

УДК 582.711.31:581.2

## ЗАВИСИМОСТЬ ПРОНИКНОВЕНИЯ АМЕРИКАНСКОЙ МУЧНИСТОЙ РОСЫ (*SPHAEROTHECA MORS-UVAE* (SCHWEIN.) BERK. ET GURT.) ОТ НЕКОТОРЫХ СТРУКТУР ПАССИВНОГО ИММУНИТЕТА СМОРОДИНЫ ЧЕРНОЙ (*RIBES NIGRUM* L.)

А. Г. ЧЕРНЕЦКАЯ<sup>1)</sup>, И. Э. БУЧЕНКОВ<sup>1)</sup>

<sup>1)</sup>Международный государственный экологический институт имени А. Д. Сахарова,  
Белорусский государственный университет,  
ул. Долгобродская, 23/1, 220070, г. Минск, Беларусь

Вредоносность американской мучнистой росы (*Sphaerotheca mors-uvae* (Schwein.) отражается на плодоносящих насаждениях смородины черной (*Ribes nigrum* L.), поражая листья, побеги и ягоды. Потери урожая ягод смородины черной при разной интенсивности развития американской мучнистой росы могут достигать 6,9–17,3 %. Под действием возбудителя болезни точки роста и побеги прекращают развиваться, междоузлия укорачиваются, листья становятся мелкими, хрупкими, хлоротичными, часто уродливыми. Ягоды растрескиваются и осыпаются незрелыми вместе с больными листьями. Поражение ягод влечет за собой прямое снижение урожайности. Фитопатологическую ситуацию можно улучшить при использовании менее поражаемых сортов. Селекция на болезнеустойчивость в настоящее время является одним из приоритетных направлений в улучшении и выведении новых сортов ягодных культур.

**Ключевые слова:** американская мучнистая роса (*Sphaerotheca mors-uvae* (Schwein.) Berk. et Gurt.); смородина черная (*Ribes nigrum* L.); морфо-анатомическая структура листа; эпидермис; устьица; изменчивость признаков листа; корреляция.

## DEPENDENCE OF PENETRATION OF AMERICAN POWDERY MILDEW (*SPHAEROTHECA MORS-UVAE* (SCHWEIN.) BERK. ET GURT.) ON SOME STRUCTURES OF PASSIVE IMMUNITY OF BLACK CURRANT (*RIBES NIGRUM* L.)

A. G. CHERNETSKAYA<sup>a</sup>, I. E. BUCHENKOV<sup>a</sup>

<sup>a</sup>International Sakharov Environmental Institute, Belarusian State University,  
23/1 Daïhabrodskaja Street, Minsk, 220070, Belarus  
Corresponding author: A. G. Chernetskaya (chealval@gmail.com)

### Образец цитирования:

Чернецкая АГ, Бученков ИЭ. Зависимость проникновения американской мучнистой росы (*Sphaerotheca mors-uvae* (Schwein.) Berk. et Gurt.) от некоторых структур пассивного иммунитета смородины черной (*Ribes nigrum* L.). Журнал Белорусского государственного университета. Экология. 2019;4:45–54.

### For citation:

Chernetskaya AG, Buchenkov IE. Dependence of penetration of american powdery mildew (*Sphaerotheca mors-uvae* (Schwein.) Berk. et Gurt.) on some structures of passive immunity of black currant (*Ribes nigrum* L.). Journal of the Belarusian State University. Ecology. 2019;4:45–54. Russian.

### Авторы:

**Алла Георгиевна Чернецкая** – кандидат сельскохозяйственных наук, доцент; исполняющий обязанности заведующего кафедрой общей биологии и генетики.  
**Игорь Эдуардович Бученков** – кандидат сельскохозяйственных наук, доцент; заместитель директора по учебной и воспитательной работе.

### Authors:

**Ala G. Chernetskaya**, PhD (agriculture), docent; acting head of the department of general biology and genetics.  
chealval@gmail.com  
**Igor E. Buchenkov**, PhD (agriculture), docent; deputy director for educational work.  
butchenkow@list.ru

The harmfulness of American powdery mildew (*Sphaerotheca mors-uvae* (Schwein.) in the fruiting plantations of black currant (*Ribes nigrum* L.) consists of the defeat of leaves, shoots and berries. 17.3 %. Under the action of the pathogen, growth points and shoots stop growing, internodes are shortened, leaves become small, fragile, chlorotic, often ugly. Berries crack and crumble unripe along with diseased leaves. Damage to berries entails a direct decrease in productivity. The phytopathological situation can be improved by using less affected varieties. Breeding for disease resistance is currently one of the priority areas in the selection of berry crops.

**Key words:** american powdery mildew (*Sphaerotheca mors-uvae* (Schwein.) Berk. et Gurt.) blackcurrant (*Ribes nigrum* L.); morpho-anatomical leaf structure, epidermis; stoma, variability of leaf characters; correlation.

## Введение

Патологический процесс – это сложное биологическое взаимодействие между возбудителем болезни, растением-хозяином и окружающей средой. Он может возникнуть только в том случае, если произойдет контакт патогена с восприимчивым к нему растением при благоприятных для развития болезни внешних условиях. Для возникновения и дальнейшего развития патологического процесса недостаточно попадания патогена на восприимчивое растение. Необходимо, чтобы он на него «напал», то есть был способен проникнуть внутрь хозяина и, преодолевая сопротивление живых тканей, распространяться в нем. Патоген должен иметь способность убивать ткань или питаться содержимым живых клеток, нейтрализуя их защитные механизмы и изменяя обмен веществ хозяина в соответствии со своими потребностями. Следовательно, для него свойственны функции, обеспечивающие заражение растения и дальнейшее развитие болезни.

Наиболее интересны и разнообразны способы проникновения инфекции в растение у грибов. Ряд возбудителей болезней растений попадают внутрь ткани путем механического прободения наружного покрова. Очень многие фитопатогенные грибы оказываются в растении через естественные отверстия (устьица, чечевички и т. д.). Ширина раскрытия устьиц не имеет большого значения, так как инфекционная гифа может проходить и через очень узкие щели, хотя при открытых устьицах частота заражения значительно увеличивается. Подобный путь проникновения в растение характерен для пероноспорных грибов, некоторых стадий ржавчинных грибов, многих представителей несовершенных грибов [14]. Мы рассмотрим инфекционный процесс на примере американской мучнистой росы (*Sphaerotheca mors-uvae* (Schwein.).

Американская мучнистая роса крыжовника (*Sphaerotheca mors-uvae* (Schwein.) Berk. et Gurt.) появилась в России, по данным И. Усикова (1908), в 1890 г. Для смородины черной американская мучнистая роса стала серьезной болезнью в 30-х годах прошлого столетия [4]. В конце 60-х гг. XX в. в отечественной и зарубежной литературе появляются сведения о широком распространении болезни во многих районах возделывания смородины черной, а также возрастании ее вредоносности, что заставило многих исследователей как у нас в стране, так и за рубежом сделать ее предметом своих исследований.

Американская мучнистая роса на смородине черной получила массовое распространение в Англии [Corke, 1965; Jordan, 1966; Merriman, 1968; Keep, 1975], Швеции [Rousi, 1966; Trajkovski, Paasuke, 1976], Финляндии [Jaakko, 1973], Румынии [Szekely, Botar, 1979], Болгарии [Тафраджийски, Наков, 1975; Захариева, Стоянов, 1972], Германии [Zimmer, 1970; Frost, 1973; Gaebeler, Giessmann, 1975].

Повышенную устойчивость к мучнистой росе показывают сорта скандинавского экотипа и их производные. Сорта европейского подвиды смородины черной в большей степени поражаются ее патогеном. Менее восприимчивы к заболеванию сорта сибирского подвиды смородины черной и дикуши [6; 8; 17].

В 1961–1963 гг. впервые проводились мероприятия по выявлению очагов появления американской мучнистой росы в Минской, Брестской, Гродненской, Могилевской и Витебской. Отмечены единичные случаи данного заболевания в Минском р-не Минской обл. и Пружанском р-не Брестской обл. Дальнейшее обследование в Минской, Брестской, Гомельской, Могилевской и Витебской областях свидетельствует, что оно является одним из самых распространенных. Так, в Ивановском р-не Брестской обл. смородина черная, выращиваемая на торфяно-болотной почве, поражалась болезнью до 100 %, причем отмечалось поражение всего куста от верхушки до основания [4; 5].

Установлено, что американская мучнистая роса встречается ежегодно во всех районах возделывания растений-хозяев (смородины, крыжовника). Поражение ею сортов составляет от 66 до 100 %. Сочетание сухой погоды с легкими по механическому составу почвами способствует укорочению периода роста побегов растений-хозяев, что приводит к сокращению сроков распространения и развития патогена [7]. Американская мучнистая роса распространена как в молодых, так и в старых плодоносящих насаждениях. Интенсивность поражения молодых растений выше, чем старых. Объясняется это приуроченностью к развитию возбудителя американской мучнистой росы на молодых растущих тканях.

Большой вред от болезни заключается в задержке роста и развития вегетативных органов, поскольку грибок *Sphaerotheca mors-uvae* поражает в основном молодые листья и побеги. При пораженности болезнью возрастает количество заложившихся вегетативных почек, однако количество плодовых уменьшается, а также снижается морозоустойчивость и урожайность смородины черной. Согласно результатам исследования, в зависимости от устойчивости сортов к болезни потери урожая могут достигать 10–60 %, а длина годовичного прироста сокращается в 1,2–1,5 раза. Вредоносность американской мучнистой росы в плодоносящих насаждениях смородины черной (по А. М. Дмитриевой) складывается из поражения листьев, побегов и ягод. Потери урожая ягод смородины черной при разной интенсивности развития заболевания могут достигать 6,9–17,3 % [4; 13].

Под действием возбудителя болезни точки роста и побеги прекращают рост, междоузлия укорачиваются, листья становятся мелкими, хрупкими, хлоротичными, часто уродливыми. Ягоды недозревают, растрескиваются и вместе с больными листьями осыпаются. Поражение ягод влечет за собой прямое снижение урожайности. Больные растения ослаблены, малопродуктивны, у них снижается зимостойкость. При сильном поражении кусты погибают уже через 2–3 года. Вспышка заболевания начинается ко времени созревания ягод на промышленных плантациях (вторая половина июня) и достигает пика в послеуборочный период (конец июля – начало августа). Следует отметить, что на территории Республики Беларусь американская мучнистая роса широко распространена в разновозрастных насаждениях ягодных культур, поэтому при определенной интенсивности развития болезни потери могут составлять 1/5 часть урожая. Таким образом, фитопатологическую ситуацию можно улучшить, если использовать менее поражаемые сорта черной смородины [8; 13].

Цель исследования – определение зависимости морфо-анатомических особенностей листа смородины черной (*R. nigrum* L.) и устойчивости ее к американской мучнистой росе (*Sphaerotheca mors-uvae*).

### Материалы и методы исследования

Изучение анатомо-морфологического строения листьев сортов смородины черной (*R. nigrum* L.) белорусской селекции как диагностического признака при оценке на устойчивость к мучнистой росе проводилось по следующему плану:

1. Изучение сортирента смородины черной (*R. nigrum* L.) Республики Беларусь.
2. Выбор методов изучения морфо-анатомического строения листа смородины черной и фитопатосистем (лист смородины – мицелий *Sphaerotheca mors-uvae*).
3. Исследование по 20 параметрам анатомо-морфологического строения листа смородины черной белорусских сортов (Клуссоновская, Купалинка, Памяти Вавилова, Волшебница, Катюша, Церера, Минай Шмырев).
4. Изучение заболеваемости мучнистой росой смородины черной белорусских сортов (Клуссоновская, Купалинка, Памяти Вавилова, Волшебница, Катюша, Церера, Минай Шмырев).

Для анатомических исследований использовались «Методы анатомо-гистохимических исследований растительных тканей» [11] и «Анатомические методы исследований культурных растений: методические указания», Всесоюзный научно-исследовательский институт растений имени Н. И. Вавилова» [1].

Оценка сортов на устойчивость к американской мучнистой росе проводилась на базе учебно-опытного участка учреждения образования «Полесский государственный университет» в 2014–2016 гг. При этом на естественном инфекционном фоне по методике Всесоюзного института растений (ВИР) по каждому сорту учитывалось в среднем 16 кустов. В связи с массовым распространением болезни полевая инфекционная нагрузка может служить фоном для оценки гибридного материала по наследованию признака устойчивости к мучнистой росе [12].

Распределение сортов по группам устойчивости проводилось согласно методике ВИР и в зависимости от процента развития болезни [9]: 0 % – иммунные сорта; 1–10 % – относительно устойчивые; 11–25 % – слабопоражаемые; 26–50 % – среднепоражаемые; более 51 % – сильнопоражаемые.

Распространенность, развитие болезни и средний балл поражения вычисляли по общепринятой в фитопатологии формуле:

$$R = E(ab)100 / N \times K,$$

где R – развитие болезни,

E(ab) – сумма произведений числа растений (a) на соответствующий балл поражения (b),

N – общее число учтенных растений,

K – высший балл шкалы учета.

Полученный в результате полевых и лабораторных исследований материал обрабатывали с помощью методов математической статистики. Обработку экспериментальных данных осуществляли по

стандартным статистическим программам. F-критерий (критерий Фишера) использовали для оценки значимости различий между средними значениями возрастных групп по каждому из признаков.

Для выявления признаков, максимально связанных с устойчивостью к мучнистой росе, проводили корреляционный анализ. Количественные взаимосвязи между болезнеустойчивостью и анатомическими признаками описывали с помощью регрессионных моделей. Для построения регрессионных моделей использовали метод наименьших квадратов.

### Результаты исследования и их обсуждение

Следует подчеркнуть, что американская мучнистая роса (*Sphaerotheca mors-uvae* (Schwein.) Berk. et Gurt.) поражает смородину черную (*R. nigrum* L.) после окончания цветения. Симптомы заболевания проявляются на всех надземных частях растения. На ягодах, листьях и побегах налет становится коричневым или даже черным, при этом сильно пораженные кусты гибнут. Таким образом, уже в начале июня можно видеть большое количество опавших ягод, зараженных мучнистой росой [3].

*Sphaerotheca mors-uvae* – эктопаразит, развивающий мицелий на поверхности органов растений, образуя особые органы – гаустории, проникающие в клетки растения-хозяина и получающие от них питательные для гриба вещества [8; 15]. При мучнисто-росяной инфекции проникновение гриба в клетку хозяина осуществляется непосредственно через наружную стенку эпидермальных клеток растения. При этом гаусторий формируется только в эпидермальном слое растения [2]. Ключевым моментом в онтогенезе является образование инфекционного пузырька, который у возбудителя мучнистой росы дифференцируется в гаустории, обеспечивая ему биотрофный способ питания в эпидермальной клетке.

Образования инфекционного гаусторального пузырька в клетке эпидермиса вполне достаточно, чтобы длительное время поддерживать в состоянии равновесия паразитические отношения между организмами в системе «смородина–возбудитель мучнистой росы» [10]. Структура поверхностей мицелиальных клеток соответствует видовым и тканевым особенностям архитектоники поверхностей растительных клеток. В результате система «растение – паразит» становится более стабильной.

Для изучения влияния значений морфо-анатомических признаков листа смородины черной (*R. nigrum* L.) на устойчивость к мучнистой росе был проведен однофакторный дисперсионный анализ. Группирующей (независимой) переменной была степень устойчивости растений смородины черной (*R. nigrum* L.) к американской мучнистой росе. Изучаемые в течение трех лет образцы смородины черной (*R. nigrum* L.) были разделены на три группы в зависимости от степени их устойчивости к заболеванию (табл. 1).

Таблица 1

**Интенсивность развития американской мучнистой росы на сортаобразцах смородины черной (*R. nigrum* L.), естественный инфекционный фон 2016 г.**

Table 1

**The intensity of development of powdery mildew on varieties of black currant (*R. nigrum* L.), natural infectious background 2016**

| Образец         | Развитие болезни в 2016 г. (эпифитотийный год) | Группа устойчивости     |
|-----------------|--|-------------------------|
| Церера          | 8,8  | относительно устойчивый |
| Памяти Вавилова | 9,7  | относительно устойчивый |
| Катюша          | 20,6   | слабопоражаемый         |
| Клуссоновская   | 23,0   | слабопоражаемый         |
| Купалинка       | 50,2   | среднепоражаемый        |
| Волшебница      | 42,7   | среднепоражаемый        |
| Минай Шмырев    | 88,4   | сильнопоражаемый        |

Зависимыми переменными были признаки морфо-анатомической структуры листа смородины черной, которые можно использовать в качестве диагностических факторов на устойчивость к мучнистой росе, то есть с незначительной и средней степенью изменчивости.

Следуя результатам исследований, такими признаками являются длина и ширина замыкающих клеток устьиц нижнего эпидермиса, коэффициент полисадности, число основных клеток и устьиц нижнего



эпидермиса на единицу площади, высота клеток (толщина) верхнего и нижнего эпидермиса, толщина столбчатого и губчатого мезофилла. Не рассматривались у образцов смородины черной (*R. nigrum* L.) признаки со значительным коэффициентом вариации: количество трихом на единицу площади и их длина, глубина извилин оболочек эпидермальных клеток, ширина проводящих пучков [12]. Изучение отношения того или иного признака к болезнеустойчивости осуществлялось в трех возрастных стадиях растений смородины черной (*R. nigrum* L.): одного года, четырех лет, восьми лет. В ходе анализа была изучена связь устойчивости растений смородины черной к мучнистой росе с 16 признаками морфо-анатомической структуры листа в трех возрастных фазах.

Для установления зависимости устойчивости к американской мучнистой росе от особенностей анатомической структуры листа был проведен корреляционный анализ, изучена связь между устойчивостью смородины черной к мучнистой росе и всеми изученными морфо-анатомическими признаками листа смородины черной. В качестве показателя болезнеустойчивости было выбрано развитие болезни. Оценку образцов смородины черной на устойчивость к мучнистой росе проводили в полевых условиях на естественном инфекционном фоне у растений разного возраста. Для характеристики каждого образца учитывали максимальное развитие болезни, а также определяли среднее значение развития болезни (табл. 1).

В условиях Республики Беларусь изучаемые нами образцы смородины черной были поражены мучнистой росой (*Sphaerotheca mors-uvae*) в неодинаковой степени. Наиболее устойчивыми являются Памяти Вавилова и Церера; среднепоражаемыми – Клуссоновская, Катюша, Волшебница и Купалинка; сильнопоражаемыми – Минай Шмырев [4]. Вспышка заболевания начинается ко времени созревания ягод на промышленных плантациях (вторая половина июня) и достигает пика в послеуборочный период (конец июля – начало августа). В 2016 г. болезнь появилась в начале первой декады июля (эпифитотийный год). Для выявления признаков, связанных с устойчивостью к мучнистой росе, были составлены матрицы парных корреляций между развитием болезни и признаками морфо-анатомической структуры листа смородины черной.

В корреляционный анализ были включены следующие признаки: количество эпидермальных клеток в  $1 \text{ мм}^2$ , размеры эпидермальных клеток по длинной оси, размеры эпидермальных клеток по короткой оси, площадь эпидермальных клеток, длина замыкающих клеток, ширина замыкающих клеток, число устьиц, ширина устьичной щели, устьичный индекс, общая толщина среза, толщина мезофилла, толщина нижнего эпидермиса, толщина верхнего эпидермиса, толщина губчатого мезофилла, толщина полисадного мезофилла, коэффициент полисадности.

Коэффициенты корреляции позволили выявить силу корреляционных связей между развитием болезни и морфо-анатомическими признаками листа смородины черной, а также отбросить малоинформативные признаки. У однолетних растений отмечены коэффициенты корреляции по 6 признакам, не значимые на уровне 5 %: размеры эпидермальных клеток по длинной и короткой оси (коэффициенты корреляции 0,06 и 0,22 соответственно), площадь эпидермальных клеток (0,15), число устьиц (0,36), толщина губчатого мезофилла (0,40), коэффициент полисадности (0,04) (табл. 2). Наибольшее количество признаков с низкими коэффициентами корреляции показали сортообразцы четырехлетних растений.

У 4-летних растений смородины черной из 16 параметров у 9 проявились не значимые коэффициенты корреляции: количество эпидермальных клеток (0,34), размеры эпидермальных клеток по длинной и короткой оси (-0,08 и -0,38 соответственно), площадь эпидермальных клеток (-0,27), число устьиц (0,29), устьичный индекс (-0,13), общая толщина поперечного среза (0,24), толщина мезофилла (0,03), толщина столбчатого мезофилла (-0,49) (табл. 3). У растений восьмилетнего возраста коэффициент корреляции не значим по 7 признакам: количество эпидермальных клеток (0,19), размеры эпидермальных клеток по длинной и короткой оси (0,11 и -0,42 соответственно), площадь эпидермальных клеток (-0,06), число устьиц (0,11), устьичный индекс (-0,27), толщина столбчатого мезофилла (0,34) (табл. 4).

Средние показатели корреляции у однолетних растений отмечались у 4 признаков листа смородины черной: количества эпидермальных клеток (-0,58), устьичного индекса (0,68), общей толщины поперечного среза (0,64), толщины мезофилла (0,57) (табл. 3). У растений четырехлетнего возраста тот же уровень корреляции характерен для трех признаков листа: толщины верхнего эпидермиса (-0,51), толщины губчатого мезофилла (0,70), коэффициента полисадности (-0,66) (табл. 4).

У восьмилетних растений уровень корреляции со средними значениями характерен для 4 признаков листа смородины черной: общей толщины поперечного среза (-0,62), толщины мезофилла (-0,72), толщины губчатого мезофилла (-0,79), коэффициента полисадности (0,61).

Таблица 2

**Корреляционные связи между развитием болезни и морфо-анатомическими признаками листа смородины черной (*R. nigrum* L.) у однолетних растений**

Table 2

**Correlation between the development of the disease and morpho-anatomical features of the leaf of blackcurrant (*R. nigrum* L.) in annual plants**

| Показатели                                   | Коэффициент корреляции | Направление связи | Корреляция |
|--|------------------------|-------------------|------------|
| Количество эпидермальных клеток              | -0,58                  | обратная          | средняя    |
| Размеры эпидермальных клеток по длинной оси  | 0,06                   | прямая            | слабая     |
| Размеры эпидермальных клеток по короткой оси | 0,22                   | прямая            | слабая     |
| Площадь эпидермальных клеток                 | 0,15                   | прямая            | слабая     |
| Длина замыкающих клеток устьиц               | 0,96*                  | прямая            | сильная    |
| Ширина замыкающих клеток устьиц              | 0,92*                  | прямая            | сильная    |
| Ширина устьичной щели                        | 0,95*                  | прямая            | сильная    |
| Число устьиц                                 | 0,36                   | прямая            | слабая     |
| Устьичный индекс                             | 0,68                   | прямая            | средняя    |
| Общая толщина поперечного среза              | 0,64                   | прямая            | средняя    |
| Толщина мезофилла                            | 0,57                   | прямая            | средняя    |
| Толщина нижнего эпидермиса                   | -0,94*                 | обратная          | сильная    |
| Толщина верхнего эпидермиса                  | -0,96*                 | обратная          | сильная    |
| Толщина губчатого мезофилла                  | 0,40                   | прямая            | слабая     |
| Толщина столбчатого мезофилла                | 0,86*                  | прямая            | сильная    |
| Коэффициент полисадности                     | 0,04                   | прямая            | слабая     |

Примечание. \*В табл. 2–4 отмечены коэффициенты корреляции, значимые на уровне  $p=0,05$  (5 %)

Таблица 3

**Корреляционные связи между развитием болезни и морфо-анатомическими признаками листа смородины черной (*R. nigrum* L.) у растений четырехлетнего возраста**

Table 3

**Correlation between the development of diseases and morpho-anatomical characters of a leaf of blackcurrant (*R. nigrum* L.) in plants of four years of age**

| Показатели                                   | Коэффициент корреляции | Направление связи | Корреляция |
|--|------------------------|-------------------|------------|
| Количество эпидермальных клеток              | 0,34                   | прямая            | слабая     |
| Размеры эпидермальных клеток по длинной оси  | -0,08                  | обратная          | слабая     |
| Размеры эпидермальных клеток по короткой оси | -0,38                  | обратная          | слабая     |
| Площадь эпидермальных клеток                 | -0,27                  | обратная          | слабая     |
| Длина замыкающих клеток устьиц               | 0,91*                  | прямая            | сильная    |
| Ширина замыкающих клеток устьиц              | 0,88*                  | прямая            | сильная    |
| Ширина устьичной щели                        | 0,90*                  | прямая            | сильная    |
| Число устьиц                                 | 0,29                   | прямая            | слабая     |
| Устьичный индекс                             | -0,13                  | обратная          | слабая     |
| Общая толщина поперечного среза              | 0,24                   | прямая            | слабая     |
| Толщина мезофилла                            | 0,03                   | прямая            | слабая     |
| Толщина нижнего эпидермиса                   | -0,97*                 | обратная          | сильная    |
| Толщина верхнего эпидермиса                  | -0,51                  | обратная          | средняя    |
| Толщина губчатого мезофилла                  | 0,70                   | прямая            | средняя    |
| Толщина столбчатого мезофилла                | -0,49                  | обратная          | слабая     |
| Коэффициент полисадности                     | -0,66                  | обратная          | средняя    |

Таблица 4

Корреляционные связи между развитием болезни и морфо-анатомическими признаками листа смородины черной (*R. nigrum* L.) у растений восьмилетнего возраста

Table 4

Correlation between the development of the disease and morpho-anatomical characters of the leaf of blackcurrant (*R. nigrum* L.) in plants of eight years of age

| Показатели                                   | Коэффициент корреляции | Направление связи | Корреляция |
|--|------------------------|-------------------|------------|
| Количество эпидермальных клеток              | 0,19                   | прямая            | слабая     |
| Размеры эпидермальных клеток по длинной оси  | 0,11                   | прямая            | слабая     |
| Размеры эпидермальных клеток по короткой оси | -0,42                  | обратная          | слабая     |
| Площадь эпидермальных клеток                 | -0,06                  | обратная          | слабая     |
| Длина замыкающих клеток устьиц               | 0,96*                  | прямая            | сильная    |
| Ширина замыкающих клеток устьиц              | 0,97*                  | прямая            | сильная    |
| Ширина устьичной щели                        | 0,98*                  | прямая            | сильная    |
| Число устьиц                                 | 0,11                   | прямая            | слабая     |
| Устьичный индекс                             | -0,27                  | обратная          | слабая     |
| Общая толщина поперечного среза              | -0,62                  | обратная          | средняя    |
| Толщина мезофилла                            | -0,72                  | обратная          | средняя    |
| Толщина нижнего эпидермиса                   | -0,98*                 | обратная          | сильная    |
| Толщина верхнего эпидермиса                  | -0,91*                 | обратная          | сильная    |
| Толщина губчатого мезофилла                  | -0,79                  | обратная          | средняя    |
| Толщина столбчатого мезофилла                | 0,34                   | прямая            | слабая     |
| Коэффициент полисадности                     | 0,61                   | прямая            | средняя    |

Установлено, что с растений однолетнего возраста до растений восьми лет начинает выделяться группа признаков, коррелирующих с устойчивостью к мучнистой росе: толщина нижнего эпидермиса у однолетних растений коэффициент корреляции равен (-0,94); у четырехлетних – (-0,97); у восьмилетних – (-0,98) и размеры устьиц (длина и ширина замыкающих клеток устьиц, ширина устьичной щели). У однолетних растений коэффициенты корреляции равны 0,96, 0,92 и 0,95; у четырехлетних – 0,91, 0,88 и 0,90; у восьмилетних – 0,96, 0,97 и 0,98 соответственно. Мы отмечаем также, что связь между толщиной нижнего эпидермиса, с одной стороны, и развитием болезни, с другой, носит отрицательный характер (обратную корреляцию). А связь между размерами устьиц и развитием болезни – положительная (прямая корреляция).

Таким образом, корреляционный анализ подтверждает наличие связи между устойчивостью растений смородины черной к мучнистой росе и морфо-анатомической структурой листа. В ходе корреляционного анализа выявлена линейная отрицательная зависимость между развитием болезни и толщиной клеток нижнего эпидермиса, линейная положительная зависимость между развитием болезни и размерами устьиц (длиной и шириной) и шириной устьичной щели на нижнем эпидермисе.

Для изучения характера обнаруженных взаимосвязей, а также для прогноза развития болезни по особенностям морфо-анатомической структуры листа смородины черной мы использовали регрессионный анализ. Регрессионному анализу из всех выявленных критериев болезнестойчивости были подвергнуты три признака с сильной степенью корреляционных связей: длина и ширина устьиц на нижнем эпидермисе, толщина нижнего эпидермиса. Для описания взаимосвязей между средним развитием болезни и размерами устьиц на нижнем эпидермисе были построены линейные модели зависимости среднего развития мучнистой росы от длины (рис. 1), ширины (рис. 2) устьиц на нижнем эпидермисе, толщины нижнего эпидермиса (рис. 3).

На рис. 1–3 приведены уравнения полученных моделей. Так, связь болезнестойчивости и длины устьиц на нижнем эпидермисе представлена уравнением (рис. 1):

$$y = -2,202 + 0,983x, (R^2 = 0,88), \text{ где}$$

y – среднее развитие болезни;

x – длина устьиц на нижнем эпидермисе (мкм).

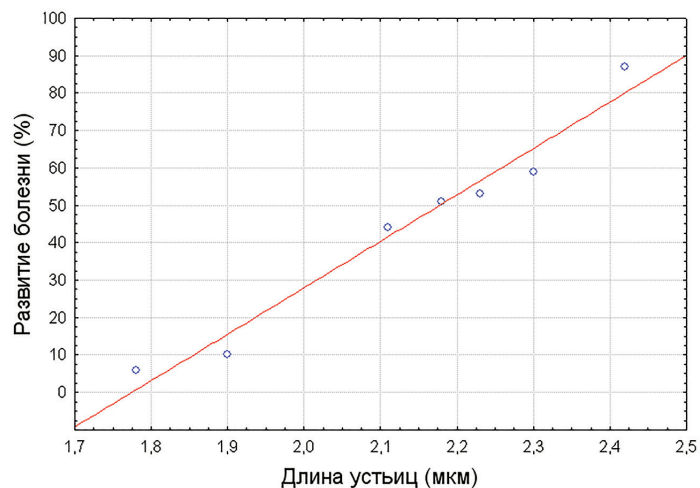


Рис. 1. Линейная модель зависимости развития мучнистой росы от длины устьиц на нижнем эпидермисе

Fig. 1. A linear model of the dependence of the development of powdery mildew on the length of stomata on the lower epidermis

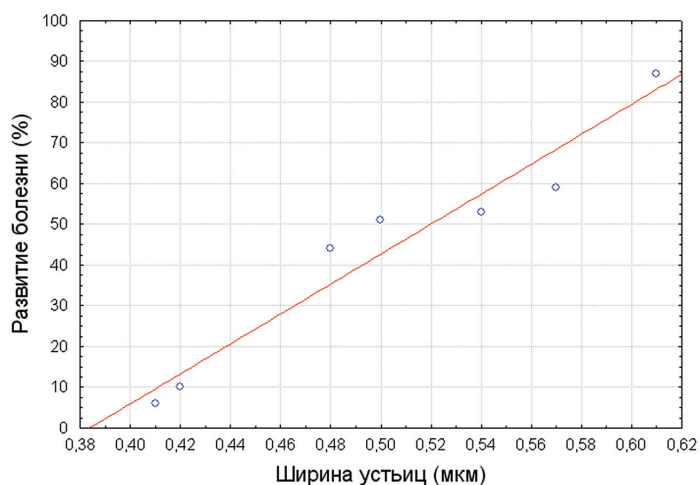


Рис. 2. Линейная модель зависимости развития мучнистой росы от ширины устьиц на нижнем эпидермисе

Fig. 2. A linear model of the dependence of the development of powdery mildew on the width of the stomata on the lower epidermis

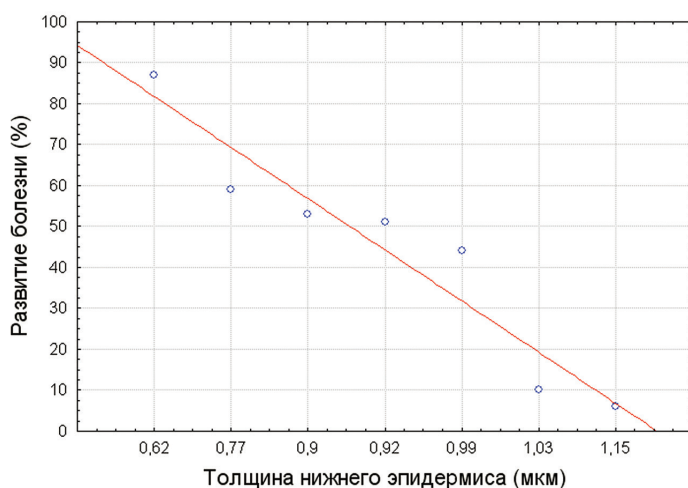


Рис. 3. Линейная модель зависимости развития мучнистой росы от толщины нижнего эпидермиса

Fig. 3. A linear model of the dependence of powdery mildew development on the thickness of the lower epidermis



Зависимость среднего развития мучнистой росы от ширины устьиц на нижнем эпидермисе выражена уравнением (рис. 2):

$$y = -1,412 + 0,969x, (R^2 = 0,85), \text{ где}$$

$y$  – среднее развитие болезни;

$x$  – ширина устьиц на нижнем эпидермисе (мкм).

Связь болезнеустойчивости и толщины нижнего эпидермиса приведена в уравнении (рис. 3):

$$y = 0,943 - 0,95x, (R^2 = 0,92), \text{ где}$$

$y$  – среднее развитие болезни;

$x$  – толщина нижнего эпидермиса (мкм).

### Заключение

На основе составленных моделей и уравнений нами предложен метод ранней диагностики сортов смородины черной на устойчивость к мучнистой росе.

Так, сортообразцы смородины черной с длиной устьиц на нижнем эпидермисе ниже 2,34 мкм, шириной ниже 1,56 мкм, толщиной нижнего эпидермиса более 0,89 мкм будут обладать высокой устойчивостью к мучнистой росе (развитие болезни менее 10 %).

Для образцов смородины черной с длиной устьиц на нижнем эпидермисе в пределах 2,74 мкм, шириной в пределах 1,96 мкм, толщиной нижнего эпидермиса в пределах 1,40 мкм будет характерна средняя устойчивость (развитие болезни менее 50 %).

Низкая устойчивость (развитие болезни более 50 %) будет у образцов с длиной устьиц на нижнем эпидермисе выше 2,75 мкм, шириной выше 1,97 мкм, толщиной нижнего эпидермиса менее 0,47 мкм.

Таким образом, зависимость развития мучнистой росы от длины и ширины устьиц на нижнем эпидермисе и толщины нижнего эпидермиса листа смородины черной в разном возрасте описывается линейным уравнением.

### Библиографические ссылки

1. Москалева ГИ, редактор. *Анатомические методы исследования культурных растений: методические указания*. Ленинград: Всесоюзный научно-исследовательский институт растениеводства имени Н. И. Вавилова; 1989. 75 с.
2. Андреев ЛН. Цитофизиологические основы устойчивости растений к патогенным грибам. В: Парфенов ВИ, редактор. *Проблемы экспериментальной ботаники. Курьевичские чтения*. Минск: Тэхналогія; 1999. с. 5–44.
3. Григалиюнайте Б. *Мучнисто-росяные грибы (Erysiphaceae Lev.)*. Вильнюс: Моклас; 1990. 88 с.
4. Дмитриева АМ. Оценка исходного материала смородины черной на устойчивость к американской мучнистой росе. В: Лойко РЭ, главный редактор. *Плодоводство. Ягодководство на современном этапе. Материалы Международной научно-практической конференции; 13–15 июля 2004 г.; п. Самохваловичи*, Самохваловичи: Институт плодоводства Национальной академии наук Беларуси; 2004. Том 15. с. 62–64.
5. Дозорцев ЛА, Романьков ДА. Сортоизучение черной смородины в экологических условиях Могилевской области. В: Дозорцев ЛА, ответственный редактор. *Интенсивное плодовоовощеводство в условиях Республики Беларусь. Научные труды Белорусской государственной сельскохозяйственной академии*. Горки: Белорусская государственная сельскохозяйственная академия; 1995. с. 5–8.
6. Звягина ТС. Поражение черной смородины мучнистой росой в зависимости от возраста растений. В: *Научные труды Всесоюзного научно-исследовательского института садоводства имени И. В. Мичурина*. Мичуринск: Мичуринск-наукоград; 1980. Выпуск 31. с. 109–111.
7. Кривченко ВИ. Проблемы селекции растений на иммунитет к болезням. В: Самерсов ВФ, и др., редколлегия. *IX всесоюзное совещание по иммунитету растений к болезням и вредителям. Тезисы докладов научной конференции; 15 сентября 1991 г.*; г. Минск. Минск: Научно-исследовательский институт защиты растений имени Н. И. Вавилова; 1991. Том 1. с. 5–6.
8. Лозовская РИ. Видовой состав возбудителей болезней черной смородины в Беларуси. В: Буга СФ, и др., редколлегия. *Проблемы фитопатологии в Республике Беларусь. Тезисы докладов научной конференции; 3 апреля 1996 г.*; г. Минск. Минск: Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений; 1996. с. 32–37.
9. Помазков ЮМ. *Иммунитет растений и методы оценки селекционного материала на устойчивость*. Москва: Российский университет Дружбы народов; 2015. 30 с.
10. Родюкова ОС. Результаты изучения коллекции черной смородины на устойчивость к мучнистой росе и септориозу. В: Куминов ЕП, и др., редколлегия. *Научные основы устойчивого садоводства в России. Доклады конференции; 11–12 марта 2009 г.*; г. Мичуринск. Мичуринск-наукоград; 2009. с. 357–358.
11. Фурст ГТ. *Методы анатомо-гистохимического исследования растительных тканей*. Москва: Наука; 2009. 155 с.
12. Чернецкая АГ, Валетов ВВ. Изменчивость количественных анатомических признаков листа смородины черной (*Ribes nigrum L.*). В: Самусь ВА, главный редактор. *Плодоводство. Методическое обеспечение устойчивого развития современного плодоводства. Материалы Международной научной конференции; 6–8 сентября 2006 г.*; п. Самохваловичи. Самохваловичи: Институт плодоводства Национальной академии наук Беларуси; 2006. Том 18. Часть 2. с. 92–95.
13. Шипилькевич АМ. *Биологические особенности возбудителя американской мучнистой росы на черной смородине в Беларуси и обоснование мер борьбы с болезнью* [автореферат диссертации]. Самохваловичи: [б. н.]; 1987. 21 с.

14. Ячевский АА. *Болезни растений (фитопатология): монография*. Санкт-Петербург: [б. н.]; 1910. Том 1. 456 с.
15. Dudzic M. *Odmiany porzeczki czarnej i agrestu*. Koneskowola: Wodr; 2012. 10 s.
16. Klebanh H. *Haupt- und Nebefruchtformen der Ascomyzeten*. Leipzig: [publisher unknown]; 1918. S. 61–72.
17. Todd JC. Black currant varieties their classification and identification. *Technical Ministry of Agriculture*. 1967;11:125–126.

## References

1. Moskalev GI, editor. *Anatomicheskie metody issledovaniya kulturnykh rasteniy: metodicheskie ukazaniya* [Anatomical methods for the study of cultivated plants]. Leningrad: Vsesojuznyy nauchno-issledovatel'skiy institut rasteniyevodstva imeni N. I. Vavilova; 1989. 75 p. Russian.
2. Andreev LN. *Tsitofiziologicheskie osnovy ustoychivosti rasteniy k patogennym gribam* [Cytophysiological basis of plant resistance to pathogenic fungi]. In: Parfenov VI, editor. *Problemy eksperimental'noy botaniki: Kuprevichskie chteniya* [Problems of experimental botany. Kuprevich readings]. Minsk: Tekhnologiya; 1999. p. 5–44. Russian.
3. Grigalunayayte B. *Muchnisty-rosjanye griby (Erysiphaceae Lev.)* [Powdery-mildew fungi (*Erysiphaceae* Lev.)]. Vilnius: Moklas; 1990. 88 p. Russian.
4. Dmitrieva AM. [Evaluation of the source material of black currant for resistance to powdery mildew]. In: Loiko RE, general editor. *Plodovodstvo. Jagodovodstvo na sovremennom etape. Materialy Mezhdunarodnoi nauchno-prakticheskoi konferentsii; 2004 July 13–15; Samokhvalovichi*. Samokhvalovichi: Institut plodovodstva natsionalnoi akademii nauk Belarusi; 2004. Volume 15. p. 62–64. Russian.
5. Dozortsev LA, Romankov DA. [Variety study of blackcurrant in the environmental conditions of the Mogilev region]. In: Dozortsev LA, chief editor. *Intensivnoe plodovodstvo v usloviyakh Respubliki Belarus. Nauchnye trudy Belorusskoy gosudarstvennoy selskokhozjajstvennoy akademii*. Gorki: Belorusskaya gosudarstvennaya selskokhozjajstvennaya akademiya; 1995. p. 5–8. Russian.
6. Zvyagina TS. [Defeat of blackcurrant with powdery mildew depending on the age of plants]. In: *Nauchnye trudy Vsesojuznogo nauchno-issledovatel'skogo instituta sadovodstva imeni I. V. Michurina*. Michurinsk: Michurinsk-naukograd; 1980. Issue 31. p. 109–111. Russian.
7. Krivchenko VI. [Problems of plant breeding for immunity to diseases]. In: Samers VF, et al., editorial board. *IX vsesojuznoe soveshchanie po immunitetu rasteniy k boleznyam i vrediteljam. Tezisy dokladov nauchnoy konferentsii; 1991 Sentabra 15; Minsk*. Minsk: Vsesojuznyy nauchno-issledovatel'skiy institut zashchity rasteniy; 1991. Volume 1. p. 5–6. Russian.
8. Lozovskaya RI. [The species composition of pathogens of diseases of blackcurrant in Belarus]. In: Buga SF, et al., editorial board. *Problemy fitopatologii v Respublike Belarus. Tezisy dokladov nauchnoy konferentsii; 1996 April 3; Minsk*. Minsk: Vsesojuznyy nauchno-issledovatel'skiy institut zashchity rasteniy; 1996. p. 32–37. Russian.
9. Pomazkov YuM. *Immunitet rasteniy i metody otsenki selektsionnogo materiala na ustoychivost* [Plant immunity and methods for assessing breeding material for resistance]. Moscow: Rossiyskiy universitet Druzhby narodov; 2015. 30 p. Russian.
10. Rodyukova OS. [The results of studying the collection of black currant on resistance to powdery mildew and septoria]. In: Kuminov EP, et al., editorial board. *Nauchnye osnovy ustoychivogo sadovodstva v Rossii. Doklady konferentsii; 2009 mart 11–12; Michurinsk*. Michurinsk: Michurinsk-naukograd; 2009. p. 357–358. Russian.
11. Fourst GG. *Metody anatoma-gistokhimicheskogo issltlovanija rastitelnykh tkaney* [Methods of anatomical and histochemical study of plant tissues]. Moscow: Nauka; 2009. 155 p. Russian.
12. Chernetskaya AG, Valetov VV. [Variability of quantitative anatomical features of a leaf of black currant (*Ribes nigrum* L.)]. In: Samus VA, general editor. *Plodovodstvo. Metodicheskoe obespechenie ustoychivogo razvitiya sovremennogo plodovodstva. Materialy nauchnoy konferentsii; 2006 sentabr 6–8; Samokhvalovichi*. Samokhvalovichi: Institut plodovodstva natsionalnoi akademii nauk Belarusi; 2006. Volume 18. Part 2. p. 92–95. Russian.
13. Shipilkevich AM. *Biologicheskie osobennosti vozбудitelja amerikanskoy muchnistoy rosy na chernoy smorodine v Belarusi i obosnovanie mer borby s boleznyu* [Biological characteristics of the causative agent of American powdery mildew on blackcurrant in Belarus and the rationale for measures to combat the disease]: [PhD thesis]. Samokhvalovichi: [publisher unknown]; 1987. 21 p. Russian.
14. Yachevsky AA. *Bolezni rasteniy (fitopatologiya): monografija* [Plant diseases (phytopathology)]. Saint Petersburg: [publisher unknown]; 1910. Volume 1. 456 p. Russian.
15. Dudzic M. *Odmiany porzeczki czarnej i agrestu*. Koneskowola: Wodr; 2012. 10 s. Polish.
16. Klebanh H. *Haupt- und Nebefruchtformen der Ascomyzeten*. Leipzig: [publisher unknown]; 1918. S. 61–72. German.
17. Todd JC. Black currant varieties their classification and identification. *Technical Ministry of Agriculture*. 1967;11:125–126.

Статья поступила в редколлегию 10.10.2019.  
Received by editorial board 10.10.2019.