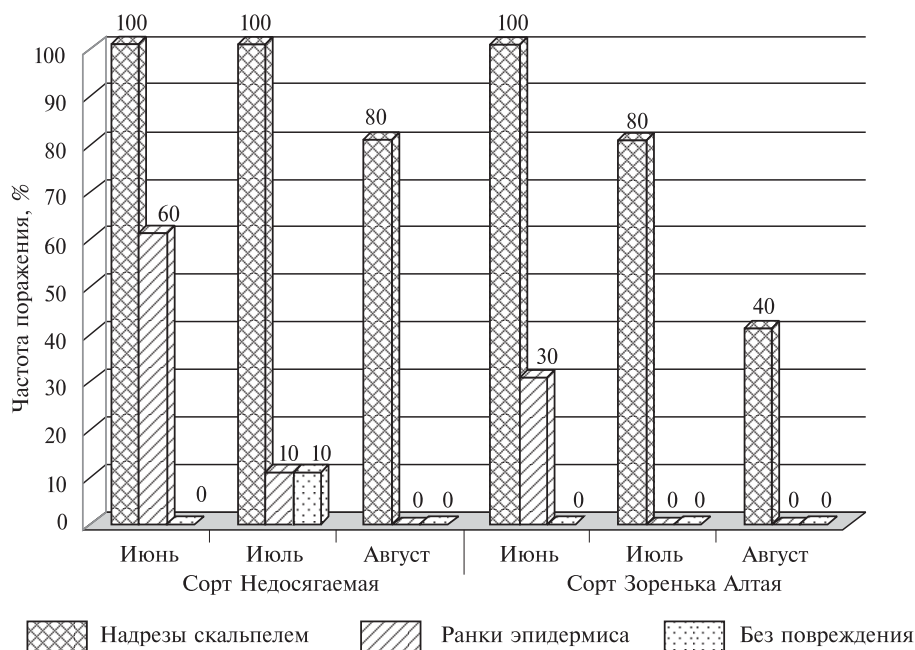


Рис. 1. Частота заражения ксилемы и сердцевинной паренхимы однолетних побегов малины при различных сроках искусственной инокуляции грибом *F. sambucinum* (итоговый учет 23 сентября 2012 г.).

НСР₀₁ по сортам = 7,8 %; НСР₀₁ по срокам заражения и способам повреждения = 9,6

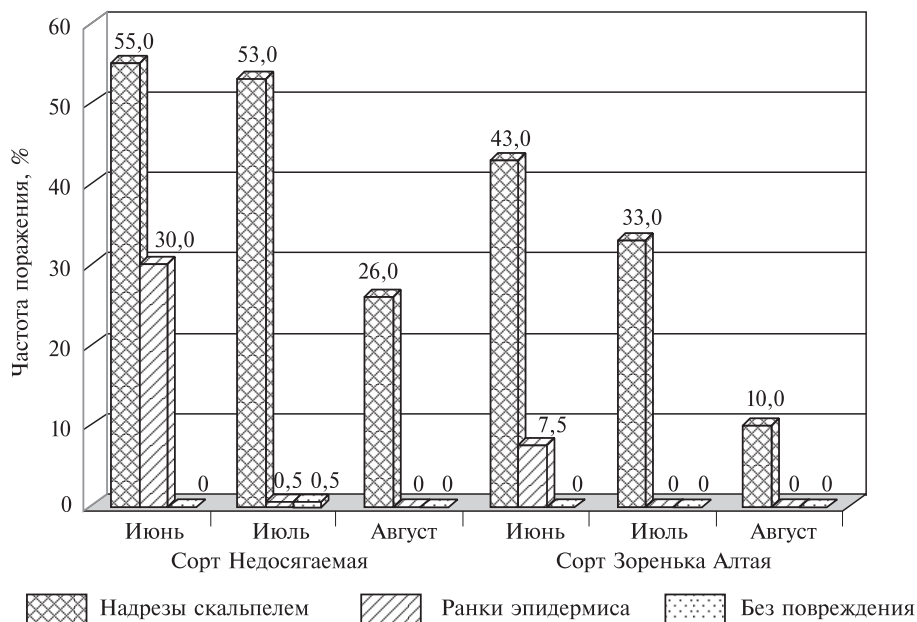


Рис. 2. Площадь некроза на поперечном сечении стеблей (% от площади сечения) малины при различных сроках искусственной инокуляции грибом *F. sambucinum* (учет 23 сентября 2012 г.).

НСР₀₁ по сортам = 3,1 %; НСР₀₁ по срокам заражения и способам повреждения = 3,8

типа плодоношения совсем не заражался. В августе инфекция через раны эпидермиса не удавалась.

Высокая частота инфицирования через эпидермальные раны внутренних тканей стебля – ксилемы и сердцевинной паренхимы – ремонтантного сорта в июне (60 % случаев) указывает на недостаточный уровень всех иммунологических факторов в побегах, в частности перидермы, в период активности первого поколения малинной побеговой галлицы.

Ремонтантные сорта Недосыгаемая и Райское наслаждение представляют ценность для сибирского плодоводства в связи с высоким уровнем урожайности, качеством ягод, способностью формировать урожай в условиях короткого вегетационного периода. Наши исследования показывают, что у данных сортов созревание перидермы в стеблях побегов замещения происходит с задержкой на 2–3 нед и более. Недостаточность уровня устойчивости ремонтантных сортов к галлицевому ожогу необходимо учитывать при разработке системы защитных мероприятий и предусматривать дополнительные меры защиты данных сортов.

ВЫВОДЫ

1. Ремонтантные сорта малины Недосыгаемая и Райское наслаждение в условиях Новосибирской области формируют перидерму по числу слоев и степени зрелости в 1,3–1,9 раза более слабую, чем сорт обычного типа плодоношения Зоренька Алтая, и в течение первой половины вегетации не

имеют замкнутого суберинизированного слоя перидермы в нижнем ярусе побегов.

2. В условиях искусственного заражения через эпидермальные раны гриб *F. sambucinum* в июне в 60 % случаев вызывает некротизацию внутренних тканей побегов замещения ремонтантного сорта Недосыгаемая. Площадь некроза на поперечном сечении стебля составляет 30 %. Это указывает на недостаточность иммунологических факторов в побегах замещения ремонтантного сорта малины Недосыгаемая, в том числе слабый уровень развития и вызревания перидермы как иммунологического барьера. Могут потребоваться дополнительные меры защиты данного сорта от малинной побеговой галлицы и галлицевого ожога.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Gordon S.C., Woodford J.A.T., Birch A.N.E., Jones A.T. Progress towards Integrated Crop Management (ICM) for European raspberry production // Annual report of SCRI. – 1998. – P. 153–156.
2. Ильин В.С. Земляника, малина и ежевика. – Челябинск: Юж.-Урал. кн. изд-во, 2007. – 344 с.
3. Vetek G., Fail J., Penzes B. Susceptibility of raspberry cultivars to the raspberry cane midge *Resseliella theobaldi* (Barnes) // J. of Fruit and Ornamental Plant Research. – 2006. – Vol. 14. (Suppl. 3). – P. 61–66.
4. Беляев А.А. Защита малины от малинной побеговой галлицы и стеблевых микозов: автореф. дис. ... д-ра с.-х. наук. – Новосибирск, 2010. – 38 с.
5. Pitcher R.S., Webb P.C.R. Observations on the raspberry cane midge *Thomasiniana theobaldi* Barnes.: 2. “Midge blight”, a fungal invasions of the raspberry cane following injury by *T. theobaldi* // J. Hort. Sci., 1952. – Vol. 27. – С. 95–100.
6. Williamson B., Hargreaves A.J. Fungi on red raspberry from lesions associated with feeding wounds of cane midge (*Resseliella theobaldi*) // Ann. appl. Biol. 1979b. – Vol. 91, N 3. – P. 303–307.
7. Беляев А.А. Этиология микозов стеблей малины // Микология и фитопатология. – 2004. – Т. 38, вып. 6. – С. 90–94.
8. Seemuller E. Infektiositat und Pathogenitat verschiedener Pilze an Himbeerruten // Phytopathol. Zeitschrift. – 1974. – B. 80, H. 4. – S. 340–354.
9. Ruhl K., Stosser R. Peridermausbildung und Wundreaktion an Ruten verschiedener Himbeersorten (*Rubus idaeus* L.) // Mitt. Klosterneuburg. – 1988. – B. 38 – S. 21–29.
10. Беляев А.А., Шпатов Т.В. Сортные особенности взаимодействия малины с этиологическими факторами галлицевого ожога // Сиб. вестн. с.-х. науки. – 2004. – № 1. – С. 43–48.
11. Бакланова Г.И. Продуктивность ремонтантных и крупноплодных сортов малины в условиях лесостепи Приобья // Актуальные вопросы технологии выращивания овощных, плодово-ягодных и декоративных культур: сб. тр. НГАУ. – Новосибирск, 2011. – С. 158–161.
12. Анатомические методы исследований культурных растений: метод. указания ВНИИ растениеводства им. Н.И. Вавилова. – Л., 1989. – 40 с.
13. Справочник по ботанической микротехнике: основы и методы / Р.П. Барыкина и др. – М., 2004. – 312 с.
14. Бельх А.М., Бакланова Г.И., Беляев А.А. Малина красная в лесостепи Приобья. – Новосибирск, 2004. – 128 с.
15. Ищенко Л.А., Чеснокова И.Н. Сравнительное изучение возбудителей пурпуровой и язвенной пятнистостей малины в условиях чистой культуры и методом искусственного заражения // Бюл. ЦГЛ им. И.В.Мичурина. – 1984. – Вып. 41. – С. 33–38.

Поступила в редакцию 09.06.2014

A.A. BELYAEV, Doctor of Science in Agriculture, Chair Holder,
E.N. PANINA, Postgraduate,
N.S. MATCHENKO, Undergraduate,
G.I. BAKLANOVA*, Researcher

*Novosibirsk State Agrarian University,
* Siberian Research Institute of Plant Production and Breeding,
Russian Academy of Agricultural Sciences
e-mail: belyaev.an.ar@gmail.com*

PERIDERM AS A VARIETAL IMMUNOLOGICAL FACTOR IN RASPBERRY SHOOTS

Multi-year histological observations have revealed that Nedosyagaemaya and Raiskoe Naslazhdenie varieties of remontant raspberry, cultivated under conditions of Novosibirsk Region, form periderm in the annual replacement shoots, which is 1.3–1.9 times weaker as to the total number of layers and maturity degree than that in Zorenka Altaya variety of the common genotype. During the first half of the growing season, remontant varieties do not have closed suberized periderm layer in the lower tier of shoots. Under conditions of artificial infection through epidermal wounds in June, the fungus *Fusarium sambucinum* causes necrosis of internal tissues of shoots in Nedosyagaemaya variety in 60 percent of cases, necrotic area on the shoot cross-section making up 30 percent. It indicates lack of immunological factors in the replacement shoots of Nedosyagaemaya variety of raspberry, including poor development and ripening of periderm as an immunological barrier. Additional measures should be taken to protect this variety against raspberry gall midges and midge blight.

Keywords: raspberry, remontant varieties, periderm, midge blight, immunological barrier, artificial infection.
