

ПРИМЕНЕНИЕ СОВРЕМЕННЫХ ИНДУКТОРОВ БОЛЕЗНЕУСТОЙЧИВОСТИ
НА ЗЕРНОВЫХ КУЛЬТУРАХ*

A.O. Grigoriev, G.V. Volkova

APPLICATION OF MODERN INDUCTORS OF DISEASE RESISTANCE ON GRAIN CROPS

Григорьев Александр Олегович – мл. науч. сотр. лаб. иммунитета зерновых культур к грибным болезням Всероссийского НИИ биологической защиты растений, магистрант каф. фитопатологии, энтомологии и защиты растений Кубанского государственного аграрного университета, г. Краснодар. E-mail: aleksandrgrig1996@gmail.com
Волкова Галина Владимировна – д-р биол. наук, гл. науч. сотр., зав. лаб. иммунитета зерновых культур к грибным болезням Всероссийского НИИ биологической защиты растений, г. Краснодар. E-mail: galvol2011@yandex.ru

Grigoryev Alexander Olegovich – Junior Staff Scientist, Lab. of Immunity of Grain Crops to Fungus Diseases, All-Russia Research Institute of Biological Protection of Plants, Magistrate Student, Chair of Phytopathology, Entomology and Protection of Plants, Kuban State Agrarian University, Krasnodar. E-mail: aleksandrgrig1996@gmail.com
Volkova Galina Vladimirovna – Dr. Biol. Sci., Chief Staff Scientist, Head, Lab. of Immunity of Grain Crops to Fungus Diseases, All-Russia Research Institute of Biological Protection of Plants, Krasnodar. E-mail: galvol2011@yandex.ru

Цель исследования – обзор современных изысканий по изучению и применению индукторов болезнеустойчивости на зерновых культурах как альтернативного метода защиты, а также популяризация их применения в сельскохозяйственном секторе. Показано, что разные индукторы запускают в растении разные механизмы защиты, то есть обеспечить лишь одним индуктором полную систему защиты невозможно. Исследования в области индукторов болезнеустойчивости активно ведутся в России и в мире. Многие ученые говорят о необходимости альтернативных способов защиты растений. Актуальны исследования по поиску и испытанию новых индукторов (на что направлена большая часть научных работ), а также по их взаимодействию друг с другом, с химическими (для интегрированных систем защиты) и биологическими (для биологических систем защиты) препаратами. Особенно перспективными представляются работы по взаимосвязи индукторов болезнеустойчивости. Активно ведется поиск и испытание новых индукторов болезнеустой-

чивости в ФГБНУ ВИЗР (г. Санкт-Петербург, Пушкин). Активные исследования по созданию и испытанию индукторов болезнеустойчивости ведутся и в ФГБНУ ВНИИБЗР (г. Краснодар). Большое число исследований принадлежит Китаю, где ведутся разработки и испытания почти всех видов индукторов болезнеустойчивости растений, включая белки, индуцирующие иммунитет растений, олигосахариды хитозана и микробные индукторы. Важным является изучение особенностей применения индукторов болезнеустойчивости, что позволяет эффективно внедрять их в системы защиты растений.

Ключевые слова: индукторы болезнеустойчивости, патогены, зерновые культуры, защита растений.

The research objective is the review of modern researches on studying and using the inductors of disease resistance on grain crops as alternative method of protection, and also promoting their application in agricultural sector. It is shown that various inductors start different mechanisms of protec-

* Исследования выполнены согласно Государственному заданию № 075-00376-19-00 Министерства науки и высшего образования РФ в рамках НИР по теме 0686-2019-0008.

tion in a plant, i.e. it is impossible to provide with only one inductor the full system of protection. The researches in the field of inductors of disease resistance are actively made in Russia and in the world. Many scientists speak about the need of alternative ways of plants protection. The researches on looking for and testing new inductors are actual (being the topic of the most part of scientific papers), and also on their interaction with each other, with chemical (for the integrated systems of protection) and biological (for biological systems of protection) preparations is directed. Especially perspective studies on the interrelation of the inductors of disease resistance are represented. The search and test of new inductors of disease resistance in All-Russia Research Institute of Plants Protection is actively conducted (St. Petersburg, Pushkin). Active researches on the creation and testing the inductors of disease resistance are conducted in All-Russia Research Institute of Biological Protection of Plants (Krasnodar). The large number of researches belongs to China where the development and tests of almost all types of the inductors of disease resistance of plants, including the proteins inducing immunity of plants, oligosaccharides of hitozan and microbe inductors is conducted. Studying of features of using the inductors of disease resistance that allows introducing effectively them in systems of protection of plants is important.

Keywords: *inducers of disease resistance, pathogens, cereals, plant protection.*

Введение. Зерновые культуры – важнейшая группа растений в сельском хозяйстве. Продукты из них лидируют в питании человека, они являются сырьем для различных отраслей (пивоваренной, крахмалопаточной, спиртовой и пр.), используются как корма для животных. Зерновые – основа продовольственной и финансовой безопасности страны. Под них отводится свыше 35 % площади пашни и более половины общей посевной площади [1].

Однако большое влияние на качество и урожайность зерна оказывают биотические факторы: фитогенные (сорные растения), микогенные (грибные заболевания), зоогенные (вредители), микробиогенные (вирусы, бактерии и т. д.) и абиотические факторы (погодные условия, почва, рельеф, состав воздуха и т. д.). Наиболее опасны именно биотические факторы. Различ-

ные вредители, сорная растительность, заболевания грибные – все это и многое другое наносит большой ущерб производству сельскохозяйственной продукции. По официальным данным ФАО, потенциальные потери урожая от болезней, различных вредителей растений ежегодно в мире составляют около 75 млрд долл. (это примерно 34 % урожая, в том числе от болезней – 13 %). Только эффективное своевременное проведение защитных мероприятий позволяет сохранить с каждого гектара примерно по 2–3 ц зерна пшеницы, не менее 5 ц риса [28].

Наиболее распространенными болезнями зерновых культур являются листовые заболевания, из них особенно опасны: различные виды ржавчины, мучнистая роса, септориоз, пиренофороз. Также опасными являются болезни, которые передаются через различные семена (пыльная и твердая головня), так как они могут стать причиной снижения качества зерна и семян основных зерновых культур. Поэтому для повышения продуктивности одной из важных мер является эффективная защита посевов от болезней [10].

В настоящее время в мире остро стоят как экологические, так и экономические вопросы (к примеру, недостаток доступных продуктов питания). Для того, чтобы их решить прежде всего необходимо добиться стабильного получения высококачественных и количественно достаточных объемов урожая с минимальным ущербом окружающей среде. Это невозможно без альтернативных методов защиты растений.

Цель исследования: обзор современных изысканий по изучению и применению индукторов болезнеустойчивости на зерновых культурах как альтернативного метода защиты, а также популяризация их применения в сельскохозяйственном секторе.

Механизмы действия индукторов болезнеустойчивости

Современные препараты защиты растений можно разделить на два вида – биоцидные, т. е. те, которые уничтожают возбудителей различных болезней, и препараты индукции болезнеустойчивости – они направлены на усиление естественных защитных реакций растения. Основным принципом действия индукторов можно назвать появление сигнальных путей, так как они активируют гены и реакции защиты, это, в

свою очередь, формирует устойчивость растения к возбудителям. Различные соединения запуская многочисленные биохимические реакции в растениях (табл. 1), в том числе сигнальные каскады природной индуцированной устойчивости,

а также специфические для каждого соединения сигнальные пути и реакции защиты, поэтому их делят на аналоги природных молекул (элиситоры) и синтетические, действующие по тому же принципу [18].

Таблица 1

Примеры индуцированной защиты растений от воздействия различных патогенов [19]

Индукторы	Механизм защиты	Спектр действия
Салициловая кислота (СК); конститутивно присутствуют в некоторых тканях	PR-белки – PR-1, b-1,3 глюканаза, хитиназа	Антимикробные белки со специфической активностью (например против ооцитов и/или грибов)
Янтарная кислота	Дефенсины – антимикробные белки	Антимикробные белки
Микробные полисахариды	Фитоалексины – писатин, ришитин	Антимикробные вторичные метаболиты
Патогены, элиситоры	Лигнин – полифенольные компоненты	Физический барьер (например клеточная стенка)
Патогены, повреждения тканей	Каллоза – b-1,3-глюкан	–
Патогены, элиситоры	Белки клеточной стенки – гидроксипролин-богатые гликопротеины, глицин-богатые белки	–
Продукты Авт-генов, формы активного кислорода	Гиперчувствительный отклик (ГО) – запрограммированная локальная гибель клеток	Ограничение роста патогена (особенно биотрофов), формирование вторичных сигналов
Патогены, ГО, СК	СПУ – системная приобретенная устойчивость	Широкий спектр индуцированной устойчивости
Непатогенные ризобактерии	ИСУ – индуцированная системная устойчивость	–

В отличие от биоцидных препаратов – химических веществ, которые предназначены для борьбы с вредными (в том числе болезнетворными) организмами, убивающих зачастую широкий спектр живых существ и способных оказывать влияние на еще большую их часть (аккумуляция в организме человека, опасность для животных опылителей, морских животных и т. д.), эффект от индукторов болезнеустойчивости проявляется именно в растении. Это в большинстве случаев делает его безопасным для человека и окружающей среды и только в ответ на заражение патогеном, что убирает эффект пестицидного стресса и позволяет растению сохранить энергию для развития и роста [19].

Поиск и изучение новых индукторов

В связи с этим исследования в области индукторов болезнеустойчивости активно ведутся в России и мире. Многие ученые говорят о необходимости альтернативных способов защиты растений. Так, В.А. Захаренко в своей статье «О возможности практического применения показателей барьеров иммунитета к фитопатогенам в иммуногенетических системах зерновых культур» отмечает перспективность применения индукторов болезнеустойчивости как способа усилить естественную защиту сорта и продлить его «жизнь» [7].

Л.А. Михно в своих работах делает акцент на использовании индукторов болезнеустойчивости

сти, так как это эффективный способ продлить устойчивость сорта без какого-либо существенного урона окружающей среде [12, 13]. Однако автор данных работ отмечает и минусы подобного решения, ведь одним из факторов ограниченного применения индукторов болезнеустойчивости является недостаточная проработка технологий в общей системе интегрированной защиты растений, к тому же отмечается легкая смываемость и понижение эффективности в кислотных средах. Л.А. Михно также приводит данные по эффективности четвертичных аммониевых соединений и нанопрепаратов серебра в системах возделывания озимой пшеницы. Рентабельность их внедрения составила 63 %.

Активно ведется поиск и испытание новых индукторов болезнеустойчивости в ФГБНУ ВИЗР (г. Санкт-Петербург, Пушкин). Под руководством С.Л. Тютерева была успешно создана группа новых препаратов на основе хитозанов, которые действовали подобно индукторам болезнеустойчивости растений [17, 18]. Установлено, что хитозан, модифицированный антиоксидантом ванилином, является эффективным индуктором болезнеустойчивости пшеницы к гемибактериальному патогену *Cochliobolus sativus* (S. Ito & Kurib.), что проявилось в увеличении продолжительности стадии биотрофности и в ограничении распространения гриба. Хитозан, модифицированный салициловой кислотой, был особенно эффективен как индуктор болезнеустойчивости для пшеницы к бурой ржавчине [14].

Лабораторией микробиологической защиты ВИЗР (И.И. Новикова, И.В. Бойкова) совместно с ЗАО «Агробиотехнология» (Д.О. Морозов) и ООО «Биодан» (Л.Г. Данилов) завершены работы по испытанию семи новых индукторов болезнеустойчивости, которые включены в Государственный каталог пестицидов [14].

В.Ф. Каминским изучены различные вещества, имеющие элиситорные свойства полисахаридной природы [8]. Перспективным было отмечено применение хитина и его производных. Грибы были выделены как наиболее доступное сырье для получения хитина и глюканов. Установлено, что протравливание семенного материала пшеницы яровой микробиопрепаратом на основе грибных глюканов обеспечило подавление развития семенной инфекции от 72 до 96 %,

но вместе с тем было отмечено снижение полевых качеств: энергии прорастания – на 3 %, всхожести семян – 2 % по сравнению с контролем [9].

Активные исследования по созданию и испытанию индукторов болезнеустойчивости ведутся в ФГБНУ ВНИИБЗР (г. Краснодар). Результатом этой многолетней работы является более 40 опубликованных статей, 15 из них в индексируемых журналах Web of Science и Scopus, оформлено 62 патента [4–6, 15].

Была изучена эффективность семи разработанных в лаборатории регуляторов роста растений ФГБНУ ВНИИБЗР новых индукторов: Л-479, Л-480, Л-481, Л-538 и Л-542, относящихся к классу алкилтионикотинитрилов, а также Л-101 и Л-110, являющимися производными пиримидилгидразонов, – против желтой и бурой ржавчины пшеницы. Наиболее эффективные препараты показали биологическую эффективность до 70–80 %, что было близко к химическому стандарту [2, с. 63–65].

Особенности применения индукторов болезнеустойчивости

Также проводились исследования, связанные с оптимизацией применения индукторов производных алкилтионикотинитрилов Л-479 и ДЛ-59 против стеблевой ржавчины пшеницы. Установлено повышение биологической эффективности при двукратной обработке, достигавшей от 55 до 70 % [11].

Была проверена эффективность семи индукторов болезнеустойчивости против карликовой ржавчины ячменя. Наиболее эффективным был выделен препарат Л-479. Эффективность применения достигала 80 % [3].

Однако важным является не только поиск и испытание новых препаратов, но и исследование особенностей их применения. Так, в своей диссертации Ю.В. Шумилов приводит данные об особенностях влияния индукторов хитозанового ряда (Фитохит, Фитохит-Т, Хитоплан) на развитие желтой ржавчины у различных по устойчивости к патогену сортах озимой пшеницы Восторг и Батько [20]. Наиболее эффективным автор считает обработку индукторами в фазу выхода в трубку, до появления признаков заболевания. Сорт Батько показал большую отзывчивость на применение индукторов устойчивости, чем сорт Восторг, что, вероятно, объясня-

ются разными типами устойчивости этих сортов к *Puccinia striiformis*.

Л.Г. Яргулина приводит результаты по влиянию салициловой и жасмоновой кислот, хито-олигосахаридов, метаболитов бактерий рода *Bacillus* на содержание пероксида водорода, активность защитных белков в растениях пшеницы при инфицировании фитопатогенами с различным типом трофности [21]. Обработка индукторами устойчивости оказывала стимулирующее действие на концентрацию пероксида водорода, активность оксидоредуктаз и транскрипционную активность генов патоген-индуцируемых белков (ингибиторов гидролаз, хитиназ, пероксидаз), что в общем повышало иммунитет растения.

С.В. Соколовой и С.Л. Тютревым приводятся данные по применению индукторов болезнеустойчивости на основе хитозана, ванилина и салициловой кислоты на устойчивость пшеницы к бурой ржавчине *Puccinia recondita* и темно-бурой пятнистости *Cochliobolus sativus* (S. Ito & Kurib.) [17]. Установлено, что модифицированный салициловой кислотой хитозан индуцирует устойчивость пшеницы к обоим патогенам, тогда как хитозан, содержащий ванилин, эффективно повышает устойчивость только к гемибииотрофу *Cochliobolus sativus* (S. Ito & Kurib.). Определено молярное соотношение ванилина и салициловой кислоты (1 : 1–1 : 2) в гибридных иммуномодуляторах для проявления высокой индуцирующей активности по отношению к биотрофу *Puccinia recondita* и гемибииотрофу *Cochliobolus sativus* (S. Ito & Kurib.). При формировании взаимоотношений между пшеницей и гемибииотрофом *Cochliobolus sativus* (S. Ito & Kurib.) наблюдалась прямая зависимость между активностью антиоксидантных ферментов и интенсивностью развития болезни [17].

Е.К. Сироткиным и С.Л. Тютревым приводятся результаты применения как комбинированной смеси системного протравителя широкого спектра действия с иммуномодулятором фитохитом (при норме применения 1,5 л/т и 0,05 кг/т соответственно), так и отдельно каждого из компонентов в течение всего периода вегетации, вплоть до формирования генеративных органов, что позволило успешно получить высокий урожай семян и дополнительный чистый доход при высокой самоокупаемости [16].

Активно ведутся исследования в этом направлении и за рубежом. Так, в Европе F. Bellameche изучил эффективность биологических и химических индукторов для борьбы с пятнистостью листьев *Septoria tritici* (STB) на пшенице [22]. Были применены два химических индуктора β-аминомасляной кислоты (ВАВА) и S-метилвый эфир бензо-(1,2,3) тиадиазол-7-карботиоевой кислоты (ВТН) и два биотических индуктора *Pseudomonas protegens* CHA0 (CHA0) и *Pseudomonas chlororaphis* PCL1391 (PCL) на проростках пшеницы с целью проверки их способности вызывать устойчивость к STB. В целом споры гриба *Septoria tritici* прорастали меньше на растениях, обработанных ВАВА и ВТН, и рост их гиф значительно задерживался. Напротив, обработка семян CHA0 и PCL не влияла на рост грибов в листьях пшеницы, из чего делается вывод о снижении эффективности биологических индукторов при применении их на ранней стадии развития растения [23]. Этим же исследователем были проведены опыты по способности растений к усилению базальной устойчивости к патогенам после восприятия специфических биотических или абиотических стимулов, таких как колонизация корней ризобактериями или отобранными химическими веществами, и была показана их эффективность.

Особенно перспективными представляются работы по взаимосвязи индукторов болезнеустойчивости. U. Singh провел исследование по взаимодействию салициловой кислоты и *Pseudomonas fluorescens*, выяснив, что совместно они усиливают подавление *Bipolaris sorokiniana* на пшенице [26].

Е. Samain представил обширную работу по изучению устойчивости, вызванной ответом на инокуляцию зерен пшеницы штаммом ризобактерий B2 (PB2) и ее зависимости от генотипа растения и стадии роста [25]. Результаты показали, что PB2 обладает высоким потенциалом для внешней колонизации корней пшеницы. Однако колонизация, по-видимому, зависит от стадии роста пшеницы. Он обладает высокой эффективностью защиты (55–94 %) против четырех вирулентных штаммов *Mycosphaerella graminicola*. Хотя эффективность PB2 зависит от генотипа пшеницы и стадии роста, в полевых условиях она была очень близка во всех вари-

антах. Однако эффективность 81–94 % была показана в сочетании с половиной рекомендуемой дозы фунгицида Чероки. Это можно объяснить с помощью его непосредственного воздействия на патоген и косвенного сокращения инокулята, поступающего от листьев, зараженных на более ранних стадиях роста. Эти результаты подчеркивают важность учета разных факторов, чтобы избежать потери эффективности индукторов в полевых условиях [25].

Большое число исследований принадлежит Китаю, где ведутся разработки и испытания почти всех видов индукторов болезнестойчивости растений, включая белки, индуцирующие иммунитет растений, олигосахариды хитозана и микробные индукторы. Также описываются механизмы их действия. Исследователями фиксируется эффективность препаратов, стимулирующих системную приобретенную устойчивость растений (бензолтиадиазол, тиадинил, 2,6-дихлоризоникотиновую кислоту, N-метилцианид, 2-хлорэтилизоникотинамид, аллилизотиазол (пробеназол), метиловый эфир жасмоновой кислоты и бактериальный изотиазиламин и т. д.), а также антибактериальные свойства производных, содержащие катионы или анионы бензолтиадиазола [24]. Однако отмечается, что из-за высокой стоимости производства эти препараты пока не производятся на коммерческой основе. Тиазидные амины продемонстрировали способность стимулировать устойчивость риса к болезням [24, 27].

Таким образом, можно сделать вывод о том, что работы по созданию и изучению индукторов болезнестойчивости активно ведутся как в мире, так и в России. Как отметил Ю.В. Чесноков, разные индукторы запускают в растении разные механизмы защиты, т. е. обеспечить лишь одним индуктором полную систему защиты невозможно [19]. Значит необходимо вести исследования по поиску и испытанию новых индукторов (на что направлена большая часть научных работ), а также по их взаимодействию друг с другом, с химическими (для интегрированных систем защиты) и биологическими (для биологических систем защиты) препаратами. Однако не менее важным является изучение особенностей их применения, что позволяет внедрять их в системы защиты без потери эффективности и даже с ее повышением.

Литература

1. Гоник Г.Г., Майер М.А. Анализ эффективности производства зерна озимых зерновых культур // Глобализация и интеграция традиционной и инновационной науки в современном мире: сб. науч. ст. по итогам междунар. науч.-практ. конф. СПб., 2016. С. 125–128.
2. Григорьев А.О. и др. Изучение влияния новых индукторов болезнестойчивости на снижение развития возбудителей желтой и бурой ржавчины пшеницы // Защита растений от вредных организмов: сб. науч. ст. по итогам междунар. науч.-практ. конф. Краснодар, 2019. С. 63–65.
3. Данилова А.В., Ким Ю.С., Волкова Г.В. Влияние индукторов болезнестойчивости на снижение пораженности растений озимого ячменя возбудителем карликовой ржавчины // Состояние и перспективы развития агропромышленного комплекса: сб. науч. ст. по итогам междунар. науч.-практ. конф. Ростов н/Д., 2019. С. 123–124.
4. Дядюченко Л.В., Исакова Л.И., Квасенков О.И. и др. Способ получения п-замещенных 4,6-диметил-3-цианопиридил-2-сульфонамидов. Патент № 2277333. Заявл. 14.02.2005; опубл. 10.06.2006. М., 2006.
5. Дядюченко Л.В. и др. Изучение рострегулирующих свойств производных пиразолопиридинов на растениях озимой пшеницы. Патент № 2276843. Заявл. 15.02.2005; опубл. 27.05.2006. М., 2005.
6. Дядюченко Л.В. Изучение рострегулирующих свойств производных пиразолопиридинов на растениях озимой пшеницы // Защита растений от вредных организмов: сб. науч. ст. по итогам междунар. науч.-практ. конф. Краснодар, 2019. С. 86–87.
7. Захаренко В.А. Возможности практического применения показателей барьеров иммунитета к фитопатогенам в иммуногенетических системах зерновых культур // Аграрная наука. 2019. Т. 2, № 2. С. 19–24.
8. Каминский В.Ф. и др. Индуцирование защитных механизмов растений против болезней // Аграрная наука XXI века: проблемы и перспективы. 2009. № 1. С. 70.

9. Каминский В.Ф. и др. Эффективность грибных полисахаридов в повышении устойчивости растений против болезней // Збірник наукових праць Національного наукового центру Інститут землеробства НААН. 2014. Вип. 4. С. 109–116.
10. Койшыбаев М., Муминджанов Х. Методические указания по мониторингу болезней, вредителей и сорных растений на посевах зерновых культур. Анкара, 2016. С. 42.
11. Мирошниченко О.О., Волкова Г.В. Влияние индукторов болезнеустойчивости на снижение пораженности растений озимой пшеницы стеблевой ржавчиной (*Puccinia graminis*) // Состояние и перспективы развития агропромышленного комплекса: сб. науч. ст. по итогам междунар. науч.-практ. конф. Ростов н/Д., 2019. С. 114–115.
12. Михно Л.А. Биологическое обоснование иммуногенетических приемов защиты озимой пшеницы от комплекса фитопатогенов на черноземе выщелоченном: дис. ... канд. с.-х. наук: 21.03.2019 / Воронежский гос. аграр. ун-т им. Петра I. Саратов, 2019. С. 160.
13. Михно Л.А. Урожайность озимой пшеницы в зависимости от применения индукторов иммунитета растений на основе четвертичных аммониевых соединений в комбинации с наносеребром // Актуальные проблемы природообустройства, водопользования, агрохимии, почвоведения и экологии: сб. науч. ст. по итогам междунар. науч.-практ. конф. Омск, 2019. С. 458–464.
14. Павлюшин В.А. Научное обеспечение защиты растений и продовольственная безопасность России // Защита и карантин растений. 2010. № 2. С. 11–15.
15. Парфенова Е.Н., Волкова Г.В., Дядюченко Л.В. Биологическая и хозяйственная эффективность иммуномодуляторов болезнеустойчивости против *Ryzenophora teres* Drechsler // Научные приоритеты адаптивной интенсификации сельскохозяйственного производства: сб. науч. ст. по итогам междунар. науч.-практ. конф. Краснодар, 2019. С. 164–165.
16. Сироткин Е.К., Тюттерев С.Л. Новые перспективные фунгициды и индукторы болезнеустойчивости для защиты клевера лугового от корневой гнили // Вестник защиты растений. 2008. № 4. С. 33–37.
17. Сокорнова С.В., Тюттерев С.Л. Влияние гибридных производных хитозана на устойчивость пшеницы к патогенам с разной стратегией питания // Прикладная биохимия и микробиология. 2018. Т. 54, № 5. С. 1–6.
18. Тюттерев С.Л. Экологически безопасные индукторы устойчивости растений к болезням и физиологическим стрессам // Вестник защиты растений. 2015. Т. 1, № 83. С. 3–13.
19. Чесноков Ю.В. Устойчивость растений к патогенам (обзор иностранной литературы) // Сельскохозяйственная биология. 2007. № 1. С. 16–20.
20. Шумилов Ю.В. Агробиологическое обоснование приемов снижения инфекционного потенциала возбудителя желтой ржавчины пшеницы на Северном Кавказе: дис. ... канд. с.-х. наук: 25.12.2013 / Саратов. гос. аграр. ун-т им. Н.И. Вавилова. Саратов, 2013. С. 227.
21. Яруллина Л.Г. и др. Сигнальная регуляция активности патоген-индуцируемых белков в растительных тканях при поражении возбудителями грибных болезней // Экобиотех: сб. науч. ст. по итогам всерос. науч.-практ. конф. с междунар. участием. Уфа, 2019. С. 354–356.
22. Bellameche F. Efficiency of biological and chemical inducers for controlling *Septoria tritici* leaf blotch (STB) on wheat (*Triticum aestivum* L.) // BioRxiv. 2020. № 1. P. 1–14.
23. Bellameche F. Histopathological aspects of induced resistance by *Pseudomonas protegens* // BioRxiv. 2011. №1. P. 7–21.
24. Dewen Q. Plant immunity inducer development and application // Molecular Plant-Microbe Interactions. 2017. V. 30. № 5. P. 355–360.
25. Samain E., Aussencac T., Selim S. The effect of plant genotype, growth stage and *Mycosphaerella graminicola* strains on the efficiency and durability of wheat-induced resistance by *Paenibacillus* sp. strain B2 // Frontiers in plant science. 2019. T. 10. № 1. P. 587.
26. Singh U. B. Integration of anti-penetrant tricyclazole, signaling molecule salicylic acid and root associated *Pseudomonas fluorescens* enhances suppression of *Bipolaris*

- sorokiniana in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) // *Journal of Plant Pathology*. 2019. Т. 101. № 4. P. 943-954.
27. Zhou M., Wang W. Recent advances in synthetic chemical inducers of plant immunity // *Frontiers in Plant Science*. 2018. Т. 9. № 1. P. 1613.
28. Сайт продовольственной и сельскохозяйственной ООН // URL: <http://www.fao.org/food-loss-and-food-waste/ru> (дата обращения: 25.03.2020).
- Literatura**
1. Gonik G.G., Majer M.A. Analiz jeffektivnosti proizvodstva zerna ozimyh zernovykh kul'tur // Globalizacija i integracija tradicionnoj i innovacionnoj nauki v sovremennom mire: sb. nauch. st. po itogam mezhdunar. nauch.-prakt. konf. SPb., 2016. S. 125–128.
 2. Grigor'ev A.O. i dr. Izuchenie vlijaniya novyh induktorov boleznoustojchivosti na snizhenie razvitija vzbuditelej zheltoj i buroj rzhavchiny pshenicy // Zashhita rastenij ot vrednyh organizmov: sb. nauch. st. po itogam mezhdunar. nauch.-prakt. konf. Krasnodar, 2019. S. 63–65.
 3. Danilova A.V., Kim Ju.S., Volkova G.V. Vlijanie induktorov boleznoustojchivosti na snizhenie porazhennosti rastenij ozimogo jachmenja vzbuditelem karlikovoj rzhavchiny // Sostojanie i perspektivy razvitija agropromyshlennogo kompleksa: sb. nauch. st. po itogam mezhdunar. nauch.-prakt. konf. Rostov n/D., 2019. S. 123–124.
 4. Djadjuchenko L.V., Isakova L.I., Kvasenkov O.I., Strelkov V.D. Sposob poluchenija n-zameshhennyh 4,6-dimetil-3-cianopiridil-2-sul'fonilamidov. Patent № 2277333. Zajavl. 14.02.2005; opubl. 10.06.2006. M., 2006.
 5. Djadjuchenko L.V. i dr. Izuchenie rostregulirujushih svojstv proizvodnyh pirazolopiridinov na rastenijah ozimoj pshenicy. Patent № 2276843. / Djadjuchenko L.V., Dmitrieva I.G., Kajgorodova E.A., Konjushkin L.D., Strelkov V.D. // zajavl. 15.02.2005; opubl. 27.05.2006; Ros. Federacija, 2005.
 6. Djadjuchenko L.V. Izuchenie rostregulirujushih svojstv proizvodnyh pirazolopiridinov na rastenijah ozimoj pshenicy // Zashhita rastenij ot vrednyh organizmov: sb. nauch. st. po itogam mezhdunar. nauch.-prakt. konf. Krasnodar, 2019. S. 86–87.
 7. Zaharenko V.A. Vozmozhnosti prakticheskogo primeneniya pokazatelej bar'erov immuniteta k fitopatogenam v immunogeneticheskikh sistemah zernovykh kul'tur // *Agrarnaja nauka*. 2019. Т. 2, № 2. S. 19–24.
 8. Kaminskij V.F. i dr. Inducirovanie zashhitnyh mehanizmov rastenij protiv boleznij // *Agrarnaja nauka* HHI veka: problemy i perspektivy. 2009. № 1. S. 70.
 9. Kaminskij V.F. i dr. Jeffektivnost' gribnyh polisaharidov v povyshenii ustojchivosti rastenij protiv boleznij // *Zbirnik naukovih prac' Nacional'nogo naukovogo centru Institut zemlerobstva NAAN*. Vip. 4, 2014. S. 109–116.
 10. Kojshybaev M., Mumindzhanov H. Metodicheskie ukazaniya po monitoringu boleznij, vreditelej i sornyh rastenij na posevah zernovykh kul'tur/ Ankara: 2016. S. 42.
 11. Miroshnichenko O.O., Volkova G.V. Vlijanie induktorov boleznoustojchivosti na snizhenie porazhennosti rastenij ozimoj pshenicy steblevoj rzhavchinoj (*Puccinia graminis*) // Sostojanie i perspektivy razvitija agropromyshlennogo kompleksa: sb. nauch. st. po itogam mezhdunar. nauch.-prakt. konf. Rostov n/D., 2019. S. 114–115.
 12. Mihno L.A. Biologicheskoe obosnovanie immunogeneticheskikh priemov zashhity ozimoj pshenicy ot kompleksa fitopatogenov na chernozeme vyshhelochennom: dis. ... kand. s.-h. nauk: 21.03.2019 / Voronezhskij gos. agrar. un-t im. Petra I. Saratov, 2019. S. 160.
 13. Mihno L.A. Urozhajnost' ozimoj pshenicy v zavisimosti ot primeneniya induktorov immuniteta rastenij na osnove chetvertichnyh ammonievych soedinenij v kombinacii s nanoserebrom // Aktual'nye problemy prirodobustrojstva, vodopol'zovanija, agrohimii, pochvovedeniya i jekologii: sb. nauch. st. po itogam mezhdunar. nauch.-prakt. konf. Omsk, 2019. S. 458–464.
 14. Pavljushin V.A. Nauchnoe obespechenie zashhity rastenij i prodovol'stvennaja bezopasnost' Rossii // Zashhita i karantin rastenij. 2010. № 2. S. 11–15.
 15. Parfenova E.N., Volkova G.V., Djadjuchenko L.V. Biologicheskaja i hozjajstvennaja

- jeffektivnost' immunomoduljatorov bolezneustojchivosti protiv Pyrenophora teres Drechsler // Nauchnye priority adaptivnoj intensivkacii sel'skhozajstvennogo proizvodstva: sb. nauch. st. po itogam mezhdunar. nauch.-prakt. konf. Krasnodar, 2019. S. 164–165.
16. Sirotkin E.K., Tjuterev S.L. Novye perspektivnye fungicidy i induktory bolezneustojchivosti dlja zashhity klevera lugovogo ot kornevoj gnili // Vestnik zashhity rastenij. 2008. № 4. S. 33–37.
 17. Sokornova S.V., Tjuterev S.L. Vlijanie gibridnyh proizvodnyh hitozana na ustojchivost' pshenicy k patogenam s raznoj strategiej pitaniya // Prikladnaja biohimija i mikrobiologija. 2018. T. 54, № 5. S. 1–6.
 18. Tjuterev S.L. Jekologicheski bezopasnye induktory ustojchivosti rastenij k boleznyam i fiziologicheskim stressam // Vestnik zashhity rastenij. 2015. T. 1, № 83. S. 3–13.
 19. Chesnokov Ju.V. Ustojchivost' rastenij k patogenam (obzor inostrannoju literatury) // Sel'skhozajstvennaja biologija. 2007. № 1. S. 16–20.
 20. Shumilov Ju.V. Agrobiologicheskoe obosnovanie priemov snizhenija infekcionnogo potenciala vzbuditelja zheltoj rzhavchiny pshenicy na Severnom Kavkaze: dis. ... kand. s.-h. nauk: 25.12.2013 / Saratov. gos. agrar. un-t im. N.I. Vavilova. Saratov, 2013. S. 227.
 21. Jarullina L.G. i dr. Signal'naja reguljacija aktivnosti patogen-induciruemyh belkov v rastitel'nyh tkanjah pri porazhenii vzbuditeljami gribnyh boleznej // Jekobioteh: sb. nauch. st. po itogam vseros. nauch.-prakt. konf. s mezhdunar. uchastiem. Ufa, 2019. S. 354–356.
 22. Bellameche F. Efficiency of biological and chemical inducers for controlling Septoria tritici leaf blotch (STB) on wheat (*Triticum aestivum* L.) // BioRxiv. 2020. № 1. P. 1–14.
 23. Bellameche F. Histopathological aspects of induced resistance by *Pseudomonas protegens* // BioRxiv. 2011. №1. P. 7–21.
 24. Dewen Q. Plant immunity inducer development and application // Molecular Plant-Microbe Interactions. 2017. V. 30. № 5. P. 355–360.
 25. Samain E., Aussenac T., Selim S. The effect of plant genotype, growth stage and *Mycosphaerella graminicola* strains on the efficiency and durability of wheat-induced resistance by *Paenibacillus* sp. strain B2 // Frontiers in plant science. 2019. T. 10. № 1. P. 587.
 26. Singh U.B. Integration of anti-penetrant tricyclazole, signaling molecule salicylic acid and root associated *Pseudomonas fluorescens* enhances suppression of *Bipolaris sorokiniana* in bread wheat (*Triticum aestivum* L.) // Journal of Plant Pathology. 2019. T. 101. № 4. P. 943-954.
 27. Zhou M., Wang W. Recent advances in synthetic chemical inducers of plant immunity // Frontiers in Plant Science. 2018. T. 9. № 1. P. 1613.
 28. Sajt prodovol'stvennoj i sel'skhozajstvennoj OON // URL: <http://www.fao.org/food-loss-and-food-waste/ru> (data obrashhenija: 25.03.2020).