

ФЕНОТИПИЧЕСКОЕ ПРОЯВЛЕНИЕ УСТОЙЧИВОСТИ ПШЕНИЦЫ К БУРОЙ РЖАВЧИНЕ: ЭЛЕМЕНТЫ И МОДЕЛИРОВАНИЕ*

Л.Е. Колесников¹, кандидат биологических наук, Е.К. Колесников², доктор физико-математических наук, В.А. Павлюшин³, академик РАН, С.В. Чернов², кандидат физико-математических наук, Ю.Р. Колесникова⁴, кандидат сельскохозяйственных наук

¹Санкт-Петербургский государственный аграрный университет,
196601, Санкт-Петербург - Пушкин, Петербургское ш., 2
E-mail: kleon9@yandex.ru

²Санкт-Петербургский государственный университет,
199034, Санкт-Петербург, Университетская наб., 7-9
E-mail: e.kolesnikov@spbu.ru

³Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений,
196608, Санкт-Петербург, ш. Подбельского, 3
E-mail: info@vizr.spb.ru

⁴Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова,
190000, Санкт-Петербург, ул. Большая Морская, 42-44
E-mail: jusab@yandex.ru

Исследование проводили с целью анализа фенотипической изменчивости пшеницы по устойчивости к бурой ржавчине, выявления факторов, определяющих развитие возбудителя, уточнения показателей оценки количественных взаимоотношений в системе патоген-хозяин-среда и построения имитационной модели патогенеза. Наибольшей устойчивостью к болезни обладали высоко-рослые сорта пшеницы, характеризующиеся вертикальным (менее 15°), отклоняющимся (15...45°) и горизонтальным (46...90°) расположением флагового листа, сильным восковым налетом (9 баллов), листьями с плотностью опушения 941,7±63,8 трихом на 1 см² и длиной трихом 2,2±0,1 мм. В основе предложенной системы метеопатологического прогноза бурой ржавчины лежало определение корреляционных взаимосвязей между числом пустул, площадью пустулы возбудителя, метеорологическими факторами, солнечной активностью. Построена факторная модель, описывающая сопряжённость развития бурой ржавчины и возбудителей смешанной инфекции листьев на сорте Ленинградская 6, фитометрических характеристик посевов, продуктивности, метеорологических факторов, солнечной активности. Она дает возможность проводить системный анализ изменения указанных показателей в зависимости от факторов окружающей среды. В частности, с ее использованием установлено, что развитие бурой ржавчины усиливается с ростом суммы осадков в июне и зависит от суммы температур мая выше 10 °С. Усиление поражения флагового листа пшеницы септориозом и мучнистой росой приводит к снижению развития бурой ржавчины. Имитационная модель развития бурой ржавчины пшеницы основана на решении системы дифференциальных уравнений с запаздывающим аргументом (ДУЗА) и реализована в расчетной программе с применением комплекса DIFSUBDEL. Ее можно использовать при создании современных экспертных систем прогнозирования и диагностики болезней растений.

PHENOTYPIC EXPRESSION OF WHEAT RESISTANCE TO BROWN RUST: ELEMENTS AND MODELING

Kolesnikov L.E.¹, Kolesnikov E.K.², Pavlyushin V.A.³, Chernov S.V.², Kolesnikova Yu.R.⁴

¹Saint-Petersburg State Agrarian University,
196601, Sankt-Peterburg-Pushkin, Peterburgskoe sh., 2
E-mail: kleon9@yandex.ru

²Saint-Petersburg State University,
199034, Sankt-Peterburg, Universitetskaya naberezhnaya, 7/9
E-mail: e.kolesnikov@spbu.ru

³All-Russian Institute of Plant Protection,
Saint Petersburg, 196608, shosse Podbelskogo, 3

⁴Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources (VIR),
190000, Sankt-Peterburg, ul. Bol'shaya Morskaya, 42-44
E-mail: jusab@yandex.ru

The analysis of the wheat phenotypic variability of resistance to brown rust, the identification of factors, determining the pathogen development, the clarification of indicators for quantitative relationships assessing in the pathogen-host-environment system and the construction of the pathogenesis simulation model are presented in the work. The highest resistance to the disease was found on tall wheat cultivars characterized by a vertical (less than 15°), deviating (15... 45°) and horizontal (46... 90°) arrangement of the flag leaf, a strong waxy coating (9 score), leaves with a certain density (941.7 ± 63.8 trichomes per 1 cm²) and length (2.2 ± 0.1 mm) of downiness trichomes. The proposed system of meteoropathological prediction of brown rust development was based on the revealing of correlations between the number of pustules, the pustule area and meteorological factors (temperature, precipitation, relative humidity), solar activity and the identification of integral tendencies in their change on wheat cultivars with different resistance. The factor model describing the interrelations of the brown rust and pathogens of mixed leaf infection (yellow rust, powdery mildew, septoria) development on the Leningradskaya 6 cultivar, phytometric characteristics of crops, productivity, meteorological factors, solar activity was constructed. This multidimensional model allows for a systematic analysis of

*Работа выполнена в рамках прикладной научно-исследовательской работы по заданию Министерства сельского хозяйства по теме «Моделирование влияния агроэкологических факторов на развитие возбудителей болезней зерновых культур и определение возможности повышения урожайности мягкой пшеницы в изменяющихся условиях Северо-Запада Российской Федерации» и государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № 0662-2019-0006 «Поиск, поддержание жизнеспособности и раскрытие потенциала наследственной изменчивости мировой коллекции зерновых и крупяных культур ВИР для развития оптимизированного генбанка и рационального использования в селекции и растениеводстве».

changes in these indicators depending on environmental factors. In particular, it was revealed, that the development of brown rust intensified with an increase in the precipitation amount in June and depended on the sum of temperatures above 10 ° C in May, which was accompanied by an increase in the pustules number and the pustules area on the wheat flag leaves. Increased septoria and powdery mildew development on the wheat flag leaves led to a decrease in the development of brown rust. The imitation model of the wheat brown rust development is based on the solution of the system of differential equations with lagging argument (DUZA) and is implemented in a calculation program using the DIFSUBDEL complex. The model can be used to create modern expert systems for plant diseases forecasting and diagnosing.

Ключевые слова: мягкая пшеница (*Triticum aestivum* L.), болезни пшеницы, устойчивость пшеницы к болезням, фенотипическая изменчивость, моделирование патогенеза, метеопатологический прогноз

Key words: soft wheat (*Triticum aestivum* L.), wheat diseases, wheat diseases resistance, phenotypic variability, pathogenesis modeling, meteopathological prognosis

Общая концепция современного этапа развития сельского хозяйства предусматривает повышение его адаптивности и включение в процесс управления продуктивностью агробиocenозов экологических рычагов естественного регулирования их функционирования [1, 2]. Такой подход даёт возможность влиять на количественные взаимоотношения в системе патоген-хозяин-среда на популяционном, молекулярном и надорганизменном уровнях, в том числе с использованием методов и средств цифрового фитосанитарного мониторинга и дистанционного зондирования Земли [3, 4], а также разрабатывать научно-обоснованные системы защиты растений [5].

По данным многолетних исследований ВИЗР, к основным факторам, определяющим фитосанитарное состояние агроценозов зерновых культур, можно отнести метеорологические, организационно-хозяйственные, агротехнические. Кроме того, важнейшим элементом управления фитосанитарным состоянием посевов пшеницы служит эффективное использование приспособительных и средоулучшающих свойств культивируемых видов и сортов растений [6]. Все зональные системы интегрированной защиты растений базируются на возделывании сортов сельскохозяйственных культур, устойчивых к основным болезням, вредителям и другим стрессовым факторам [7, 8]. К сожалению, доля резистентных сортов в агроценозах не превышает 12...15% [9].

В процессе эволюции у растений выработались разнообразные защитные реакции на воздействие патогенов: видимые физические (фенотипические) и невидимые структурные изменения в органах и тканях [10]. На этой основе и с использованием выработанных походов к селекционной работе путем скрининга сортов различного происхождения, адаптированных к разным условиям среды и обладающих определенным набором полезных качеств для оптимального существования в каких-либо конкретных условиях, осуществляется искусственный отбор растений, в том числе по селекционно-ценным признакам. При этом особое внимание в различных отраслях сельскохозяйственной науки уделяется методологии создания идеальной модели сорта культуры, что дает возможность селекционеру более эффективно и экономично создавать сорта, максимально возможно приближающиеся к идеальным в конкретных условиях возделывания [11].

Изменения климата оказывают значительное влияние на распространение вредных организмов, их биоэкологические особенности, взаимоотношения в системах патоген-хозяин [12]. При этом на территории России в последние десятилетия наблюдается тенденция потепления, темпы которого намного превышают среднемировые [13].

Для оценки и прогнозирования воздействия природно-климатических факторов на патогенез растений, обусловленный развитием возбудителей болезней, применяют различные инструменты математического анализа [14]. Математические модели эпифитотий позволяют рассматривать взаимодействие патоген – хозяин как комплексный процесс, зависящий от большого количества факторов [15]. В ВИЗР разработку имитационных моделей осуществляли по двум направлениям: моделирование систем типа посев – вредный

объект и моделирование процессов, связанных с проведением защитных мероприятий [9, 16].

Болезни пшеницы, в том числе бурая (листовая) ржавчина *Puccinia triticina* Erikss., сильно ограничивают урожайность культуры. В годы эпифитотий снижение урожая пшеницы может достигать 20...30%. В цикле развития возбудителя выделяют несколько последовательно сменяющихся стадий спороношения. Особую опасность для пшеницы представляет уредостадия возбудителя, проявляющаяся на листьях в виде ржаво-бурых уредопустул с уредоспорами. Формирование большого числа уредопустул особенно на флаговых листьях пшеницы приводит к преждевременному их отмиранию, снижению фотосинтеза и уменьшению массы зерна [17].

В связи с изложенным, целью исследований – выявление природно-климатических факторов, определяющих интенсивность развития бурой ржавчины, и разработка системы метеопатологического прогноза для повышения урожайности пшеницы.

Методика. Работу проводили на кафедре защиты и карантина растений Санкт-Петербургского государственного аграрного университета, в лаборатории микробиологической защиты растений Всероссийского научно-исследовательского института защиты растений, на математико-механическом факультете Санкт-Петербургского государственного университета. Экспериментальные исследования выполняли в условиях опытного поля научно-производственной базы «Пушкинские и Павловские лаборатории ВИР» ФГБНУ «ФИЦ Всероссийский институт генетических ресурсов растений им. Н.И. Вавилова» (ВИР). Растительным материалом для исследования служила коллекция мягкой пшеницы, представленная для изучения отделом генетических ресурсов пшеницы ВИР.

Анализ влияния элементов фенотипической изменчивости сортов пшеницы на интенсивность развития бурой ржавчины пшеницы был проведен по следующим показателям: угол наклона флагового листа (2009–2010 гг., объем выборки – 468 образцов); плотность и длина волосков опушения, высота растений (2009–2020 гг., объем выборки – 701 образец), продуктивная и общая кустистость, окраска листьев, восковой налет (2009–2020 гг., объем выборки – 1955 образцов). Изучение корреляционных взаимосвязей между метеоусловиями, солнечной активностью и развитием бурой ржавчины пшеницы выполнено на 74-х сортах пшеницы на основе сведений за 1995–2012 гг. Многофакторная модель развития бурой ржавчины пшеницы, в том числе в смешанных инфекциях листьев на сорте Ленинградская 6, к-64900, была построена по данным за 2009–2020 гг.

В качестве основных характеристик патогенеза пшеницы, формируемого развитием возбудителя бурой ржавчины *Puccinia triticina* Erikss., рассматривали развитие болезни (R_0), число пустул (N_p), площадь пустулы (S_p), тип реакции (T_p). Учет развития возбудителей болезней листьев, сопутствующих бурой ржавчине, осуществляли по следующим показателям: желтой ржавчины (*Puccinia striiformis* West.) – развитие болезни, число и длина полос с пустулами, площадь пустул, тип реакции; мучнистой росы (*Blumeria graminis* Speer.) – развитие болезни, число и площадь пятен с налетом, тип реакции,

развитие болезни; септориоз (*Parastagonospora nodorum*; *Zymoseptoria tritici*) – развитие болезни. Характеристику фитопатологических показателей давали по результатам их определения на флаговых листьях пшеницы с использованием бинокля МБС-9 и тринокуляра «Микромед» [18].

Данные о метеорологических условиях и солнечной активности, характеризующей среднегодовым общим числом пятен на Солнце, за 1995–2020 гг. были предоставлены отделом агрометеорологии ВИР и Королевской обсерваторией Бельгии [19], среднемесячные значения чисел Вольфа – ФГБНУ «Дальневосточное управление по гидрометеорологии и мониторингу окружающей среды» [20].

Для оценки продуктивности пшеницы использовали комплекс показателей: высота, см; площадь флагового листа, см²; длина колоса, см; число колосков в колосе, шт.; число зерен в колосе, шт.; масса зерен колоса, шт.; масса 1000 зерен, г; урожайность одного растения, г [21].

Характеристику ботанических особенностей растений (угол наклона флагового листа к стеблю, балл; восковой налет, балл; окраска листа, балл; опушенность листа, балл) определяли на основе методических указаний [22]. Оценка количества волосков опушения на 1 см² флагового листа проводили по результатам измерений в не менее чем в 10-и полях зрения микроскопа, при увеличении 56 \times . Кроме того, при аналогичном увеличении микроскопа с использованием объективного и окулярного микрометров определяли длину волосков опушения (мм). При ранжировании образцов пшеницы в порядке увеличения высоты растений использовали классификацию, предложенную Н.Э. Ионовой и др. [23].

С целью математической обработки фитопатологических и морфометрических характеристик мягкой пшеницы, а также оценки влияния на ее сорта природно-климатических факторов (с 1995 г.) в среде IBM SPSS была создана электронная база данных, содержащая сведения об изученных образцах. При расчетах использовали методы параметрической статистики на основе определения стандартных ошибок средних \pm SEM, 95 %-доверительных интервалов и непараметрической статистики – определение коэффициента корреляции Спирмена.

При анализе сопряженности интенсивности развития, числа и площади пустил бурой ржавчины пшеницы с метеорологическими условиями и солнечной активностью за период 1995–2012 гг. были созданы и проанализированы корреляционные матрицы, полученные по данным учета развития болезни на 74-х сортах мягкой пшеницы. В дальнейшем коэффициенты корреляции ранжировали, после чего был рассчитан относительный показатель – доля коэффициентов корреляции Спирмена, как отношение числа отрицательных или положительных коэффициентов, характеризующих метеобусловленность патогенеза по месяцам текущего (январь–август) и предшествующего (сентябрь–декабрь) года проведения фитосанитарного мониторинга к числу анализируемых сортов.

Метод факторного анализа, позволяющий в упрощенном виде анализировать причинно-следственные связи между перечисленными показателями с использованием гипотетически непосредственно не измеряемых, скрытых (латентных) переменных – факторов, использовали для определения взаимосвязей между 42-мя показателями, характеризующими развитие возбудителей болезней листьев пшеницы, элементы структуры её урожайности, метеорологические условия и солнечную активность. При построении факторной модели, представленной в работе, было выявлено пять факторов (F1...F5), описывающих линейные статистические связи (корреляции) между указанными ранее показателями. Выявленные факторы включали группы показателей, коррелирующих между собой больше, чем с показателями, входящими в другой фактор. Алгоритм факторного анализа был основан на последовательном выделении факторов, в том числе F1,

объясняющего наибольшую долю дисперсии показателей, F2, объясняющего меньшую, вторую после первого латентного фактора часть дисперсии, и так далее. Для отбора минимального числа факторов, вносящих наибольший вклад в дисперсию переменных показателей использовали метод главных компонент, а для получения более простой структуры факторов и их лучшего разделения путем уменьшения числа показателей, связанных с каждым фактором, – метод варимакс нормализованное вращение.

Результаты и обсуждение. Анализ изменения интенсивности развития бурой ржавчины пшеницы в зависимости от угла наклона флагового листа свидетельствует (рис. 1), что минимальное число пустил характерно в большей степени для сортов, отличающихся вертикальным расположением флагового листа (наклон <15 $^{\circ}$), максимальное – при его понижении (наклон >135 $^{\circ}$).

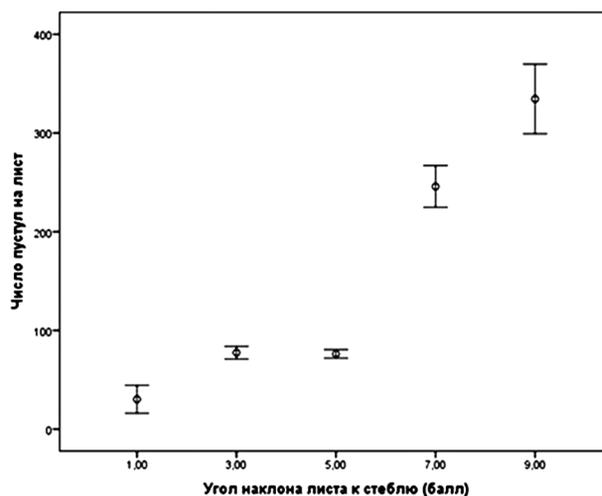


Рис. 1. Зависимость числа пустил бурой ржавчины на флаговом листе от угла наклона к стеблю, балл (2009–2010 гг.): 1 – вертикальное (наклон <15 $^{\circ}$); 3 – отклоняющееся (15...45 $^{\circ}$); 5 – горизонтальное (46...90 $^{\circ}$); 7 – поникающее (91...135 $^{\circ}$); 9 – поникшее (наклон >135 $^{\circ}$).

Исследование влияния опушения флаговых листьев пшеницы на особенности развития бурой ржавчины показало, что в группе сортов, не пораженных болезнью, доля образцов с отсутствием опушения составляет 37,3 %, в группе с симптомами развития болезни – 22,7 %. Выявлена тенденция увеличения поражения пшеницы болезнью по мере повышения плотности опушения флагового листа, которое может способствовать лучшему удержанию спор на поверхности, а также созданию особых микроклиматических условий для их дальнейшего развития и внедрения (рис. 2). Наименьшее поражение болезнью выявлено у образцов пшеницы с числом волосков опушения (трихом) 941,7 \pm 63,8 шт. на 1 см² листа, а самое высокое – при 1451,4 \pm 124,7 шт./на 1 см² листа.

Установлена тенденция снижения развития бурой ржавчины пшеницы с увеличением длины волосков опушения (рис. 3), что, возможно, связано с затрудненным доступом спор к тканям листа. Наибольшая интенсивность развития бурой ржавчины ($R_0 = 64,8 \pm 3,1$) была выявлена у группы образцов с минимальной длиной волосков опушения – 0,6 \pm 0,3 мм. Самой высокой устойчивостью к болезни отличались генотипы, характеризующиеся наибольшей длиной волосков опушения – 2,2 \pm 0,1 мм. У образцов пшеницы, флаговые листья которых имели сильный восковой налет, отмечали существенно меньшее число пустил бурой ржавчины ($N_n = 149,2 \pm 19,0$; $R_0 = 17,1 \pm 1,8$ %), по сравнению с генотипами, имеющими листья со слабым восковым налетом ($N_n = 248,9 \pm 26,2$; $R_0 = 23,4 \pm 1,7$ %).

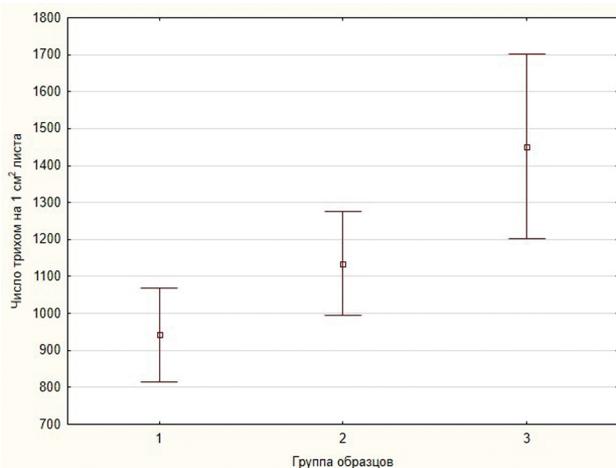


Рис. 2. Зависимость развития бурой ржавчины от плотности опушения листового листа пшеницы (2009–2020 гг.): 1 группа – $R_0 = 1,7 \pm 0,1$; $N_n = 11,7 \pm 19,0$; $S_n = 0,03833 \pm 0,00718$ мм²; $T_0 = 1,2 \pm 0,8$; 2 группа – $R_0 = 12,3 \pm 0,3$; $N_n = 121,8 \pm 11,3$; $S_n = 0,07688 \pm 0,01396$ мм²; $T_0 = 2,3 \pm 1,1$; 3 группа – $R_0 = 39,3 \pm 1,5$; $N_n = 406,3 \pm 34,8$; $S_n = 0,08376 \pm 0,00689$ мм²; $T_0 = 3,3 \pm 0,9$.

За 2009–2020 гг. выявлено существенное снижение числа пустул бурой ржавчины на высокорослых образцах пшеницы ($N_n = 127,7 \pm 26,2$ шт.), по сравнению с низкорослыми ($N_n = 265,1 \pm 45,6$ шт.) и среднерослыми ($N_n = 265,0 \pm 43,6$ шт.). Кроме того, степень поражения пшеницы заболеванием повышалась с ростом общей кустистости. Наибольшее число пустул ($N_n = 206,9 \pm 39,6$ шт.), развитие болезни ($R_0 = 14,4 \pm 1,6\%$) и площадь одной пустулы ($S_n = 0,06120 \pm 0,00290$ – тип реакции $3,4 \pm 0,1$) были выявлены при общей кустистости 8 и 9 стеблей на растении. Наименьшее число пустул возбудителя отмечено на листьях не раскустившихся растений (1 стебель): $N_n = 52,0 \pm 3,7$ шт., что соответствует $R_0 = 8,4 \pm 0,4\%$.

Самое слабое развитие болезни (по числу и площади пустул бурой ржавчины) отмечено на образцах со светло-зелеными листьями ($R_0 = 5,7 \pm 1,0$; $N_n = 28,1 \pm 5,4$; $S_n = 0,03402 \pm 0,00283$ мм²; $T_0 = 1,6 \pm 0,1$). Наибольшим оно было на образцах с серо-зелеными листьями ($R_0 = 16,6 \pm 0,9$; $N_n = 130,3 \pm 1,0$; $S_n = 0,05273 \pm 0,00220$ мм²; $T_0 = 2,4 \pm 0,1$).

В результате многолетних исследований (1995–2012 гг.) выявлены наиболее значимые факторы, способствующие усилению или снижению интенсивности развития болезней растений и разработаны соответствующие статистические модели. На усиление средней интенсивности развития бурой ржавчины пшеницы в июле–августе, характеризуемой числом пустул на флаговых листьях, оказывало влияние повышение температуры и относительной влажности в мае. Это было отмечено соответственно на 81,1 % и 66,2 % образцов пшеницы (табл. 1). Кроме того, для 67,6 % образцов с повышением температуры в мае отмечен рост площади пустулы микромицета. Такую картину можно объяснить тем, что со второй декады мая начинается нарастание инфекционного потенциала уредостадии возбудителя бурой ржавчины на озимой пшенице и дикорастущих злаковых травах от сохранившегося в них уредомицелия. Теплая и влажная погода способствует более быстрому формированию генераций уредоспор, что определяет нарастание естественного инфекционного фона и в дальнейшем способствует более интенсивному развитию болезни на мягкой пшенице. Рост температуры и снижение числа выпавших осадков в июне, напротив, сдерживали развитие болезни, что отражали выявленные обратные и прямые корреляционные связи между указанными метеопозаказателями и развитием болезни, характеризуемым числом пустул.

Выявлено преобладание доли положительных коэффициентов корреляции между числом пустул бурой ржавчины на флаговых листьях большинства сортов в июле–августе и среднемесячной температурой предшествующего периода: сентябрь – декабрь прошлого года и январь–май текущего года. Теплая погода осенью, зимой и весной усиливает развитие и накопление инфекционного потенциала популяции гриба на озимых зерновых культурах и дикорастущих злаках. Низкие температуры зимой, напротив, могут сопровождаться полной гибелью зимующей инфекции патогена.

Критическими параметрами, определяющими сохранение и нарастание инфекционного потенциала бурой ржавчины пшеницы на озимой пшенице и дикорастущих злаках были условия увлажнения – повышенная сумма осадков (ноябрь, февраль – апрель, июнь) и относительная влажность воздуха (январь, март, май), что способствовало, в дальнейшем, усилению поражения болезнью мягкой пшеницы.

Среднемесячная температура летнего периода не оказывала существенного влияния на площадь пустулы возбудителя. При этом снижение суммы выпавших осадков в июне–августе повышало восприимчивость растений к болезни, что характеризовалось увеличением площади пустулы микромицета.

Методом множественной регрессии построена модель, отражающая зависимость изменения числа пустул бурой ржавчины пшеницы N_n от температуры ($T_{май}$), относительной влажности ($V_{май}$) и суммы осадков ($M_{май}$), зарегистрированных в мае на сорте Frassineto, к-40269, которая имеет следующий вид:

$$N_n = -5594,45 + 193,03 T_{май} + 47,15 V_{май} - 0,99 M_{май}$$

(коэффициент детерминации $R^2 = 0,74$).

Выявлено преобладание обратных корреляционных связей между числом пустул возбудителя бурой ржавчины пшеницы и среднемесячным числом пятен на Солнце (табл. 2), что свидетельствует о возможном усилении интенсивности развития болезни с уменьшением числа пятен на Солнце. В отношении значений площади пустулы тенденции были разнонаправленными.

По результатам оценки взаимосвязи между показателями развития бурой ржавчины и других возбудителей болезней листьев с показателями структуры урожая пшеницы сорта Ленинградская 6, к-64900 и метеорологическими условиями

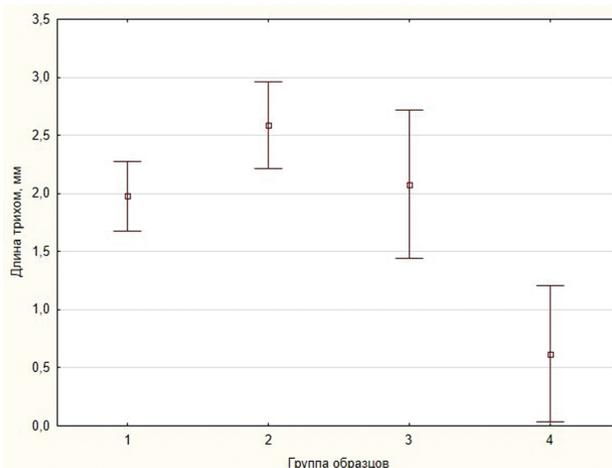


Рис. 3. Зависимость развития бурой ржавчины от длины трихом опушения листового листа пшеницы (2009–2020 гг.): 1 группа – $R_0 = 4,7 \pm 0,2$; $N_n = 43,5 \pm 5,1$; $S_n = 0,04807 \pm 0,00497$ мм²; $T_0 = 1,6 \pm 0,1$; 2 группа – $R_0 = 19,3 \pm 0,3$; $N_n = 188,9 \pm 23,7$; $S_n = 0,11055 \pm 0,04442$ мм²; $T_0 = 2,6 \pm 0,1$; 3 группа – $R_0 = 33,4 \pm 0,7$; $N_n = 327,1 \pm 29,2$; $S_n = 0,08246 \pm 0,00801$ мм²; $T_0 = 3,2 \pm 0,1$; 4 группа – $R_0 = 64,8 \pm 3,1$; $N_n = 753,6 \pm 105,0$; $S_n = 0,08942 \pm 0,01210$ мм²; $T_0 = 3,9 \pm 0,1$.

Табл. 1. Корреляционные взаимосвязи между метеоусловиями периодов фитосанитарного мониторинга и развитием бурой ржавчины на 74-х сортах мягкой пшеницы (1995–2012 гг.)

Доля коэффициентов корреляции, %	Данные текущего периода проведения учетов								Данные предшествующего периода проведения учетов			
	январь	февраль	март	апрель	май	июнь	июль	август	сентябрь	октябрь	ноябрь	декабрь
ТЕМПЕРАТУРА (°C)												
Число пустул на лист, шт.												
Положительные	56,8	70,3	54,1	70,3	81,1	29,7	43,2	41,9	78,4	66,2	75,7	83,8
Отрицательные	39,2	28,4	43,2	27,0	18,9	70,3	55,4	56,8	21,6	33,8	23,0	12,2
Площадь пустулы, мм ²												
Положительные	45,9	48,6	50,0	41,9	67,6	52,7	43,2	58,1	50,0	48,6	36,5	28,4
Отрицательные	47,3	43,2	41,9	50,0	27,0	43,2	50,0	36,5	41,9	39,2	59,5	66,2
СУММА ОСАДКОВ (мм)												
Число пустул на лист												
Положительные	27,0	79,7	86,5	67,6	16,2	90,5	75,7	58,1	45,9	12,2	98,6	39,2
Отрицательные	70,3	20,3	12,2	29,7	81,1	6,8	21,6	41,9	52,7	86,5	1,4	58,1
Площадь пустулы, мм ²												
Положительные	51,4	41,9	31,1	44,6	45,9	27,0	27,0	39,2	52,7	36,5	51,4	45,9
Отрицательные	43,2	51,4	56,8	48,6	47,3	66,2	64,9	56,8	39,2	56,8	37,8	45,9
ОТНОСИТЕЛЬНАЯ ВЛАЖНОСТЬ (%)												
Число пустул на лист												
Положительные	70,3	20,3	77,0	14,9	66,2	32,4	31,1	9,5	10,8	9,5	14,9	58,1
Отрицательные	25,7	78,4	21,6	82,4	32,4	63,5	66,2	89,2	87,8	90,5	85,1	39,2
Площадь пустулы, мм ²												
Положительные	37,8	52,7	37,8	45,9	47,3	52,7	32,4	37,8	31,1	64,9	55,4	44,6
Отрицательные	54,1	40,5	55,4	48,6	43,2	41,9	56,8	55,4	60,8	27,0	37,8	48,6

за 2009–2020 гг. (табл. 3) методом главных компонент факторного анализа с использованием Варимакс-процедуры вращения осей построена факторная модель, которая объясняет 81,2 % общей дисперсии измерений показателей. Первый фактор (F₁) объясняет 33,3 % общей дисперсии переменных показателей, второй (F₂) – 17,3 %, третий (F₃) – 13,5 %, четвертый (F₄) – 9,7 %, пятый (F₅) – 7,4 %

Зависимости между отдельными показателями развития бурой ржавчины пшеницы и факторами, влияющими на патогенез, описаны в F₃. Развитие болезни, число и площадь пустул снижались с возрастом поражения листьев пшеницы мучнистой росой и септориозом. Развитие болезни усиливалось с увеличением суммы температур выше 10 °C в мае и суммы осадков в июне.

В F₁ отмечено усиление развития желтой ржавчины с уменьшением суммы температур в августе и снижением солнечной активности (по числу пятен на солнце и индексу Вольфа). В F₅ показано увеличение урожайности пшеницы при уменьшении площади пятен с налетом мучнистой росы и с ростом суммы осадков в мае и суммы температур в июне.

С использованием имеющихся литературных данных об особенностях развития возбудителя бурой ржавчины пшеницы [26] сформулирована механистическая математическая модель, описывающая динамику переменных состояния

фитопатогена в весенне-летний период. При построении модели мы исходили из предположения о том, что в начале вегетации в воздухе имеется определенный запас инфекции. Такая ситуация характерна для многих зерносеющих районов, в которые уредоспоры ежегодно заносятся ветром. Сформулированная модель представляет собой систему из 5 нелинейных дифференциальных уравнений первого порядка с запаздывающим аргументом (ДУЗА), каждым из которых задается скорость изменения соответствующей переменной состояния возбудителя бурой ржавчины:

$$\frac{dx_{oc}}{dt} = k_{c,oc}x_c(t) - d_{oc}x_{oc}(t) - k_{oc,oc}x_{oc}(t) \quad (1)$$

$$\frac{dx_{oc}}{dt} = k_{oc,oc}x_{oc}(t) - d_{oc}x_{oc}(t) - k_{oc,n}x_{oc}(t - \tau_L) \quad (2)$$

$$\frac{dx_n}{dt} = k_{oc,n}x_{oc}(t - \tau_L) - (d_n^e + d_n^i)x_n(t) \quad (3)$$

$$\frac{dx_c}{dt} = k_{n,c}x_n(t) - d_cx_c(t) - k_{c,oc}x_c(t) \quad (4)$$

$$\frac{dx_n}{dt} = x_n(t - \tau_i) + (d_n^e + d_n^i)x_n(t) \quad (5)$$

Табл. 2. Корреляционные взаимосвязи между солнечной активностью (по числу пятен на Солнце) и развитием бурой ржавчины на 74-х сортах мягкой пшеницы (1995–2012 гг.)

Доля коэффициентов корреляции, %	Месяц							
	январь	февраль	март	апрель	май	июнь	июль	август
Число пустул на лист								
Положительные	37,8	41,9	40,5	23,0	36,5	40,5	35,1	36,5
Отрицательные	60,8	54,1	55,4	74,3	59,5	58,1	62,2	60,8
Площадь пустулы, мм ²								
Положительные	51,4	41,9	37,8	48,6	50,0	39,2	50,0	47,3
Отрицательные	43,2	50,0	54,1	45,9	43,2	52,7	44,6	47,3

Табл. 3. Факторный анализ урожайности пшеницы, развития болезней, метеорологических условий и солнечной активности

Показатель	Факторные нагрузки				
	F ₁	F ₂	F ₃	F ₄	F ₅
Высота, см	-0,16	0,89	0,05	0,28	0,13
Площадь флагового листа, см ²	0,39	0,40	0,13	0,67	-0,01
Длина колоса, см	0,07	0,00	0,14	0,65	0,55
Число колосков в колосе, шт.	0,07	0,11	-0,04	0,39	0,48
Число зерен в колосе, шт.	0,08	-0,41	-0,10	0,00	0,81
Масса зерен колоса, шт.	-0,42	-0,59	-0,14	0,11	0,57
Масса 1000 зерен, г	-0,41	-0,64	-0,25	0,07	0,20
Урожайность одного растения, г	0,07	-0,05	0,38	-0,06	0,84
Сумма температур выше 10 °С (май, с 11 числа), °С	0,70	0,15	0,58	0,05	-0,07
Сумма осадков (май, с 11 числа), °С	0,02	-0,24	0,22	0,09	0,86
Сумма температур (июнь), °С	0,31	0,13	-0,12	0,06	0,74
Сумма осадков (июнь), °С	-0,06	0,29	0,73	-0,53	-0,05
Сумма температур (июль), °С	0,68	0,24	0,26	0,44	-0,24
Сумма осадков (июль), °С	-0,08	0,09	0,17	-0,92	-0,06
Сумма температур (август), °С	0,84	0,20	0,03	-0,14	0,08
Сумма осадков (август), °С	0,10	0,24	0,15	-0,90	-0,10
Относительная влажность (май), %	0,56	0,48	0,21	0,33	-0,25
Относительная влажность (июнь), %	0,31	0,71	-0,06	0,29	-0,36
Относительная влажность (июль), %	0,21	0,68	-0,42	-0,19	-0,15
Относительная влажность (август), %	0,13	0,90	-0,08	0,07	-0,05
ГТК (июль)	-0,23	0,79	0,01	-0,46	-0,08
ГТК (август)	0,11	0,79	0,17	-0,44	0,09
Развитие бурой ржавчины, %	-0,11	-0,05	0,84	0,08	-0,04
Число пустул бурой ржавчины, шт.	0,10	-0,06	0,82	-0,05	0,30
Площадь пустулы бурой ржавчины, мм ²	-0,03	0,14	0,85	0,00	0,06
Развитие желтой ржавчины, %	-0,92	0,21	-0,06	0,14	0,04
Число пустул желтой ржавчины, шт.	-0,95	0,08	-0,01	0,11	0,11
Площадь пустулы желтой ржавчины, мм ²	-0,80	-0,22	0,31	0,28	-0,08
Число пустул желтой ржавчины в полосе, шт.	-0,98	-0,03	-0,04	-0,06	0,04
Число полос желтой ржавчины, шт.	-0,97	0,10	-0,05	-0,05	0,07
Длина полосы желтой ржавчины, мм	-0,96	0,09	-0,03	-0,17	-0,09
Развитие септориоза, %	0,16	0,16	-0,51	0,36	-0,23
Развитие мучнистой росы, %	-0,50	-0,12	-0,70	0,21	-0,13
Число пятен мучнистой росы	-0,30	0,08	-0,72	0,20	-0,17
Площадь пятен мучнистой росы, мм ²	-0,36	0,03	-0,49	0,35	-0,72
Число пятен на Солнце (среднее за год), шт.	0,86	0,20	0,04	0,25	0,37
Число пятен на Солнце (в июле), шт.	0,82	0,23	0,01	0,28	0,37
Число пятен на Солнце (в августе), шт.	0,88	0,23	0,09	0,14	0,33
Число Вольфа (июль), балл	0,81	0,22	0,03	0,29	0,38
Число Вольфа (август), балл	0,88	0,23	0,10	0,16	0,35

где x – число спор в воздухе над единицей площади листовой поверхности; x_{oc} – число осевших спор, x_{ac} – число спор, проросших на листовой поверхности («внедрившихся» спор); x_n – число пустул, x_n – число некрозов. Указанные показатели (так называемые переменные состояния патогена в уредостадии) характеризуют патогенез в текущий момент времени, а их совокупность ($x_c, x_{oc}, x_{ac}, x_n, x_n$) может быть рассмотрена как вектор состояния патогена в уредостадии в пространстве переменных состояния.

В уравнениях (1)–(5): $k_{c,oc}$ – коэффициент оседания спор; $k_{oc,ac}$ – коэффициент внедрения осевших спор; $k_{n,c}$ – коэффициент, характеризующий скорость образования спор пустулами; $d_{n,oc}^{oc}$ – коэффициент нежизнеспособности осевших спор; d_n^{oc} – коэффициент отмирания пустул, обусловленный воздействием внешних факторов; d_n^i – коэффициент отмирания пустул, обусловленный их естественным отмиранием; d_c – коэффициент гибели спор в воздухе.

Уравнение (1) описывает изменение количества спор, оседающих на единицу площади листовой поверхности. Первое слагаемое в его правой части характеризует процесс оседания спор из воздуха на листовую поверхность. Скорость этого процесса определяет коэффициент оседания спор $k_{c,oc}$, величину которого на практике можно определить экспериментальным путем. Для этого примем, что за время Δt на единицу площади листовой поверхности оседает ΔN_{oc}^0 спор. Обозначим через N число спор в столбе воздуха над участком листовой поверхности единичной площади. Тогда коэффициент оседания спор $k_{c,oc}$ может быть найден по формуле:

$$k_{c,oc} = \frac{\Delta N_{oc}^0}{\Delta t N} \quad (6)$$

Предположим, что высотный ход концентрации $n(h)$ уредоспор в атмосфере над рассматриваемым участком поверхности имеет экспоненциальный характер, то есть:

$$n(h) = n^0 \exp\left\{-\frac{h}{H}\right\}, \quad (7)$$

где n^0 – концентрация уредоспор в столбе воздуха непосредственно у поверхности листа.

Используя (7) легко показать, что величины N , n^0 и H связаны соотношением:

$$N = n^0 H. \quad (8)$$

При проведении полевых исследований величины n^0 и H , а соответственно и N , могут быть найдены на основе результатов измерений числа уредоспор, оседающих на поверхности разновысотных детекторов. При этом величина n^0 у поверхности нижнего детектора может быть найдена по формуле:

$$n^0 = \frac{\Delta N_{oc}^0}{\bar{V} \Delta t}, \quad (9)$$

где \bar{V} – средняя скорость оседания уредоспор (для спор бурой ржавчины она равна 1,26 м/с [24]).

Величину H можно определить на основе результатов измерения числа спор ΔN_{oc}^0 и ΔN_{oc}^d , оседающих соответственно на поверхности нижнего и верхнего детекторов за время Δt .

В этом случае ее можно рассчитать по уравнению:

$$H = \frac{\Delta h_d}{\ln \frac{\Delta N_{oc}^0}{\Delta N_{oc}^d}}, \quad (10)$$

где Δh_d – разность высот верхнего и нижнего детекторов.

Подставляя полученное значение H в (8), а, затем, найденное значение N в (6), получим искомое значение коэффициента оседания спор $k_{oc,oc}$.

Второе слагаемое в (1) описывает процесс гибели осевших спор, который характеризуется коэффициентом их нежизнеспособности d_{oc} .

Будем считать коэффициент d_{oc} постоянным. Нетрудно убедиться, что величина, обратная d_{oc} :

$$T_{oc}^d = (d_{oc})^{-1} \quad (11)$$

имеет размерность времени и представляет собой характерное время гибели осевших спор.

Действительно, пусть, например, в (1), $k_{oc,oc} = 0$, $d_{oc} \neq 0$. Тогда, решая уравнение (1) при начальном условии $t=0$, $x_{oc} = x_{oc}^0$, получим соответствующий закон изменения числа осевших спор:

$$x_{oc} = x_{oc}^0 \exp\left(-\frac{t}{T_{oc}^d}\right). \quad (12)$$

Как видно из (12), T_{oc}^d равно промежутку времени, по истечении которого число осевших спор уменьшается в e раз, вследствие гибели.

Наконец, третье слагаемое в (1) характеризует убыль осевших спор, обусловленную их переходом в состояние «проросшие споры».

Уравнение (2) описывает следующую фазу развития патогена – прорастание осевших спор с формированием ростковой трубки, которая чаще всего через устьица проникает в ткани растения-хозяина. Слагаемые правой части этого уравнения учитывают 3 процесса в жизненном цикле гриба. Первое из них описывает переход осевших спор в состояние проросшие споры, которое характеризуется коэффициентом их прорастания и проникновения ростковых трубок в ткани растения $k_{oc,oc}$.

Коэффициент проникновения в ткани ростковых трубок осевших спор $k_{oc,oc}$ может быть представлен в виде:

$$k_{oc,oc} = k_{oc,oc}^0 \bar{P}(x_n), \quad (13)$$

где $k_{oc,oc}^0$ – коэффициент прорастания осевших спор на чистой листовой поверхности, а \bar{P} – вероятность попадания осевших спор на непораженный участок.

Коэффициент $k_{oc,oc}^0$ зависит от температуры T_g и влажности q_g воздуха [25]. Оптимальная температура для заражения растений бурой ржавчиной – 15...20 °С. В таких условиях необходимо, чтобы влага сохранялась на растениях не менее 4...5 ч. С повышением, равно как и с понижением, температуры скорость развития инфекции замедляется. При температуре +5...6 °С для заражения необходимо, чтобы растения оставались влажными в течение 10...12 ч, а при температуре ниже +5 °С заражения не происходит.

Вероятность \bar{P} в (11) зависит от числа некрозов x_n . Для ее вычисления введем в рассмотрение площадь s_n^0 одного некроза. При одном некрозе вероятность попадания осевшей споры на непораженную поверхность составляет $p_0 = 1 - s_n^0$ (при единичной площади рассматриваемого участка), а для x_n некрозов с законом равномерного распределения вероятность попадания на непораженный участок будет равна:

$$\bar{P} = (1 - s_n^0)^{x_n}. \quad (14)$$

$$k_{oc,oc} = k_{oc,oc}^0 (1 - s_n^0)^{x_n}. \quad (15)$$

Второе слагаемое в правой части (2) описывает процесс гибели ростковых трубок уредоспор, который характеризуется коэффициентом смертности d_{oc} , третье – преобразование числа проросших и давших ростковые трубки спор в пустулы через промежуток времени τ_L , называемый латентным периодом.

Известно, что продолжительность латентного периода τ_L – функция температуры воздуха. Согласно результатам исследований С.С. Санина [26], при среднесуточной температуре +20 °С новые уредопустулы проявляются через 4...5 дней, при +15 °С – через 8...9 дней, при +10 °С – только через 15...16 дней.

Уравнение (3) отражает процесс образования пустул на листовой поверхности. Первым слагаемым в его правой части задается скорость процесса формирования пустул из проросших спор, запускаемого через промежуток времени равный латентному периоду τ_L .

Второе слагаемое в правой части (3) характеризует скорость отмирания пустул после формирования спор, которая определяется коэффициентом отмирания d_n^i :

$$d_n = d_n^e + d_n^i, \quad (16)$$

где d_n^e – постоянный коэффициент отмирания пустул, обусловленный воздействием внешних факторов, d_n^i – постоянный коэффициент отмирания пустул, обусловленный естественным отмиранием.

Уравнение (4) описывает изменение количества спор в воздухе x_c над единицей площади листовой поверхности. Первое слагаемое в его правой части характеризует скорость увеличения числа спор над листовой поверхностью, обусловленную процессом споруляции, вызываемым образующимися пустулами. Она определяется коэффициентом $k_{n,c}$, характеризующим скорость процесса образования спор пустулами. Коэффициент $k_{n,c}$ связан с коэффициентом естественного отмирания пустул d_n^i соотношением:

$$k_{n,c} = N_c d_n^i, \quad (17)$$

где N_c – полное число спор, образуемое одной пустулой

Величину N_c в (17) можно определить из следующих соображений. Введем в рассмотрение площадь непораженной листовой поверхности, приходящуюся на одну пустулу:

$$s' = \frac{(1 - s_n^0)^{x_n}}{x_n}. \quad (18)$$

Обозначим через s_n^0 максимальную площадь пустулы, образующейся на листовой поверхности. При $s' > s_n^0$ пустулы будут достигать максимальной площади, которой соответствует максимальное число производимых спор N_c . В тоже время, при $s' < s_n^0$ средний размер пустул будет в s_n^0/s' раз меньше максимального, а число производимых ими спор составит соответственно:

$$N_c = N_0 \frac{s'}{s_0^n} = \frac{N_0(1-s_0^n)^{x_n}}{s_0^n x_n} \quad (19)$$

Таким образом, выражение для коэффициента $k_{n,c}$ в уравнении (4) имеет вид:

$$k_{n,c}(x_n, x_n) = \begin{cases} d_n^i N_0, & \frac{(1-s_0^n)^{x_n}}{s_0^n x_n} > 1 \\ d_n^i \frac{N_0(1-s_0^n)^{x_n}}{s_0^n x_n}, & \frac{(1-s_0^n)^{x_n}}{s_0^n x_n} \leq 1 \end{cases}$$

Второе слагаемое, в правой части уравнения (4) описывает убыль спор над листовой поверхностью, обусловленную их гибелью, третье – их оседанием на листовую поверхность.

Уравнение (5) характеризует процесс образования некрозов на листовой поверхности. Первое слагаемое в его правой части описывает процесс образования некрозов из-за естественного отмирания пустул по окончании инфекционного периода τ_i .

Второе слагаемое в правой части (5) характеризует образование некрозов в течение инфекционного периода из-за отмирания пустул, обусловленное воздействием внешних факторов с коэффициентом отмирания d_n^k и естественным отмиранием пустул с коэффициентом d_n^i .

С математической точки зрения сформулированная задача представляет собой задачу Коши для системы дифференциальных уравнений с запаздывающими аргументами (ДУЗА) вида:

$$y'(t) = f(t, y(t), y(t-\tau)), \quad t \geq t_0, \quad (20)$$

$$y(t) = \psi(t), \quad t \in [t_0 - \tau, t_0]$$

Для того чтобы найти решение $y(t)$ при $t \geq t_0$, требуется задать начальные значения $\psi(t)$ на интервале: $t \in [t_0 - \tau, t_0]$. Наиболее рациональный подход к численному решению системы (20) заключается в использовании метода шагов, то есть ее замене на систему обыкновенных дифференциальных уравнений (ОДУ) на каждом промежутке времени $t \in [t_0 + n\tau, t_0 + (n+1)\tau]$:

$$y'(t) = f(t, y(t), \tilde{y}(t-\tau)), \quad (21)$$

$$t \in [t_0 + n\tau, t_0 + (n+1)\tau],$$

где $n=0, 1, \dots, [T/\tau]+1$, где T – время моделирования. При этом предполагается, что $\tilde{y}(t-\tau)$ известно, так как эта величина вычисляется на промежутке $[t_0 + (n-1)\tau, t_0 + n\tau]$ путем интерполяции ранее полученного на этом промежутке решения или заданных начальных значений $\psi(t)$ на интервале $t \in [t_0 - \tau, t_0]$.

Заметим, что для численного решения системы дифференциальных уравнений используют различные алгоритмы [27]. При этом в нашей работе для решения системы уравнений (1)–(5) с запаздывающим аргументом был использован программный комплекс DIFSUBDEL, подробно описанный в работе [28].

Приведенная в работе имитационная модель развития бурой ржавчины пшеницы может использоваться при создании современных экспертных систем прогнозирования и диагностики болезней растений.

Разная интенсивность поражения сортов пшеницы болезнью, связанная, в том числе, с их морфометрическими особенностями, свидетельствует о необходимости применения адаптивного подхода к выбору агротехнических приемов возделывания и требует корректировки системы защитных мероприятий [29]. Особое внимание должно быть уделено

селекции болезнеустойчивых сортов, в частности, созданию генотипов с более широкими адаптационными возможностями [12].

Важнейшие факторы, влияющие на проявление фенотипической изменчивости пшеницы по устойчивости к болезни, – комплекс метеорологических факторов (температура, количество садков, влажность воздуха), а также солнечная активность [30]. При этом данные по влиянию солнечной активности на развитие болезней сельскохозяйственных культур в разных литературных источниках достаточно противоречивы. Полученные в ходе наших исследований сведения об усилении интенсивности развития бурой ржавчины с уменьшением числа пятен на Солнце согласуются с данными, приведенными в работе [31], где указано, что эпифитотии бурой ржавчины возникали в основном в годы слабой, реже средней солнечной активности.

В результате построенной факторной модели патогенеза по данным 2009–2020 гг. отмечено, что развитие бурой ржавчины в наибольшей степени усиливалось с ростом суммы температур выше 10°C в мае и суммы осадков в июне, что совпадает с исследованиями, проведенными за период 1995–2012 гг. Выявленная зависимость согласуется с данными, представленными в работе В.В. Чекмарева (2016) [30].

В прогнозировании развития болезни сельскохозяйственных культур, в том числе, пшеницы большое значение имеет широкомасштабный мониторинг посевов [3]. При его проведении в качестве уточняющих характеристик патогенеза, формируемого при поражении пшеницы бурой ржавчиной, рекомендуется использовать помимо общепринятого – условного развития болезни, такие показатели, как число пустул и площадь пустулы, рассчитываемой по формуле площади эллипса. Следует отметить, что дифференция сортов пшеницы по устойчивости к болезни основана на определении типа реакции, а определение размера пустулы – важный критерий этой шкалы.

Таким образом, согласно результатам проведенных исследований наибольшей устойчивостью к бурой ржавчине обладали высокорослые (более 98 см) сорта пшеницы, характеризующиеся вертикальным, отклоняющимся и горизонтальным расположением флагового листа, сильным восковым налетом, листьями с плотностью опущения – 941,7±63,8 волосков на 1 см² листа и с длиной волосков более 1,5 мм. Выявлены обратные корреляционные связи между развитием болезни и общей кустистостью, окраской флаговых листьев пшеницы. В частности, наименьшее развитие заболевания зарегистрировано на образцах, характеризующихся светло-зелеными листьями.

Разработанная система метеопатологического прогноза бурой ржавчины пшеницы, основанная на выявлении множества корреляционных зависимостей между показателями интенсивности поражения болезнью, метеорологическими факторами, солнечной активностью и выявления, в дальнейшем, доминирующих тенденций в их изменении. В результате ее использования на примере 2009–2020 гг. отмечено, что развитие бурой ржавчины в наибольшей степени усиливалось с ростом суммы температур выше 10°C в мае и суммы осадков в июне. Развитие бурой ржавчины пшеницы снижалось при усилении пораженности посевов мучнистой росой.

Результаты исследований могут представлять определенный интерес для отраслей зерновой промышленности, в том числе – сельскохозяйственных предприятий, специализирующихся на возделывании пшеницы на продовольственные, фуражные и семенные цели, для селекции и семеноводства, при разработке механизмов ведения органического земледелия. Построенные математические модели могут быть использованы для разработки информационных систем фитосанитарной экспертизы агроценозов, прогноза и поддержки принятия решений в области защиты растений.

Литература.

1. *Managed grain production as an element of rational nature management, ensuring the production of economically valuable grain with a minimum level of hidden damage / M.V. Arkhipov, Y. Tyukalov, T. Danilova, et al. // Agriculture digitalization and organic production. «Smart Innovation, Systems and Technologies». Singapore, Springer. 2022. P. 103–112. doi: 10.1007/978-981-16-3349-2_9*
2. Фитосанитарная дестабилизация агроэкосистем / В.А. Павлюшин, Н.А. Вилкова, Г.И. Сухорученко и др. СПб.: «Родные просторы», 2013. 184 с.
3. Павлюшин В.А., Лысов А.К. Фитосанитарная безопасность агроэкосистем и дистанционный фитосанитарный мониторинг в защите растений // Современные проблемы дистанционного зондирования Земли из космоса. 2019. Т.16. №3. С. 69–78.
4. Оленин О.А., Зудилин С.Н., Осоргин Ю.В. Цифровой мониторинг показателей агроэкосистем на основе космических и беспилотных технологий // Пермский аграрный вестник. № 3 (27). 2019. С.53–61
5. Совершенствование ассортимента средств борьбы с вредителями растений в XXI веке / В.И. Долженко, Г.И. Сухорученко, Л.А. Буркова и др. // Агрохимия. № 1. 2021. С. 31–40
6. Жученко А.А. Адаптивное растениеводство. Эколого-генетические основы. Теория и практика. М.: Агрорус, 2008, 2009. Т. 1. 814 с., Т.2. 1098 с. Т.3. 958 с.
7. Определение генов устойчивости к бурой ржавчине у сортов озимой мягкой пшеницы с использованием традиционных и современных методов исследований / Н.В. Шлишкин, Т.Г. Дерова, Е.И. Гулятьева и др. // Зерновое хозяйство России. № 5(59). 2018. С.63–67
8. Вилкова Н.А., Нефедова Л.И., Фролов А.Н. Иммуитет семенных растений и его фитосанитарное значение в агроэкосистемах // Защита и карантин растений. 2015. № 8. С. 3–9.
9. Принципы интегрированного подхода к решению проблем защиты растений / М.М. Левитин, В.И. Танский, Ю.И. Власов и др. // Вестник защиты растений. 1999. №1. С.44–50.
10. Чесноков Ю.В. Устойчивость растений к патогенам // Сельскохозяйственная биология. 2007. № 1. С.16–35.
11. Новоселов С.Н. Философия идеотипа сельскохозяйственных культур. I. Методология и методика // Научный журнал КубГАУ. №24(8). 2006. с.5–27.
12. Левитин М.М. Микроорганизмы в условиях глобального изменения климата // Сельскохозяйственная биология. 2015. Т. 50. №5. С. 641–647.
13. Сиптиц С.О., Романенко И.А., Евдокимова Н.Е. Модельные оценки влияния климата на урожайность зерновых и зернобобовых культур в регионах России // Проблемы прогнозирования. 2021. № 2. С.75–86.
14. Бронских М.Д. Коррелятивная связь между параметрами климата и уровнем развития болезней озимой пшеницы // Аграрная наука. № 51. 2019. С.148–153
15. Системный подход к моделированию развития листовых грибных инфекций пшеницы / С.В. Николаев, У.С. Зубаирова, Е.С. Сколотнева и др. // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2019. № 23(1). С.100–109. doi: 10.18699/VJ19.468
16. Жаров В.Р., Васильев С.В., Семенова Н.Н. Методы математического моделирования и вычислительная техника в обеспечении исследований ВИЗР // 70 лет ВИЗР Ретроспектива исследований (методология, теория, практика) 1929–1999. СПб.: Инновационный центр защиты растений ВИЗР, 1999. С.88–98.
17. Расширение генетического разнообразия сортов яровой мягкой пшеницы по устойчивости к бурой ржавчине (*Puccinia triticina* Eriks.) в Нижнем Поволжье / Е.И. Гулятьева, С.Н. Сибикеев, А.Е. Дружинин и др. // Сельскохозяйственная биология. 2020. Т. 55. № 1. С. 27–44. doi: 10.15389/agrobiology.2020.1.27rus
18. Estimation of the Efficiency of the Combined Application of Chitosan and Microbial Antagonists for the Protection of Spring Soft Wheat from Diseases by Spectrometric Analysis / L.E. Kolesnikov, I.I. Novikova, V.G. Surin, et al. // Applied Biochemistry and Microbiology. 2018. 54(5). P. 546–552.
19. SILSO, World Data Center – Sunspot Number and Long-term Solar Observations, Royal Observatory of Belgium, on-line Sunspot Number catalogue. URL: [http://www.sidc.be/SILSO/year\(s\)-of-data](http://www.sidc.be/SILSO/year(s)-of-data) (дата обращения: 21.10.21)
20. «Геофизика»: Среднемесячные числа Вольфа / ФГБУ «Дальневосточное УГМС». URL: <http://meteo-dv.ru/geospace/averageMonthW> (дата обращения: 17.12.21)
21. Повышение урожайности зерновых культур и снижение вредоносности возбудителей болезней при использовании акрилового гидрогеля и белкового стимулятора роста / Л.Е. Колесников, М.В. Успенская, М.И. Кременевская и др. // Российская сельскохозяйственная наука. 2021. № 3. С.33–40.
22. Пополнение, сохранение в живом виде и изучение мировой коллекции пшеницы, эгилопса и тритикале: методические указания / А.Ф. Мережко, Р.А. Удачин, В.Е. Зуев и др. СПб.: ВИР, 1999. С. 32–35.
23. Роль отдельных органов в продукционном процессе у растений яровой пшеницы разного эколого-географического происхождения / Н.Э. Ионова, Л.П. Хохлова, Р.Н. Валдулина и др. // Сельскохозяйственная биология. 2009. № 1. С. 60–67.
24. Грегори П. Распространение фитопатогенных микроорганизмов по воздуху // Сельское хозяйство за рубежом. Растениеводство. 1964. №2. С. 53–58.
25. Санин С.С. Проблемы фитосанитарии России на современном этапе // Известия тимирязевской сельскохозяйственной академии. 2016. № 6. С. 45–55
26. Санин С.С. Защита пшеницы от бурой ржавчины // Защита и карантин растений. 2007. № 11. С. 58.
27. Rihan F.A. Delay Differential Equations and Applications to Biology. Department of Mathematical Sciences United Arab Emirates University. Al-Ain, Abu Dhabi, United Arab Emirates. Singapore: Springer Nature Singapore Pte Ltd., 2021. 286 p. doi: 10.1007/978-981-16-0626-7
28. Эффективная программная реализация численных методов решения жестких систем дифференциальных уравнений с запаздывающим аргументом / Д.А. Желтков, Р.М. Третьякова, В.В. Желткова и др. // Вычислительные методы и программирование. 2020. Т. 21. С. 78–86.
29. Исходный материал озимой пшеницы для селекции устойчивых к стрессовым факторам сортов / С.К. Темирбекова, И.М. Куликов, Ю.В. Афанасьева и др. // Вестник российской сельскохозяйственной науки. № 1. 2021. С. 16–24
30. Чекмарев В.В. Новый подход к составлению формул прогноза болезней сельскохозяйственных культур (на примере ржавчинных заболеваний зерновых культур). Тамбов: Принт-сервис, 2016. 186 с.
31. Мединец О.Э. Экологические предпосылки эпифитотий бурой ржавчины пшеницы // Защита и карантин растений. 2014. № 7. С. 12–15.

Поступила в редакцию 28.11.2021
 После доработки 20.12.2021
 Принята к публикации 28.01.2022