### Кальций и заболевания растений

Хейли Рики

Замир К. Пунжа

Департамент биологических наук, Университет Саймона Фрейзера,

Бернаби, Британская Колумбия, Канада

#### Введение

Кальций (Ca), двухвалентный щелочной катион, является пятым по распространенности элементом в земной коре, с средней концентрацией 3,6%. Некарбонатные, сильно выветренные почвы содержат менее 1% Ca (McLean, 1975), тогда как карбонатные почвы могут содержать 50% или более Ca-карбоната, что делает их содержание Ca выше 10%. Содержание Ca в данной почве зависит от ее исходного материала, степени выветривания и того, было ли добавлено Ca путем известкования. Ca в почвенном растворе и обменный Ca являются основными формами, которые могут перемещаться к корням растений и быть поглощены. Уровень Ca в почвенном растворе может варьироваться в зависимости от pH и природы почвы, но обычно составляет 20-40 мг/л (0,5-1,0 мМ) в промытых почвах и 50-100 мг/л (1,25-2,5 мМ) в засушливых почвах. Два Ca-содержащих почвенных минерала с наибольшей растворимостью — это Ca-сульфат и Ca-карбонат. В карбонатной форме Ca встречается как самостоятельно, так и с магнием во многих засушливых почвах. Обменный Ca обычно удерживается в почвах крепче, чем калий или магний, которые являются следующими по распространенности обменными катионами (McLean, 1975).

#### Влияние кальция на структуру почвы

Широко признано, что характеристики почвенных коллоидов сильно зависят от природы катионов, адсорбированных на них. Насыщенные натрием коллоиды делают почвы липкими при влажности и очень твердыми при сухости (Millar, 1963). Однако высокий процент Ca-ионов на комплексе приводит к флокуляции (Baver, 1928). В результате почвы, в которых коллоиды содержат высокий уровень Ca, обычно находятся в высокой степени агрегации и считаются в хорошем состоянии. Это состояние способствует хорошей аэрации, быстрому поглощению воды и увеличенной способности удерживать капиллярную воду. Хорошее состояние почвы также способствует развитию корней и быстрому прорастанию сеянцев, а также улучшает сообщества аэробных микроорганизмов.

#### Факторы, влияющие на приток кальция

Несколько факторов, особенно другие катионы и pH, могут влиять на доступность Ca для корней растений. Магний, аммоний и pH почвы оказывают прямое влияние на доступность Ca. Менее прямое влияние может включать схемы обработки почвы, севооборот и сидераты (Hickman, 2002). Лазаров и Питман (1966) обнаружили, что соотношение поглощения Ca и магния сеянцами ячменя было аналогично соотношению ионов в растворе, когда уровень Ca плюс магний составлял 20 ммоль/л. При более высоких скоростях транспирации поглощение магния увеличивалось больше, чем для Ca самого по себе. Классен и Уилкокс (1974) обнаружили, что увеличение концентраций как аммония, так и калия в почве снижало концентрации Ca в тканях молодых кукурузных растений, но эффект был больше для аммония, чем для калия. В общем, среди всех других катионов поглощение Ca-ионов наиболее подавляется аммонийными ионами. Маас (1969) обнаружил, что снижение pH раствора до значений ниже 4,5 снижало поглощение Ca экстрагированными корнями кукурузы; увеличение pH раствора до уровней выше 4,5 имело мало эффекта. С другой стороны, Леггетт и Гилберт (1969) не обнаружили влияния pH раствора на поглощение Ca экстрагированными корнями сои в диапазоне pH от 3,8 до 6,5. В 16-летнем исследовании обработки почвы было отмечено, что как уменьшенная, так и нулевая обработка привели к увеличению катионной обменной емкости и увеличению плодородия Ca (Hickman, 2002).

#### Взаимосвязь кальция с ростом растений

Ca является одним из наиболее распространенных основных катионов в тканях растений, хотя его содержание для большинства культурных растений довольно низко по сравнению с калием и хлоридом. Среднее содержание Ca в растениях составляет порядка 1-3 кг на 100 кг сухого вещества. В растениях Ca присутствует в основном в листьях и стеблях, и в меньшей степени в семенах. Например, среднее содержание Ca в восьми зерновых культурах составляло 0,09% по сравнению с 0,59% в соломе, хотя эти значения могут сильно варьироваться в зависимости от количества доступного Ca в почве или питательном растворе. Лонераган и др. (1968) показали, что содержание Ca в побегах томатов увеличивалось от 2,1 до 24,9 мкМ при концентрациях Ca в питательном растворе от 0,8 до 1000 мкМ. Другие факторы, такие как условия влажности и концентрации других катионов в почве, также могут влиять на содержание Ca в тканях растений. Многие исследования показали, что при низких запасах Ca или избыточном запасе какого-либо другого катиона содержание Ca в растениях снижается. Среди всех частей растения листья имеют наибольшее содержание Ca. Это результат более высокого движения воды и транспирации воды через листья. Ca относительно неподвижен в тканях растений, что означает, что после его размещения в одной части растения он движется медленно или вообще не движется (Epstein, 1973). Это указывает на то, что активно растущие части растения, такие как плоды, нуждаются в постоянном поступлении Ca, что требует поддержания адекватной влажности почвы.

### Функции кальция в росте растений

Адекватное снабжение Ca, по-видимому, стимулирует развитие корневых волосков и рост всей корневой системы. Ca необходим для нормального развития листьев и склонен накапливаться в листьях и в старых частях растений, таких как кора. Избыток Ca в листьях может быть связан с образованием Ca-пектата в средней пластинке клеточных стенок. Другие функции Ca в растениях описаны ниже.

### Метаболические и физиологические функции

Клеточное распределение Ca было изучено с помощью клеточной фракционировки и последующего анализа Ca в клеточных фракциях. В конских бобах и желтых люпинах, выращенных в присутствии CaO2 (0.1 моль м-3), по крайней мере 60% общего Ca было связано с клеточной стенкой, 7% с мембранами и около 33% с растворимой фракцией (Rossignol et al., 1977). Третье значение могло быть завышено из-за ремобилизации Ca во время клеточной фракционировки, но большинство исследований показывают, что Ca особенно изобилует в клеточных стенках растений (Jones and Lunt, 1967; Wallace et al., 1966). Одна из наиболее признанных функций Ca в тканях растений — это стабильность мембран и поддержание целостности клеток (Legge et al., 1982). Средняя пластинка имеет структуру геля, состоящего в основном из полисахаридов, таких как пектиновая кислота (α-1,4-связанные полигалактуронаны). Ионы Ca способствуют образованию геля аналогично тому, как глирование индуцируется в свободных растворах альгина или пектина. В отсутствие Ca мембраны становятся проницаемыми, и растворы теряются из цитоплазмы. Плазматическая мембрана также может быть повреждена, если Ca заменяется на внешней поверхности тяжелыми металлами (Jones and Lunt, 1967) или протонами (Lund, 1970). В физиологических расстройствах, таких как вершинная гниль у перца, томата и арбуза (Shear, 1975), ранние симптомы, которые часто остаются незамеченными, появляются как водянистые поражения на вершине или нижней части плодов. Пораженные ткани затем разрушаются, и область становится впалой, темно-коричневой или черной и кожистой. Вторичные микроорганизмы могут расти на разлагающейся области и легко быть принятыми за патогены. Эта проблема может быть решена путем обеспечения адекватного снабжения Ca в плодах. Rease (1996) сообщил, что применение распыления CaCl2 или удобрения Ca(NO3)2 увеличило морозостойкость груши Анжу и снизило частоту плодовых расстройств (зеленение груши и корковая пятнистость). Связанные с клеточной стенкой кислые фосфатазы, экстрагированные из картофельных клубней, были изучены Sugawara et al. (1981). Авторы выделили шесть различных фракций этих ферментов; оптимальный pH варьировался от 4.5 до 6. В свободном растворе все эти ферменты активировались CaCl2.

### Роль в сигнальной трансдукции во время защитной реакции

В растениях, как и в животных, многие стимулы медиатируются повышением уровня свободного Ca в цитозоле (Bush, 1995). Вовлечение Ca в ответы культур клеток или протопластов на микробные продукты (элициторы) было продемонстрировано (Ishihara et al., 1996; Mal1ady and Beecher, 1994; Tessiaen and Van Cutsem, 1994; Siebers et al., 1990), и эксперименты с патч-клампом показали, что элициторы могут влиять на функциональность Ca-каналов в плазматической мембране (Gelli et al., 1997; Zimmermann et al., 1997). Ca-кальмодулин-зависимый сигнальный путь также был обнаружен как играющий значительную роль в прорастании конидий и формировании аппрессорий Colletotrichum gloeosporioides, вызывающего антракноз у перца (Ahn et al., 2003). Изоляция кальмодулина из грибов и нескольких видов высших растений указала на присутствие высокоаффинных Ca-связывающих белков в них (Cormier et al., 1972). Эти наблюдения предполагают, что Ca-зависимые метаболические процессы в клетках растений регулируются Ca-связывающими белками, такими как кальмодулин, по аналогии с известными Ca-кальмодулин-зависимыми функциями в клетках животных.

### Кальций и болезни растений

Роль кальция (Ca) в управлении болезнями растений хорошо описана в литературе. Помимо азота, кальций, возможно, является наиболее важным эссенциальным питательным веществом в управлении болезнями. Помимо агрономических преимуществ, получаемых при поддержании адекватных уровней кальция в растениях, многие исследователи сообщили, что применение кальция к почвам, листьям и плодам снижало частоту и тяжесть нескольких болезней экономически важных культур, как показано в Таблице 6.1. Эти отчеты описаны более подробно ниже. Форма применяемого кальция может влиять на механизм, через который кальций снижает развитие болезни. Например, формы, изменяющие pH, такие как известь, могут влиять на болезнь через изменение pH, тогда как соли, содержащие анионы, такие как пропионат и сорбат, могут быть ингибирующими для патогенов благодаря токсичности анионов.

### Болезни зерновых культур

Полосатость цефалоспориума пшеницы (Hynerzzllac erealis) сильно зависит от экологических факторов, таких как повреждение корней из-за замерзшей почвы. В двух из четырех лет полевых испытаний Мюррей и соавт. (1992) обнаружили, что частота поражения стеблей H. cerealis значительно снизилась, когда Ca(OH)2 был добавлен для повышения pH почвы с 5,1-5,3 до 6,0, и значительно увеличилась, когда H2SO4 был добавлен для снижения pH почвы до 4,5. Зависимость была линейной в обоих случаях, и в третий год наблюдалась почти значимая (P = 0,07) линейная тенденция к снижению частоты болезни с увеличением pH почвы. Связывая погодные факторы с тяжестью болезни, Мюррей и соавт. (1992) рассчитали, что известкование для полосатости цефалоспориума, вероятно, будет наиболее ценным в годы, когда повреждение корней из-за замерзшей почвы было относительно незначительным.

Вантерпул (1940) сообщил, что гипс (CaSO4) ингибировал коричневую корневую гниль пшеницы, вызванную Pythium arrh1?1.0111a1n1.d1 ePs . tardicresce11s. Почвенное применение гипса в двух равных количествах по 500 кг/га в разное время значительно снизило частоту поражения стеблей риса (SarocladitLtn onJzae) и увеличило урожайность, результат был сопоставим с применением фунгицида карбендазима (Nai·as]uml1ar1 et al., 1994).

Гита и Шетт (2002) сообщили о снижении на 66% ложной мучнистой росы проса (Sclerospora gra111i11icoln) при обработке семян с CaCl2, что было сопоставимо с эффектами активатора растений бензотиадиазола (78% эффективности) и H2O2 (59% снижения). Это исследование также раскрыло роль кальция как индуктора устойчивости в гиперчувствительной реакции проса на инфицирование S. gra111i11icoln.

Фолиарные применения CaCl2 и Ca силиката (по 1% каждого) были исследованы для подавления мучнистой росы (Bli-1111e1g·ria1 11ir1isf. sp. tritici) на пшенице (De Curtis et al., 2012). Известные биоконтрольные агенты мучнистой росы, такие как дрожжи (Rhodosporidii£n1 krntoc/1.vilovaaen d Ctyptococci,sa rid a yeast-like ftu1gus (A11reobasidii1np11 Jl11la11,s.)), также были испытаны вместе с применением кальция. Хлорид кальция не снижал тяжесть болезни при использовании отдельно или вместе с биоконтрольным агентом. Однако два применения кальция силиката с интервалом в неделю снизили тяжесть болезни на 15% и улучшили эффективность всех трех биоконтрольных агентов.

### Болезни овощных культур

Сообщения об успешном подавлении южной гнили моркови (Sclerotium rolfsii) после применения соединений, содержащих кальций, которые относительно нетоксичны для этого гриба, предполагают, что кальций влиял на развитие болезни, увеличивая защитные реакции хозяина. Несколько солей кальция — Ca(NO3)2, Ca(OH)2, CaO2 и CaCO3 — не оказывали влияния на рост мицелия и прорастание и жизнеспособность склероций S. rolfsii (Punja и Grogan, 1982). Однако полевые применения солей кальция для контроля S. rolfsii давали переменные результаты в зависимости от давления болезни и техники возделывания. Например, когда CaSO4 применялся в дозе, обеспечивающей 215 кг/га кальция на глубоко вспаханных участках в комбинации с NH4HCO3, было получено снижение болезни на 67% в обрабатываемой моркови, тогда как снижение болезни на 40% было зарегистрировано в дискованной почве с той же дозой применения (Punja et al., 1986). Исследования in vitro Батемана и Бира (1965) и Пунджи и соавт. (1985) показали, что присутствие кальция (как CaCl2) снижало активность полигалактуроназы на кальциевом пектате и на растительной ткани соответственно. Было предложено, что более высокие уровни кальция в тканях моркови, достигнутые либо путем вакуумной инфильтрации материала в ткань, либо путем полевых применений Ca(NO3)2, снижали скорость развития южной гнили (Punja et al., 1986). Предполагалось, что повышенные уровни кальция в тканях хозяина, присутствующие в основном в виде кальциевого пектата в средней ламелле клеточных стенок, могли сделать ткани более устойчивыми к действию болезни ферментов, разрушающих клеточную стенку (Punja et al., 1985).

Уровни Ca в перидерме и паренхимных тканях после применения Ca(NO3)2 и CaSO4 (поставляющих Ca в количестве 336 кг га-1) были значительно выше, чем в тканях, взятых с участков, не получавших дополнительного Ca (Punja et al., 1986). В песчаных, груботекстурных почвах с низкой катионной обменной емкостью применение соединений Ca было полезным для повышения обычно низких уровней Ca в тканях растений и снижения скорости развития южной гнили или ее заболеваемости. El-Tarabily et al. (1997) сообщили о значительном снижении заболеваемости морковью пятнистостью корней в почве, зараженной Pythium coloratum, путем внесения в почву 4000 или 8000 кг извести, тогда как внесение в ту же почву гипса в обеих дозах не оказало влияния на заболеваемость. Снижение заболеваемости пятнистостью корней было связано с увеличением pH почвы, что было связано с применением извести.

Роль Plasmodiophora brassicae как причины клубневой гнили была признана с тех пор, как патоген был описан в

### Таблица 6.1. Болезни растений, которые, как сообщается, уменьшаются при применении кальция

|  |  |  |  |  |
| --- | --- | --- | --- | --- |
| Растение | Болезнь | Патоген | Источник кальция | Источник |
| Яблоко | Гниль Alternaria | Alternaria spp. | Хлорид кальция | Biggs et al., 1993; Biggs, 1999; Boyd-ilson et al., 2014 |
|  | Горькая гниль | Colletotrichum spp. | Хлорид кальция и пропионат кальция | Biggs et al., 1993; Biggs, 1999; Boyd-ilson et al., 2014 |
|  | Гниль Botrytis | Botrytis cinerea | Хлорид кальция | Chardonnet et al., 2000; Conway et al., 1991 |
|  | Пятнистость листьев | Glomerella cingulata | Хлорид кальция | Lima et al., 2005; Yu et al., 2012; Conway et al., 1991 |
|  | Гниль Penicillium | Penicillium expansum | Ацетат кальция, карбонат кальция, цитрат кальция, пропионат кальция, силикат кальция и фторид кальция | Holb et al., 2012; Messenger et al., 2000a |
|  | Гниль корней | Phytophthora cinnamomi | Сульфат кальция | Unlisted source |
| Банан | Увядание Xanthomonas | Xanthomonas campestris pv. musacearum | Не указан | Atim et al., 2013 |
| Банксия | Отмирание Phytophthora | Phytophthora cinnamomi | Сульфат кальция | Stasikowski et al., 2014 |
| Базилик | Отмирание Phytophthora | Phytophthora cinnamomi | Сульфат кальция | Stasikowski et al., 2014 |
|  | Гниль корней | Colletotrichum musae | Хлорид кальция | Bastiaanse et al., 2010 |
|  | Серая плесень | Botrytis cinerea | Хлорид кальция | Yermiyahu et al., 2006 |
| Фасоль | Белая плесень | Sclerotinia sclerotiorum | Хлорид кальция и силикат кальция | David et al., 2019; Junior et al., 2010 |
| Брокколи | Клубневая гниль | Plasmodiophora brassicae | Карбонат кальция и гидроксид кальция | Campbell et al., 1985; Anderson et al., 1976 |
| Капуста | Клубневая гниль | Plasmodiophora brassicae | Карбонат кальция, гидроксид кальция и гранулят кальция | Fletcher et al., 1982; Anderson et al., 1976; Porth et al., 2003 |
| Морковь | Мягкая гниль | Pectobacterium carotovorum subsp. carotovorum | Нитрат кальция | Silva Felix et al., 2016 |
| Вишня | Южная гниль | Sclerotium rolfsii | Нитрат кальция | Prunja et al., 1986 |
| Цитрусовые | Черная корневая гниль | Berkeleyomyces basicola | Пропионат кальция | Prunja and Gaye, 1993 |
| Кофе | Серая плесень | Botrytis cinerea | Хлорид кальция, гидроксид кальция и нитрат кальция | Ippolito et al., 2005 |
|  | Корневая гниль Phytophthora | Phytophthora nicotianae | Оксид кальция и карбонат кальция | Campanella et al., 2002 |
|  | Пятнистость листьев Mycosphaerella | Mycosphaerella citri | Карбонат кальция | Mondal and Timmer, 2003 |
|  | Mycena citricolor | Mycena citricolor | Гидроксид кальция | Rao and Tewari, 19 |
| Огурец | Гниль корней | Pythium spp. | Карбонат кальция | Kao and Ko, 19 |
|  | Серая плесень | Botrytis cinerea | Сульфат кальция | Elad et al., 1993 |
| Баклажан | Серая плесень | Botrytis cinerea | Сульфат кальция | Elad et al., 1993 |
|  |  |  |  |  |
| Растение | Болезни | Патогены | Источники кальция | Источники |
| Имбирь | Бактериальная гниль | Ralstonia solanacearum | Хлорид кальция | Bil-aei et al., 2019 |
| Грейпфрут | Гниль Penicillium | Penicillium digitatum | Хлорид кальция | Droby et al., 1997 |
| Виноград | Мучнистая роса | Uncinula necator | Полисульфид кальция | Gadoury et al., 1994 |
| Серая плесень | Botrytis cinerea | Хлорид кальция и кальций EDTA | Igro et al., 2006; Chervin et al., 2009; Ciccarese et al., 2012 |  |
| Дуб каменный | Phytophthora | Phytophthora cinnamomi | Оксид кальция, карбонат кальция и пропионат кальция | Serrano et al., 2012 |
| Индийская горчица | Увядание | Alternaria brassicicola | Сульфат кальция | Kumar et al., 2015 |
| Локва | Антракнозная гниль | Colletotrichum acutatum | Хлорид кальция | Cao et al., 2008 |
| Дыня | Гниль плодов | Phytophthora nicotianae | Хлорид кальция | Lima et al., 1998 |
| Просо | Мучнистая роса | Sclerotinia sclerotiorum | Хлорид кальция | Geetha and Shetty, 2002 |
|  | Ризопусная гниль | Rhizopus stolonifer | Хлорид кальция | Qing and Slipping, 2000 |
|  | Phyllosticta | Phyllosticta capitalensis | Карбонат кальция | Angell, 1950; Rahman et al., 2009; Madani et al., 2014; Yoon et al., 2010 |
|  | Серая плесень | Botrytis cinerea | Оксид кальция, гидроксид кальция, карбонат кальция и цитрат кальция | Heyman et al., 2007 |
|  | Корневая гниль Aphanomyces | Aphanomyces euteiches | Карбонат кальция и сульфат кальция | Heyman et al., 2007 |
|  | Корневая гниль Fusarium | Fusarium spp. | Карбонат кальция, гидроксид кальция, пропионат кальция, силикат кальция и оксид кальция | Chittem et al., 2016; Biggs et al., 1994 |
| Персик | Канкер коры | Monilinia sp. | Хлорид кальция | Biggs et al., 1997; Conway et al., 1987; Elmer et al., 2007; Thomidis et al., 2007 |
| Арахис | Гниль бобов | Pythium myriotylum и Rhizoctonia solani | Сульфат кальция | Hallock and Garren, 1968; Walker and Csinos, 1980; Wilson and Walker, 1981 |
| Груша | Парша | Venturia inaequalis | Гидроксид кальция | Washington et al., 1998 |
| Перец | Огненная пятнистость | Erwinia amylovora | Хлорид кальция | Toselli et al., 2004 |
|  | Коричневая пятнистость | Stemphylium vesicarium | Хлорид кальция | Toselli et al., 2004 |
|  | Серая плесень | Botrytis cinerea | Хлорид кальция | Elad et al., 1993 |
|  | Гниль Alternaria | Alternaria alternata | Хлорид кальция | Zhang et al., 2005; Tian et al., 2006 |
|  | Серая плесень | Botrytis cinerea | Сульфат кальция | Laksmesha et al., 2005; Beru1ett, 2019 |
|  | Антракноз | Colletotrichum capsici | Хлорид кальция, нитрат кальция, кальций-аминокислотный хелат | Beru1ett, 2019 |
|  |  |  |  |  |
|  |  |  |  |  |
| Растение | Болезни | Патогены | Источники кальция | Источники |
| Картофель | Мягкая гниль | Pectobacterium carotovorum | Сульфат кальция | McGuire and Kelman, 1986; Tzeng et al., 1986 |
|  | Ранняя пятнистость | Alternaria solani | Хлорид кальция, цитрат кальция | Abou-El-Hasan et al., 2020 |
| Рис | Гниль листьев | Sarocladium oryzae | Сульфат кальция | Larasimhan et al., 1994 |
|  | Серая плесень | Botrytis cinerea | Хлорид кальция и сульфат кальция | Starkey and Pedersen, 1997; Rose Capdeville et al., 2005 |
|  |  |  | Карбонат кальция | Mudrcek and Muchovej, 1982 |
|  | Корневая гниль Sclerotium | Sclerotium spp. | Хлорид кальция, нитрат кальция и формиат кальция | Sugimoto et al., 2005; Sugimoto et al., 2008; Sugimoto, 2010 |
| Клубника | Серая плесень | Botrytis cinerea | Хлорид кальция | Hernandez-Munoz et al., 2006 |
|  | Корневая гниль Fusarium | Fusarium oxysporum | Карбонат кальция | Abd-El-Kareem et al., 2012 |
|  | Листовая пятнистость | Phomopsis obscurans | Хлорид кальция | Abd-El-Kareem et al., 2019 |
| Чай |  |  |  |  |
| Табак |  |  |  |  |
| Томат | Бактериальная пятнистость | Exobasidium vexans | Силикат кальция | Chandrasekhar et al., 2014 |
|  | Бактериальный увядание | Ralstonia solanacearum | Хлорид кальция | He et al., 2014 |
|  | Увядание | Fusarium oxysporum f. sp. lycopersici | Карбонат кальция и хлорид кальция | Carden, 1965; Edgington and Walker, 1958; Jones and Woltz, 1967; Standaert et al., 1973 |
|  | Мучнистая роса | Golovinomyces orontii | Хлорид кальция и нитрат кальция | Ehret et al., 2002 |
|  | Бактериальный рак | Clavibacter michiganensis subsp. michiganensis | Хлорид кальция | Berry et al., 1988 |
|  | Бактериальный увядание | Ralstonia solanacearum | Хлорид кальция и нитрат кальция | Yamazaki and Hollins, 1995; Jiang et al., 2013 |
| Виноград | Корневая гниль Phytophthora | Phytophthora nicotianae var. parasitica | Хлорид кальция и нитрат кальция | Deacon, 1997 |
| Пшеница | Полосатость Cephalosporium | Cephalosporium gramineum | Гидроксид кальция | Murray et al., 1992 |
|  | Корневая гниль Pythium | Pythium arrhenomanes |  |  |
|  | Мучнистая роса | Blumeria graminis f. sp. tritici |  |  |

с 1878 года (Woronin, 1934) и известкование почвы для контроля клубневой гнили практикуется более 200 лет. Применение гашеной извести (4,5 т га-1) дало pH 6,7 и адекватный контроль клубневой гнили в западном Вашингтоне, как и более низкие дозы извести плюс пентахлорнитробензол (PCNB) (Anderson et al., 1976). Fletcher et al. (1982) добились отличного контроля заболевания с помощью известняка, применяемого в количестве 20 т га-1 ежегодно в течение двух или трех лет на разных участках. В этом случае pH почвы повысился выше 7,4. Однократное применение 5-10 т га-1 на небольших экспериментальных участках в сильно зараженной зоне обеспечило почти полный контроль клубневой гнили брокколи на два или три года в долине Салинас, Калифорния (Campbell et al., 1985). В этот период pH почвы на известкованных участках составлял 6,5 или выше. Кроме того, предпосевное применение извести на участках в коммерческих полях с рассеянными очагами инфекции эффективно остановило заболевание в последующем урожае в долине Салинас (Campbell et al., 1985). Таким образом, pH почвы стал играть доминирующую роль в решениях о необходимости известкования и в оценках контроля клубневой гнили. Например, известкование может быть показано, если pH почвы меньше 6,8, что является общим руководством, используемым в долине Салинас. Желаемый целевой pH почвы часто указывается как 7,2 (Calhoun, 1958), но эта цифра может не подходить для всех почв. Например, в одном исследовании плохой контроль был достигнут при целевом pH 7,2 (Wellman, 1930), а в другом исследовании хороший контроль был достигнут при pH 6,7 (Campbell et al., 1985). Эти примеры свидетельствуют о роли других факторов, связанных с применением (форма извести и необходимость ежегодного добавления извести), взаимодействии P. brassicae и хозяина, а также плотности инфекции и экологических факторов, включая температуру, свет, влажность почвы и физические характеристики почвы (Collhoun, 1958). В некоторых случаях известкование является непостоянной или частично эффективной мерой, и не может быть исключительно полагаться на контроль заболевания, если известь не применяется в высоких дозах (Sherf, 1976). Эти высокие дозы могут быть неэкономичными или могут вызывать дефицит бора, железа или марганца. Таким образом, известкование является одной из нескольких мер контроля клубневой гнили в сочетании с устойчивостью хозяина (если она доступна), химической обработкой рассады или севооборотом и чистыми грядками, что подтверждается и другими исследованиями. Porth et al. (2003) оценили семь методов лечения, включая бор, PCNB и некоторые другие коммерческие питательные формулы для управления клубневой гнилью в китайской капусте (Brassica rapa subsp. pekinensis) в Массачусетсе. В этом повторном эксперименте на коммерческих фермах устойчивый сорт и растения, обработанные цианамидом кальция, показали наименьшее заболевание среди всех методов лечения.

Тяжесть фузариозного увядания (Fusarium oxysporum f. sp. lycopersici) у томатов уменьшалась по мере увеличения концентрации кальция в питательном растворе от 5 до 500 ppm (Edgington и Walker, 1958). Carden (1965) и Standaert et al. (1973) также обнаружили, что дефицит кальция способствовал развитию увядания томатов. Carden (1965) обнаружил, что у томатов, получавших нормальное количество кальция (200 мкг мл-1) до инфицирования с дополнительной дозой 1000 мкг мл-1 после инфицирования, тяжесть заболевания снизилась с 1,00 до 0,09, где 0 = здоровое растение, а 1 = сильно больное растение. Лечение также повысило уровень кальция в сосудистом соке с 13 мкг мл-1 у контрольных растений до 1081 мкг мл-1 у растений, получавших добавку кальция. Carden (1965) предположил, что заболевание уменьшилось, потому что кальций ингибирует активность полигалактуроназы, продуцируемой F. oxysporum f. sp. lycopersici. Jones и Woltz (1967) обнаружили в тепличных и полевых экспериментах с почвой, зараженной F. oxysporum f. sp. lycopersici, что добавление в почву гипса (CaSO4) не повышало pH почвы и не снижало частоту фузариозного увядания. В отличие от этого, содержание кальция в тканях растений, выращенных в почве, удобренной гашеной известью (Ca(OH)2), увеличивалось, и частота увядания снижалась.

Соли кальция, включая CaCl2 и Ca(NO3)2, значительно снижали количество колоний мучнистой росы (вызываемой Golovinomycetes orontii) на листьях томатов в исследовании Ehret et al. (2002). Это исследование также показало, что обработки солями кальция, которые были эффективны в серии с одним применением, были такими же эффективными, как и многократные применения. Хотя поверхностно-активное вещество само по себе значительно снижало количество колоний мучнистой росы, все комбинации солей кальция или солей кальция плюс элементарной серы значительно снижали количество колоний G. orontii по сравнению с обработкой только поверхностно-активным веществом, что ясно объясняет роль кальция в подавлении мучнистой росы на листьях томатов.

Члены рода Pythium присутствуют в сельскохозяйственных и лесных землях по всему миру и вызывают серьезные экономические потери у широкого круга хозяев. Kao и Ko (1986) обнаружили, что черная ножка огуречных рассад, вызванная Pythium splendens в искусственно зараженной почве, уменьшилась примерно на 50% после применения извести как в тепличных, так и в полевых испытаниях. Влияние кальция на восприимчивость ткани хозяина к патогену также определялось спорангиальной инкуляцией корней огурца, выращенных на почве, удобренной кальцием, и на неудобренной почве. Частота инфекции наблюдалась под стереомикроскопом после трехдневного периода инкубации. Кальций снизил частоту некроза на инфицированных корнях с 81 до 21% и уменьшил среднюю длину некротических поражений с 20 до 8 мм.

Тяжесть серой гнили (Botrytis cinerea) уменьшилась на 35-50% у огуречных рассад, выращенных в коммерческих полиэтиленовых туннелях, удобренных NPK, содержащим кальций. Обработки кальцием были эффективны при высокой относительной влажности на двух из четырех дат отбора проб. Обработки фунгицидами диэтофенкарбом и карбендазимом снизили серую гниль на 39 и 50% соответственно. В этом ### Перевод на русский язык:

Вторичное заражение стебля B. cinerea после обработки калием, фунгицидом или Ca уменьшилось на 50, 50 и 60% соответственно. Уменьшение серой плесени и увеличение урожайности баклажанов (Solanum melongena) были достигнуты путем добавления Ca в удобрение. Серая плесень перца (Capsicum annuum L.) уменьшилась на 50-60% при добавлении Ca, но урожайность перца не увеличилась (Elad et al., 1993). Однократное применение сульфата кальция или дигидрогенфосфата кальция (Ca(H2PO4)2) к растениям в теплице привело к значительному уменьшению серой плесени на перце и баклажанах, зараженных B. cinerea (Elad et al., 1993).

Кальций показал свою способность уменьшать тяжесть бактериального рака (Clavibacter michiganensis subsp. michiganensis) на томатах (Berry et al., 1988). Тяжесть заболевания оценивалась по 5-балльной шкале на основе степени увядания, где 0 = отсутствие признаков увядания, а 5 = растения в основном увядают или умирают. Томатные растения, выращенные с 0 ppm Ca, имели рейтинг заболевания 5, в то время как при 100 ppm Ca тяжесть заболевания уменьшилась до 3,6. Более высокие уровни Ca (200, 300 ppm) давали аналогичные результаты, показывая, что увеличение Ca выше 100 ppm не оказывало дополнительного эффекта на контроль заболевания.

Влияние применения CaO2 на развитие бактериального увядания (Ralstonia solanacearum) у томатных растений определялось путем инфицирования растений патогеном, после чего оценивалась тяжесть заболевания по 4-балльной шкале, где 0 = отсутствие симптомов, а 4 = мертвые растения (Yamazaki and Hoshina, 1995). В сорте томатов, высоко восприимчивом к патогену, никакие обработки Ca не смогли уменьшить симптомы, и все растения погибли через 14 дней. В умеренно устойчивом сорте низкие уровни Ca (0,4 мМ) имели индекс заболевания 4 (все мертвы) через 20 дней. Умеренные уровни Ca (4,4 мМ) уменьшили индекс заболевания до 2,0, а высокие уровни (20,4 мМ) — почти до 0 у растений умеренно устойчивого сорта.

Томатные растения были инфицированы Ralstonia solanacearum и выращивались в течение 30 дней (Qiang et al., 2013). Растения, получавшие 0,5 мМ Ca, предоставленного Ca(NO3)2, показали 100% тяжесть заболевания в течение 14 дней, в то время как 5 мМ Ca уменьшили тяжесть заболевания до 77,1%, а 25 мМ — до 56,8%. Это исследование также продемонстрировало корреляцию между уровнями Ca в растении и активностью пероксидазы и полифенолоксидазы. Уровни этих ферментов увеличиваются во время стресса и могут играть ключевые роли в защитной системе растения.

Pectobacterium carotovorum subsp. carotovora вызывает мягкую гниль у ряда культур, включая китайскую капусту (Brassica rapa subsp. pekinensis). Опрыскивание 0,15 г л-1 нитрата кальция уменьшило тяжесть заболевания на 48,5% (da Silva Felix et al., 2016). Применение хлорида кальция не уменьшило заболевание в условиях испытаний.

### Болезни бобовых

Арахис — уникальная бобовая культура, так как он производит цветы над землей и стручки (плоды) под поверхностью почвы. Из-за анатомического разделения мало питательных веществ переносится непосредственно от корней к стручкам. В период развития стручков (девять-двенадцать недель после посева) ткани подвержены различным экологическим нарушениям, вредителям и болезням. Два патогена (Pythium myriotylum и Rhizoctonia solani) являются важными причинами гнили стручков. Холлок и Гаррен (1968) продемонстрировали, что гипс, применяемый в высоких дозах (1030-3090 кг га-1) на сорте Virginia Bunch 46-2, уменьшал разрушение стручков в два-три года и увеличивал урожайность стручков и процент здоровых, зрелых семян. В течение всех трех лет исследования гипс увеличивал уровни Ca в стручках и уменьшал уровни калия. Уязвимость к патогенам разрушения стручков уменьшалась в стручках с содержанием Ca 0,20% и более (Hallock and Garren, 1968). Уокер и Космос (1980) сообщили о трехлетнем исследовании пяти сортов арахиса, выращиваемых в месте с низким уровнем почвенного Ca (356 кг га-1) и в месте с более высоким уровнем почвенного Ca (752 кг га-1), с добавлением гипса (0, 560, 1120 или 1680 кг га-1) в начале цветения. Гниль стручков не наблюдалась ни в одном сорте, получавшем любое из обработок в месте с высоким содержанием Ca. В месте с низким содержанием Ca тяжелая гниль стручков наблюдалась на участках, не получавших гипс, но тяжесть уменьшалась во всех сортах с увеличением дозы гипса. Значительные различия в гнили стручков и агрономических характеристиках были обнаружены среди сортов. Сорта с высокими требованиями к Ca были более восприимчивы к гнили стручков, чем сорта, менее зависимые от удобрения Ca (Hallock and Garren, 1968).

Доступность Ca для арахиса может влиять как на инфекцию Aspergillus flavus, так и на продукцию афлатоксина этим грибком в семенах. Применение Ca в определенных почвах может оказывать благоприятное воздействие на снижение загрязнения афлатоксином, особенно в песчаных почвах с дефицитом Ca (Wilson and Walker, 1981). Вилсон и Уокер (1981) применяли гипс (CaSO4·2H2O) в дозах, эквивалентных применению Ca в количестве 112, 224 и 336 кг га-1, и наблюдали колонизацию семян (зерна) на уровне 7,38, 4,06 и 3,25% соответственно, и соответствующее значительное снижение концентрации афлатоксина.

Развитие симптомов аномалии ствола сои, вызванной Sclerotium sp., значительно уменьшилось (P = 0,001), когда уровни Ca в надземных тканях увеличивались путем добавления CaCO3 в почву (Muchovej and Muchovej, 1982). Добавление MgCO3 в почву усиливало заболевание, предоставляя дополнительные доказательства того, что Ca играет роль в уменьшении симптомов аномалии ствола, так как Mg обычно оказывает ингибирующее воздействие на усвоение Ca. Добавление 0,4 мМ CaCl2 и/или CaNO3 уменьшило заболевание корневой гнилью, вызванной Phytophthora sojae, у соевых растений на 50%, тогда как 4 мМ этих солей полностью ингибировали развитие болезни (Sugimoto et al., 2005). Хотя более низкий уровень Ca (0,4 мМ) стимулировал рост патогена и продукцию зооспор in vitro, уровни 20 и 40 мМ уменьшили рост патогена, что указывает на косвенное влияние Ca на увеличение устойчивости хозяина при более низкой концентрации. Исследования с тем же взаимодействием хозяин-патоген показали, что Ca формиат (CaHCOOH) при 0,4 мМ уменьшил заболеваемость с 60 до менее 5% (Sugimoto et al., 2008). Поскольку этот уровень стимулировал мицелиальный рост, было предложено, что применение Ca действовало косвенно, усиливая устойчивость растений. Полевые применения 4 и 10 мМ Ca формиата уменьшили заболеваемость с 35,9 до 10,5% и 5,3% соответственно через 140 дней роста (Sugimoto et al., 2010). В следующем году заболеваемость уменьшилась с 52% до 26,7% с 4 мМ Ca формиата, до 21,7% с 10 мМ Ca формиата и до 31,7% с 10 мМ Ca нитрата. На другом участке с более низкой начальной заболеваемостью 11,7%, применение 4 мМ Ca формиата уменьшило заболеваемость до 7,5%, до 2,5% с 10 мМ Ca нитрата, и болезнь была полностью устранена с 10 мМ Ca формиата (Sugimoto et al., 2010).

Средняя высота растений и урожайность бобов увеличились с добавлением этих Ca соединений. Стебли растений, обработанных 10 мМ Ca формиата и Ca нитрата, имели повышенное содержание Ca в камбии и ксилемных тканях. Кристаллы, напоминающие Ca оксалат, наблюдались в некоторых областях, которые также показали полное ингибирование проникновения грибка.

Корневая гниль, вызванная Aphanomyces euteiches, у гороха уменьшилась в почвах, дополненных Ca (1,8 x 10-4 M г-1 почвы) в форме Ca карбоната или гипса (Heyman et al., 2007). Использовался индекс тяжести заболевания, где 0 = без симптомов и 100 = мертвое растение. Тяжесть заболевания уменьшилась с 80 до 11 с применением гипса без значительного изменения pH. Хотя применение Ca карбоната увеличило pH до 7,2, тяжесть заболевания уменьшилась только до 73. Эффект NaHCO3 (который уменьшает количество Ca в почве) увеличил тяжесть заболевания с 17 до 62 и увеличил pH с 7,6 до 8,7. Продукция зооспор уменьшилась в исследовании in vitro, когда патоген выращивался на среде, содержащей Ca хлорид на уровнях выше 0,01 мМ.

Осажденный карбонат кальция (PCC), также известный как известь, был испытан как лечение от фузариозной корневой гнили (вызванной многими видами Fusarium, включая Fusarium avenaceum и F. solani f. sp. pisi) у гороха. Полевые испытания были проведены для оценки эффекта различных доз PCC на оба патогена (Chittem et al., 2016). Различные уровни PCC применялись до 22,5 тонн на гектар. Самый высокий уровень Ca значительно уменьшил среднюю тяжесть корневой гнили с 17,6 до 3,9% у растений, инфицированных F. avenaceum, и с 16,4 до 5,4% у растений, инфицированных F. solani f. sp. pisi. Этот уровень добавки также повысил pH с 6,8 до 7,6. Дополнительные полевые эксперименты на участках в последующие годы показали, что уровни 33,8 тонн на гектар были еще более эффективны в уменьшении тяжести фузариозной корневой гнили (Chittem et al., 2016).

Болезни плодовых деревьев

Инфицирование саженцев авокадо Phytophthora cinnamomi в зараженной почве уменьшилось на 71% после добавления гипса (Messenger et al., 2000a). Однако саженцы авокадо, выращенные в почве, дополненной гипсом, и инфицированные суспензией спор P. cinnamomi, не были более устойчивыми, чем саженцы, выращенные в недополненной почве. Это указывает на то, что роль гипса не заключалась в индукции механизмов защиты хозяина в корнях, а скорее в каком-то взаимодействии с патогеном или микробиомом в почве. В последующем отчете Messenger et al. (2000b) та же группа исследователей показала, что продукция спорангиев P. cinnamomi, зарытых в почву авокадо, дополненную гипсом, на два дня уменьшилась на 74% в тепличных испытаниях. Почвенные экстракты из почвы, дополненной гипсом, уменьшили продукцию спорангиев in vitro. Мицелий, зарытый в недополненную почву, орошаемую растворами гипса, также производил меньше спорангиев. Эти результаты указывают на то, что механизм, с помощью которого добавка гипса в почву уменьшает заболевание, включает прямое воздействие на патоген.

Biggs et al. (1994) исследовали влияние Ca солей на рост и пектиновую ферментную активность Leucostoma persoonii и колонизацию веток персика этим патогеном. Из 20 испытанных солей четыре значительно уменьшили диаметр колонии (Ca пропионат, Ca гидроксид, Ca силикат и Ca оксид). Ca пропионат полностью подавил образование поражений на ветках, а некоторые другие соли значительно уменьшили размер поражений. Обработки Ca оксидом, Ca силикатом и Ca пропионатом уменьшили активность полигалактуроназы через семь и 15 дней.

Gadoury et al. (1994) сообщили об 80% уменьшении продукции аскоспор из клейстотеций Uncinula necator на винограде весной при воздействии сернистого известняка (Ca полисульфид) в течение 5 минут в лабораторных испытаниях, тогда как фунгицид динокап (2,6-динитро-4-октилфенилкротонаты и 2,4-динитро-6-октилфенилкротонаты) потребовал более часа для уменьшения количества аскоспор до того же уровня. Водные растворы сернистого известняка в концентрации 120 мл л-1, примененные в виде опорно-шпалерных опрыскиваний в количестве 2800 л га-1 (доставляющие сернистый известняк в концентрации 336 л га-1) на спящие виноградные лозы весной убивали клейстотеции U. necator на коре лоз и задерживали развитие эпидемий. ### Исправленный и переведенный текст:

\*\*Мучнистая роса.\*\* В виноградных испытаниях с межвидовым гибридным сортом Rosette, который высоко восприимчив к мучнистой росе, степень инфицирования плодов была снижена с 43,1% до 14,1% в 1986 году, с 4,6% до 0,1% в 1988 году и с 41,4% до 27,2% в 1989 году благодаря однократной эрадикационной обработке известково-серной смесью. Обработка более устойчивого сорта Vitis labrusca Concord той же смесью снизила степень мучнистой росы с 30,8% до 0,3% в 1988 году (Gadoury et al., 1994). Поскольку эффекты Ca и S не исследовались независимо, невозможно определить вклад S в эти результаты.

\*\*Фитофторозный корневой гниль\*\*, вызванный Phytophthora nicotianae, является серьезным и широко распространенным заболеванием горького апельсина в Европе и большинстве цитрусовых регионов мира. Из 10 исследованных солей Ca на их эффективность против патогена in vitro и in vivo, CaO и CaCO3 значительно снизили вес мицелия и производство и жизнеспособность зооспор. Другие соли Ca также значительно снизили плотность инфекции патогена в почве или корневой инфекции (Campanella et al., 2002).

\*\*Псевдотеции и аскоспоры Mycosphaerella citri\*\*, производимые на инфицированных листьях, являются основным средством распространения патогена и основным источником инфекции, вызывающим вторичное инфицирование цитрусовых листьев. В лабораторных экспериментах Mondal и Turner (2003) наблюдали 90% снижение производства псевдотециев и аскоспор после обработки листьев комбинацией мочевины и CaCO3 или доломита. Скорость применения CaCO3 или доломита также отрицательно коррелировала с количеством дней до производства псевдотециев и аскоспор, а также с инцидентом и плотностью псевдотециев. Применение CaCO3 или доломита вместе с мочевиной может быть полезным в интегрированной программе управления жирными пятнами за счет снижения источника инфекции.

\*\*Хлорид кальция\*\* также показал эффективность в лечении грушевых деревьев, инфицированных Erwinia amylovora и Stemphylium vesicarium, вызывающих огненный рак и коричневое пятно соответственно. Горшки поливали растворами CaCl2 до достижения проводимости 8,3 мС см-1. Эта добавка снизила длину некроза огненного рака и инфекцию листьев коричневым пятном на 50% через 5 недель после инфицирования по сравнению с контролем (Toselli et al., 2004).

\*\*Инцидентность увядания Ксантомонаса (Xanthomonas campestris pv. musacearum)\*\* в банане (Musa x paradisiaca) была снижена путем увеличения концентрации Ca в тканевой культуре с 12 мг л-1 до 241 мг л-1 (Atim et al., 2013). Инцидентность заболевания была снижена с 73% до 40% в сорте Kayinja, симптомы были отложены, и смерть растений также была отложена до 22 дней вместо 14 дней в среде с низким содержанием Ca.

\*\*Горькая гниль\*\*, вызванная Colletotrichum acutatum, в яблоках была снижена с помощью CaCl2 при 20 мг мл-1 Ca, что уменьшило диаметр поражений с 15,1 мм до 10,6 мм (Boyd-Wilson et al., 2014). Использование CaCl2 также показало аддитивный эффект с некоторыми биоконтрольными дрожжами, такими как Rhodosporidium diobovatum, что еще больше уменьшило размер поражений до 6,4 мм. Карбонат кальция не уменьшил размер поражений, но улучшил эффективность R. diobovatum, что привело к диаметру поражений 8,6 мм. Поскольку эти исследования не разделяли роль Cl от Ca, трудно приписать заслугу одному иону над другим. Для получения дополнительной информации о возможном вкладе Cl см. Главу 13.

\*\*Заболевания полевых культур\*\*

Экстракты из листьев весеннего сорта канолы показали ингибирующую активность полигалактуроназы, вырабатываемой высоковирулентным изолятом патогена черной ножки, Leptosphaeria maculans. Полигалактуроназная ингибирующая активность, присутствующая в экстрактах семядолей и листьев, была доказана как результат действия двухвалентного катиона, поскольку она не была затронута автоклавированием или протеазным расщеплением, но была снижена при хелатировании с EDTA. Уровни кальция в экстрактах листьев различных сортов положительно коррелировали с уровнем полигалактуроназной ингибирующей активности и устойчивостью сортов к L. maculans (Annis и Goodwin, 1997). Кроме того, Hammond и Lewis (1986) обнаружили, что уровни Ca, но не уровни хлора, фосфора, калия, серы, кремния или натрия, увеличивались, когда расширение поражений уменьшалось во время инфекции стеблей канолы высоковирулентным изолятом L. maculans.

В клубнях картофеля степень мягкой гнили, вызванной Pectobacterium atrosepticum, была обратно пропорциональна содержанию Ca в клубнях (McGuire и Kelman, 1984). Добавление Ca было более эффективным, чем Mg или K, в предотвращении размягчения тканей. Более высокая концентрация Ca в питательном растворе увеличивала уровень Ca в клубнях и количество галактуроновой кислоты в клеточных стенках (McGuire и Kelman, 1986). Это привело к увеличению образования кальциевого пектата. Распределение Ca внутри клубней картофеля может быть очень неравномерным; перидермальная область может содержать до пяти раз больше Ca, чем медуллярная ткань, и примерно в два раза больше, чем сосудистая ткань (McGuire и Kelman, 1986). Когда применялись CaO и Ca(NO3)2, поглощение Ca сортом Russet Burbank увеличилось с 0,057% до 0,277% сухого веса в кожуре и с 0,011% до 0,063% в медулле (McGuire и Kelman, 1984). Это увеличение содержания Ca в клубнях коррелировало с уменьшением площади поверхности, пораженной с 43,5% до 19,4%. Хотя эффективность различных источников Ca в повышении концентрации Ca в клубнях и снижении восприимчивости к бактериальной мягкой гнили в конкретной пробе клубней может варьироваться от года к году, Tzeng et al. (1986) сообщили о содержании и почве. Результаты от применения CaSO4 к картофелю в полевых условиях.

Alternaria solani, вызывающая раннюю фитофторозную гниль картофеля, была уменьшена при листовой обработке хлоридом кальция и цитратом кальция в гелевой формулировке (Abou-El-Hassan et al., 2020). Растения были опрысканы дважды лечением через 45 и 60 дней после посадки. Заболеваемость была уменьшена на 55,5% при использовании гелевых опрыскиваний хлоридом кальция и на 43,0% при использовании геля цитрата кальция.

Бактериальная гниль имбиря, вызванная Ralstonia solanacearum, была уменьшена на 100% при почвенных добавках 4% хлорида кальция (Bhai et al., 2019). Этот уровень обработки также смог подавить рост бактерий in vitro.

Болезни тропических культур

Гидроксид кальция был распылен на царапины кофейных листьев в концентрациях 0,04, 0,08 или 0,1 мг см-2, после чего листья были инфицированы геммами Mycena dendrocola (Rao и Tewari, 1988). Количество и диаметр поражений значительно уменьшились, и распространение поражений замедлилось на всех уровнях, при этом развитие поражений было полностью подавлено при применении 0,1 мг см-2. Сканирующая электронная микроскопия показала множество кристаллов оксалата кальция на поражениях на листьях, опрысканных Ca(OH)2. Это указывало на то, что механизм действия Ca(OH)2 в контроле заболевания заключается в нейтрализации оксаловой кислоты, выделяемой патогеном (Rao и Tewari, 1988). Angell (1950) сообщил, что известкование паровой почвы уменьшило гниль всходов, вызванную P. ultimum, у маковых растений.

Болезни тенелюбивых деревьев

Деревья кизила очень восприимчивы к антракнозу, вызванному Discula destructiva. Саженцы выращивались в горшках, в которые добавлялись удобрения в количестве 0, 50, 100 и 200% стандартных норм кальция (Holzmueller et al., 2007). Горшки были размещены вокруг инфицированных деревьев для обеспечения источника инфекции, и оценка заболевания определялась каждые две недели (0 = мертвый до 5 = без инфекции) в течение 6 месяцев. Норма 100% кальция значительно уменьшила симптомы антракноза с шестой недели и далее, тогда как нормы 50 и 200% не оказали заметного эффекта.

Дуб каменный подвержен Phytophthora cinnamomi, и применение кальция изучалось для уменьшения заболевания. In vitro кальциевый оксид и кальциевый карбонат уменьшили производство спорангиев на 100% и почти на 100% соответственно (Serrano et al., 2012). Кальциевый оксид также очень эффективно уменьшил средний радиальный рост через 3 дня с 29 мм до 5 мм. Предполагалось, что уменьшение мицелиального роста было вызвано увеличением pH в результате применения CaO, а не токсичностью иона. Хлорид кальция значительно ингибировал производство зооспор примерно на 65%. Почвы, улучшенные кальциевым оксидом, кальциевым карбонатом и кальциевым пропионатом, показали уменьшение листовых симптомов на 50% и корневых симптомов на 25%.

Phytophthora cinnamomi вызывает отмирание у многих видов, включая кустарник Banksia leptophylla. Шестимесячные саженцы были высажены в песок с 0, 3, 10 или 30 ммоль CaSO4.2H2O кг-1 песка (Stasikowski et al., 2014). Песок был инфицирован с помощью деревянных пробок, взятых из инфицированных сосен. Растения, получившие самые высокие уровни обработки кальцием вместе с самыми высокими нормами фолиарного фосфита, имели 100% выживаемость, по сравнению с 53% при использовании только фосфита и 8,3% при использовании только кальция. Когда CaSO4 был опрыскан дважды, за 72 часа до инфицирования и через 72 часа после инфицирования суспензией конидий Alternaria brassicicola, диаметр листовых пятен на индийской горчице через 50 дней уменьшился с 7,0 (контроль) до 5,4, 5,1 и 3,5 при применении 0,5, 1,0 и 1,5% CaSO4 соответственно (Kumar et al., 2015).

Болезни пряностей и трав

Растения паприки выращивались гидропонно, и различные соединения кальция добавлялись в питательный раствор (Yoon et al., 2010). Саженцы были инфицированы суспензией конидий 1 x 106 конидий Botrytis cinerea мл-1. Через месяц растения без обработки имели 66,7% заболеваемости, те, которым добавляли оксид кальция, не имели симптомов, тогда как гидроксид кальция и карбонат кальция уменьшили заболеваемость до 20%. Нитрат кальция только уменьшил заболеваемость до 60%. Все эти соединения показали уменьшение мицелиального роста in vitro.

Применение фолиарных опрыскиваний CaCl2 (1%) каждые 15 дней на листья чайных растений привело к уменьшению тяжести пузырчатой ржавчины, вызванной Exobasidium vexans, на 71% (Chandra et al., 2014). Заболевание оценивалось по шкале от 0 = без заболевания до 9 = более 50% листовой площади инфицировано. Растения, получившие фолиарное опрыскивание, также имели более высокие уровни фенолов (1000 мкг г-1 ткани вместо 902). Концентрации ферментов защиты также были выше, включая пероксидазы (PO), полифенолоксидазу (PPO), фенилаланин-аммония-лиазу (PAL) и β-1,3-глюканазу. PO и PPO участвуют в биосинтезе лигнина и других фенолов, PAL используется для синтеза фенолов, фитоалексинов и лигнинов. β-1,3-глюканаза может непосредственно воздействовать на глюкан, присутствующий в клеточных стенках грибов. Уровни оксида азота также были повышены. Это соединение считается ключевым сигнальным молекулой в системной приобретенной резистентности (Chandra et al., 2014).

Эффекты твердых кальциевых добавок различных размеров частиц на популяцию Ralstonia solanacearum были изучены. Количество бактерий составляло 1,7 x 104 КОЕ в почве с 1% CaCO3 (0-1 мм). ### Перевод на русский язык

Яблоки также могут эффективно снижаться с помощью применения Ca. Требуется специальный метод применения, так как концентрация Ca, необходимая для значительного снижения послеуборочного гниения яблок и картофельных клубней, обычно выше, чем то, что можно достичь с помощью стандартных удобрений. Хотя почвы могут содержать достаточные уровни Ca, большая часть того, что поглощается растениями, распределяется по листьям. Кальций, нанесенный непосредственно на яблоки на дереве, может увеличить содержание Ca в плодах, но погружение яблок в растворы солей Ca более эффективно, а вакуумная или давленческая инфильтрация превосходит погружение. Абсорбция Ca яблочными плодами после доуборочных опрыскиваний или послеуборочных обработок варьируется в зависимости от сорта, зрелости и проницаемости кожуры. Хотя Ca, применяемый после сбора урожая, предположительно попадает в плод в основном через чечевички (Betts и Bramlage, 1977), трещины в кутикуле или эпидермисе также могут быть важными путями, особенно когда плод собирается поздно в сезон. Исследование золотых делишес, собранных на разных уровнях зрелости, показало прямую связь между поглощением Ca, ингибированием гниения и временем сбора урожая (Conway и Sams, 1983). McGuire и Kelman (1984) обнаружили, что Ca(NO3)2 более эффективен, чем CaCl2, CaSO4 или Ca глюконат в увеличении содержания Ca в кожуре ткани с помощью давленческой инфильтрации. Увеличение концентрации Ca в медулле с 0,02 до 0,63% снизило процент поверхности, пораженной Pectobacterium carotovorum subsp. atrosepticum (ранее E. carotovora subsp. atroseptica), с 93 до 15%, когда клубни хранились в течение 60 часов в туманной камере для имитации условий, которые могут развиваться в хранилищах.

В исследовании влияния трех солей (CaCl2, Ca пропионат и Ca силикат) на два грибка горькой гнили яблок (C. gloeosporioides и C. acutatum) ни одна из солей не оказала влияния на прорастание конидий, но CaCl2 и Ca пропионат ингибировали рост герминативных трубок на 41 и 50% соответственно при концентрации Ca 1000 мг/л (Biggs, 1999). Все три соли Ca снизили сухую массу грибка в жидкой культуре. Три еженедельных применения разбавленных растворов Ca в период развития плодов в поле привели к меньшей заболеваемости горькой гнилью по сравнению с контролем. Эти эксперименты показали, что соли Ca оказывали подавляющее действие на патогены горькой гнили и могли быть использованы в качестве части программы управления болезнями.

Эксперименты с физиологическим расстройством горькой ямки яблок в Австралии и Новой Зеландии показали, что вакуумная или давленческая инфильтрация CaCl2 превосходит погружение (Scott и Wills, 1979). Однако исследования развития горькой ямки показали, что Ca может играть вторичную роль в развитии болезни (Saure, 1996). Основным фактором, вызывающим горькую ямку, было сообщено о высоких уровнях гиббереллина (GA) в конце сезона. Повышенный GA мог увеличить проницаемость клеточных мембран в плодах рядом с сосудистыми пучками, что привело к повышенной чувствительности клеток плода к послеуборочному водному стрессу, который после сбора урожая мог вызвать дефицит Ca, повысив восприимчивость плода. Внешне примененные ингибиторы роста или антагонисты эндогенного GA, связанные с созреванием (например, этилен и абсцизовая кислота), снижали восприимчивость к горькой ямке независимо от Ca, антагонизируя эффект GA.

Conway и др. (1991) проводили давленческую инфильтрацию яблочных плодов в трех отдельных сезонах роста, а затем инфицировали их Glomerella cingulata, Penicillium expansum и B. cinerea. Концентрация Ca была отрицательно коррелирована с гниением, вызванным этими патогенами, во всех тестах. Гниение, вызванное G. cingulata, было снижено на 70%, гниение, вызванное B. cinerea, было снижено на 50%, а гниение, вызванное P. expansum, было снижено на 37%. Таким образом, индуцированное Ca снижение послеуборочных грибковых патогенов было широкоспектрным. CaCl2 также оказался эффективным против инфекции яблочных плодов сорта Nittany от Alternaria (Biggs и др., 1993). Восемь двухнедельных сезонных применений CaCl2 (1,27 г/л) с последующей послеуборочной обработкой погружением снизили заболеваемость альтернариозом с 61% в контрольных плодах до 5% в обработанных плодах.

Несмотря на доказанную эффективность солей Ca в подавлении послеуборочных грибковых патогенов, значительная изменчивость была отмечена среди изолятов B. cinerea (Grindle, 1979). Это наблюдение подтвердилось в исследовании Chardonnet и др. (2000), в котором использовались три изолята B. cinerea, один из гниющих яблок и два других из винограда. Инфильтрация Ca снизила гниение, вызванное всеми тремя изолятами в яблоках, но степень снижения варьировалась, и площадь гниения уменьшалась до одной трети или одной пятой от контроля, в зависимости от использованного изолята. Количество CaCl2, обеспечивающее максимальное ингибирование мицелиального роста и полигалактуроназной активности различных изолятов, варьировалось от 1 до 4 г/л и от 1 до 16 г/л. Wisniewski и др. (1995) исследовали влияние солей Ca и Mg на B. cinerea и P. expansum in vitro и на биоконтрольную активность двух изолятов дрожжей Candida oleophila. Увеличение концентраций CaCl2 (25-175 мМ) привело к снижению прорастания спор и роста герминативных трубок обоих патогенов, тогда как MgCl2 не оказал никакого эффекта, что указывает на то, что катион Ca, а не анион Cl, был ответственен за ингибирование. Пектинолитическая активность сырого фермента, полученного из культурной среды обоих патогенов, также была ингибирована 25-175 мМ CaCl2. Активность одного из биоконтрольных дрожжей была усилена добавлением 90 или 180 мМ CaCl2; этот результат, по-видимому, был обусловлен аддитивным эффектом ингибирования прорастания спор и метаболизма патогена Ca и способностью дрожжей. ### Исправленный и переведенный текст:

Способность дрожжей поддерживать нормальный метаболизм в присутствии токсичных уровней Ca (Wisniewski et al., 1995).

Punja и Gaye (1993) достигли значительного снижения черной корневой гнили, вызванной Berkleymyces basicola, когда искусственно поврежденные и инфицированные корни моркови или ломтики корней были погружены в 0,05 или 0,1 М раствор либо Ca-пропионата, либо калия сорбата в течение 2 минут, по сравнению со стандартным лечением гипохлоритом натрия (с концентрацией хлора 100 мкг мл-1). Лечение, примененное к тканям моркови в течение 24 часов после инфицирования, обеспечило значительно более высокий уровень снижения заболевания, чем те, которые были применены непосредственно перед инфицированием. Оба Ca-пропионата и гипохлорита натрия были значительно более эффективны при низком pH, чем при более высоком pH.

Эффективность биоконтрольного агента Pichia membranifaciens против Rhizopus rot нектарина увеличилась, когда суспензии спор были дополнены 2% CaCl2 (Qing и Shiping, 2000). Частота заболевания и диаметр поражений на фруктах, обработанных 2% CaCl2 плюс дрожжами, были значительно ниже, чем на фруктах, обработанных водой и дрожжами при низких концентрациях спор.

Частота зеленой плесени, вызванной Penicillium digitatum, на поверхности ран грейпфрутов снизилась на 43-52% после применения 68 или 136 мМ CaO2 (Droby et al., 1997). Эффективность биологического контрольного агента P. guilliermondii штамм US-7 (107 клеток мл-1) увеличилась почти в девять раз, когда он был взвешен в растворе CaCl2 по сравнению с его эффективностью при взвешивании в воде.

Повышение содержания Ca в мякоти персиков путем постсборочной инфильтрации под давлением с 2 и 4% CaCl2 привело к снижению площади гниения на 40 и 60% соответственно по сравнению с контролем после инфицирования суспензией конидий Monilinia fructicola (Conway et al., 1987). Другое исследование показало, что несколько солей Ca значительно снизили рост M. fructicola на обогащенной картофельной декстрозе агаре через семь дней (Biggs et al., 1997). Фунгальная полигалактуроназная активность также была ингибирована всеми испытанными солями, за исключением двухосновного фосфата кальция и кальция тартрата. Наибольшее ингибирование полигалактуроназы наблюдалось с Ca-пропионатом, за которым следовали Ca-сульфат, трехосновный фосфат кальция, кальция глюконат и кальция сукцинат. Все испытанные соли снизили тяжесть коричневой гнили, когда инфицирование было применено в локализованной точке к поврежденным фруктам, которые были погружены в раствор, содержащий Ca в концентрации 1200 мг л-1.

Частота и тяжесть боковой гнили груш Бос, вызванной Cadophora malorum, снизилась на фруктах с деревьев, обработанных распылением CaCl2 в течение сезона роста (Sugar et al., 1991). Деревья обрабатывались каждые две недели, начиная с раннего июля, в общей сложности три раза CaCl2 в концентрации 1,2, 3,6 или 6,0 г л-1 Ca. Зрелые фрукты после сбора были инфицированы различными концентрациями спор, за которыми следовало три месяца хранения при 0°C. Значительное снижение площади поражений было получено при всех использованных концентрациях по сравнению с контролем.

Washington и др. (1998) получили 41% снижение плодовой парши и 83% снижение листовой парши груши, применяя от шести до десяти распылений 2% гашеной извести от зеленого кончика до лета. Когда гашеная известь применялась с распылениями флусилазола, было получено лучшее снижение частоты заболевания, что привело к 89% увеличению урожая фруктов по сравнению с контролем. Этот результат предполагает, что гашеная известь может быть включена в распылительные графики с фунгицидами для снижения использования фунгицидов в садах.

Фрукты дыни сорта Валенсиана, предварительно поврежденные, были погружены в растворы каждой из четырех солей Ca (CaO2, CaSO4, CaCO3 и Ca(NO3)2) при 11°0 Ca. После высыхания на воздухе фрукты были инфицированы изолятом Phomopsis theicola-fructicola. Из четырех испытанных солей CaO2 снизил заболевание на 66% на обработанных растениях по сравнению с контролем (Lima et al., 1998).

Расстройство водянистости может вызвать значительные экономические потери в чувствительных сортах канталупы, таких как Талма. В культуре перлита и каменной ваты 98% фруктов показали это расстройство в мякоти в Ca-дефицитных обработках, тогда как только 16,5 и 28,7% фруктов были поражены в Ca-обработанных (4,0 ммоль л-1 раствора фертигации) перлите и каменной вате соответственно (Madrid et al., 2004). Этот результат указывает на то, что Ca-обработка может эффективно снижать расстройства фруктов канталупы.

Коричневая гниль, вызванная M. fructicola, была снижена в персиках с использованием CaCl2, примененного до сбора урожая (Elmer et al., 2007). Были испытаны различные графики распыления, наиболее эффективным из которых было применение 50 мл до 100 мл, что снизило количество фруктов, показывающих признаки гниения в момент сбора урожая, на 50% (с более чем 20% до менее чем 10%). Фрукты с деревьев, обработанных Ca, также показали меньшую частоту гниения после четырех недель хранения при 2 до -10°C.

Было показано, что погружение в Ca-хлорид эффективно снижает коричневую гниль, вызванную Monilinia laxa, на персиках. Погружение фруктов в 2 г/л в течение 30 минут снизило тяжесть с 36,36% до 15,28% (Thomidis et al., 2007). Частота коричневой гнили не была значительно снижена при досборочных применениях в поле, но CaCl2 показал прямой ингибирующий эффект на мицелиальный рост M. laxa. Авторы предположили, что результаты погружения могут быть связаны с прямой токсичностью Ca, а не с повышенной устойчивостью фруктов.

Груши в хранилище подвержены различным заболеваниям, включая серую плесень, вызванную B. cinerea (Zhang et al., 2005). Cryptococcus laurentii сообщается как хороший биоконтрольный дрожжевой агент против нескольких грибковых заболеваний. Активность C. laurentii против B. cinerea на грушах увеличивалась при добавлении 2% CaCl2. Когда концентрация дрожжей была 107 КОЕ мл-1, добавление CaCl2 значительно снижало частоту заболевания по сравнению с контролем. Гниль плодов может также быть вызвана Monilinia fructigena. Применение 90 г/л CaO2 перед сбором урожая (Holb et al., 2012) показало, что это снижает распространение болезни после 6 месяцев с 11,1% до 3,6%. Кальций также показал эффективность в снижении распространения патогена на соседние плоды.

Биоконтрольный агент C. laurentii также эффективен в борьбе с синей плесенью, вызванной Penicillium expansum, а также с серой плесенью на яблоках (Yu et al., 2012). Комбинирование его с применением Ca показало лучшее снижение заболевания, чем любое из лечений по отдельности. Для изучения влияния времени применения растворы CaO2 и дрожжей применялись за 2 и 24 часа до инфицирования патогеном. Лечение за 2 часа не оказало влияния на заболеваемость, тогда как лечение за 24 часа снизило заболеваемость P. expansum на 38% и B. cinerea на 61,5% через 4 дня. Это показывает, что увеличенная устойчивость наступает, когда растение имеет время для усвоения Ca. Уровни пероксидазы увеличивались раньше при лечении комбинированными дрожжами и Ca, что указывает на более быструю защитную реакцию.

Burkholderia cepacia — грамнегативная бактерия, которая может использоваться как биоконтроль против антракноза, вызванного C. gloeosporioides на папайе. Было обнаружено, что добавление CaO2 и хитозана вместе с биоконтрольным агентом полностью снижало тяжесть заболевания до 0% через 18 дней (Rahman et al., 2009). Компоненты по отдельности были менее эффективны, с тяжестью заболевания 74,6% при 0,75% хитозана, 78,8% при 1 x 10^9 CFU/ml B. cepacia и 39,2% при 3,0% CaO2.

Эффект предсборочных применений CaO2 на антракноз, вызванный Colletotrichum gloeosporioides на папайе, также был изучен (Madani et al., 2014). Применение раствора 1,5% CaO2 перед сбором урожая снизило заболеваемость через 21 день с 100% до 8,8%. Было также отмечено увеличение содержания Ca в плодах, что ингибировало развитие поражений, снижало прорастание спор, уменьшало пореобразование и задерживало начало заболевания.

Ca был полезен в улучшении действия P. membranifaciens против антракноза плодов лонгана, вызванного C. acutatum (Cao et al., 2008). Через шесть дней после инфицирования плодов 100 мкл либо 2% Ca хлорида, либо 1 x 10^8 CFU/ml P. membranifaciens или смеси, содержащей оба, заболеваемость и диаметр поражений были значительно снижены. Оба Ca и биоконтрольный агент независимо снижали заболевание, но были более эффективны, когда применялись вместе. Уровни хутиназы и β-1,3-глюканазы в растении также увеличивались по тем же тенденциям. Эти ферменты указывают на усиленные защитные реакции растения. Эти результаты показывают, что лечения ингибировали патоген и увеличивали защиту растения от инфекции.

Корончатая гниль — это заболевание бананов (Musa acuminata AAA, сорт Grande Naine, Cavendish), вызванное в основном грибковыми патогенами, включая Colletotrichum musae (Bastiaanse et al., 2010). Candida oleophila, штамм антагонистических дрожжей, может использоваться как биоконтроль для этого заболевания. Применение хлорида кальция улучшало эффективность биоконтроля дрожжей, хотя Ca само по себе не оказывало прямого влияния на заболевание. Биоконтрольная активность дрожжей, измеренная как снижение внутренних некротических поверхностей, составляла 26% и увеличивалась до 42% с добавлением 2% хлорида кальция (w/v). Дрожжи наиболее сильно снижали размер поражений (на 53%) там, где Ca добавлялся одновременно, и плоды помещались в модифицированную атмосферу в полиэтиленовых пакетах (Bastiaanse et al., 2010).

Хлорид кальция был протестирован на способность контролировать серую гниль, вызванную B. cinerea, на столовом винограде. Раствор 1% был применен дважды: один раз и за три месяца до сбора урожая (Nigro et al., 2006). Полевая гниль снизилась с 63,5% до 22,5% по сравнению с контролем. В другом испытании виноград, получивший 1% CaCl2 за 21 и 5 дней до сбора урожая, был помещен на хранение на 1 месяц при 0°C, за которым следовали 5 дней при 20°C. Заболеваемость гнилью в плодах, обработанных CaCl2, снизилась на 54,8% по сравнению с контролем.

Предсборочные применения 1% хлорида кальция снизили послесборочную заболеваемость серой гнилью на столовом винограде с 15% в контроле до 10% (Chervin et al., 2009). Применения проводились четыре раза между завязыванием плодов и сбором урожая, затем плоды хранились в холодном хранилище в течение 6 недель.

### Исправленный и переведенный текст:

Помещенные при комнатной температуре на 24 часа. Добавление 16% этанола вместе с 1% Ca хлоридом снизило случаи серой плесени до 50%.

Применения Ca EDTA были исследованы для контроля серой плесени на столовом винограде (Ciccarese et al., 2012). Обработки были наиболее эффективны, когда применялись между завязыванием плодов и созреванием. Опрыскивание листьев снизило тяжесть заболевания после сбора урожая с 65,53% до 36,99% при применении до созревания и до 48,73% при позднем опрыскивании после созревания. Применения до созревания привели к более высоким уровням Ca в тканях, что привело к увеличению устойчивости к повреждениям в ягодах. Ранние применения увеличили защиту растения, тогда как применения после созревания ингибировали патоген напрямую.

Ряд соединений Ca был протестирован на их эффективность в снижении B. cinerea на сладких вишнях. Плоды были повреждены, и 20 мкл соли (1%) было добавлено к месту повреждения. Через 2 часа плоды были инкулированы 20 мкл суспензии спор B. cinerea (5 x 10^4) (Alpolitto et al., 2005). По сравнению с водным контролем, CaCl2, CaOH2 и CaNO3 снизили процент гнилых плодов. Кальцитрин ацетат, CaCO3, кальций глюконат, кальций пантотенат и кальций пропионат не значительно снизили заболевание. Хлорид кальция имел наибольший эффект и был далее протестирован на его эффект вместе с Aureobasidium pullulans, известным биоконтрольным агентом против B. cinerea. Они были применены к плодам после сбора урожая отдельно и вместе. Плоды хранились при 0°C в течение 15 дней и инкубировались при комнатной температуре (20°C) в течение 7 дней перед оценкой. Оба обработки вместе показали синергетический эффект и снизили количество гнилых плодов на 70%. Этот синергизм не наблюдался, когда та же комбинация была применена за неделю до сбора урожая, что указывает на прямое воздействие на патоген. Частота заболевания была снижена примерно на 50% по сравнению с контролем для всех обработок (дрожжи отдельно, хлорид кальция отдельно или комбинация), примененных за неделю до сбора урожая.

Кальций глюконат был исследован как возможное антимикробное покрытие для клубники. Погружение в раствор 1% кальция глюконата в течение 5 минут значительно снизило частоту серой плесени с 91 до 61% (Hernandez-Munoz et al., 2006). Ягоды также стали тверже, что указывает на то, что заболевание может быть снижено за счет увеличения их механической устойчивости.

Как CaCl2, так и CaSiO3 были применены к бобовым растениям в дозе 300 мг/л через 45 дней после появления всходов для контроля белой плесени, вызванной S. sclerotiorum (Citu et al., 2010). Это снизило индекс тяжести заболевания с 43,3% до 27,8% с CaCl2 и до 30,4% с CaSiO3 и не оказало влияния на урожай. Обработки были протестированы вместе с фунгицидом Fluazinam, который снизил тяжесть заболевания до 11,9% и увеличил урожай на 31%.

Плоды капсикума были повреждены иглой диаметром 1 мм и погружены в различные концентрации CaCl2 (100-2000 ppm) в течение 20 минут (Laksminarayana et al., 2005). Затем повреждения были инкулированы 6 мкл суспензии конидий Colletotrichum capsici (10^6) (Dippia et al., 2005). Плоды в 1000 ppm CaCl2 смогли контролировать 80% заболевания.

### Механизмы воздействия кальция на растительные заболевания

#### Структура почвы

Присутствие Ca в почве увеличивает флоккуляцию (Baver, 1928) и, следовательно, уменьшает уровень уплотнения почвы, что может снизить частоту заболеваний. Эффект уплотнения был показан на гороховых растениях, инкулированных F. oxysporum и F. solani. Растения были посажены в почвы без физического уплотнения (1,2 г см^-3), умеренного уплотнения (1,4 г см^-3) и сильного уплотнения (1,6 г см^-3) (Tu, 1994). Тяжесть корневой гнили была оценена от 0 (без симптомов) до 9 (81-100% заболевания) и составила 3,2 в неуплотненной почве, 4,2 в умеренно уплотненной почве и 3,6 в сильно уплотненной почве.

#### Структурная защита растений

Поскольку Ca является нормальным компонентом клеточной стенки и средней пластинки растений, связь между ионами Ca и клеточной стенкой частично объясняет увеличенную устойчивость к инвазии некоторыми микроорганизмами, индуцированную Ca. Кальций, будучи двухвалентным катионом, имеет способность соединять два галактуроната через их карбоксилатные группы. В клеточной стенке ионы Ca связываются с пектином (Conway et al., 1991), который состоит из цепи остатков полигалактуроновой кислоты с вставками рамнозы, вызывающими резкие изгибы в цепи (Preston, 1979). Результирующая сгруппированная конфигурация цепи полигалактуроновой кислоты позволяет пространства для вставки катионов. Все такие пространства могут быть заполнены, так как связывание одного иона вызывает выравнивание цепи, которое облегчает связывание следующего иона (Grant et al., 1973). Катионные мостики между пектиновыми кислотами или между пектиновыми кислотами и другими кислыми полисахаридами затрудняют доступность к ферментам, вызывающим размягчение, производимым патогеном, а также к гидролитическим ферментам, которые вызывают гниение, вызванное грибковыми или бактериальными патогенами. Ионы кальция также влияют на деградацию пектиновых веществ, либо ингибируя, либо стимулируя пектиновый фермент, в зависимости от природы фермента и концентрации (Atallah and Nagel, 1977; Bauscher et al., 1979; Bird and Archer, 1977; Hancock and Stangellini, 1968). Кальций ингибирует активность полигалактуроназы при относительно низких концентрациях. Это наблюдение поддерживается...

Данные свидетельствуют о том, что хелатирующие агенты катионов, такие как ЭДТА или оксалиновая кислота, усиливают действие полигалактуроназы на пектиновые субстраты (Bateman и Basham, 1976; Bauscher et al., 1979). В отличие от этого, пектатлиаза стимулируется CaO2 в низких концентрациях (2 x 10-5 до 2 x 10-1) (Bateman и Basham, 1976). Кроме того, связывание белков с полисахаридами через фенольные и Ca-мостики оказывает укрепляющее влияние на клеточные стенки. Механическая прочность клеточной стенки, определяемая растяжимостью клеточной стенки, увеличивалась при добавлении Ca (Kratzke, 1988). Кальций также связывает анионные группы всех мембран, образуя мостики между структурными компонентами, особенно фосфолипидами и белками, поддерживая тем самым селективную проницаемость, структурную целостность и клеточную компартментализацию (Blowers et al., 1988; Legge et al., 1992; Pooviah и Reddy, 1987; Roux и Slocum, 1982). Стресс-индуцированные утечки клеток, вызванные либо дефицитом кислорода, либо повреждением от замораживания (Kratzke, 1988), также могут быть предотвращены или обращены вспять при лечении Ca, и дыхание значительно снижается в тканях, пропитанных Ca, по сравнению с непропитанными тканями (Arteca, 1982). Таким образом, устойчивость растений к некоторым патогенным микроорганизмам была связана с высоким содержанием Ca в питании или высоким содержанием Ca в устойчивых тканях.

Conway и Sams (1984) выяснили возможные механизмы, с помощью которых послесборная обработка Ca снижает гниение в яблоках. Поскольку ионы Ca не снижали рост грибков in vitro и не было снижения роста, когда P. expansum выращивался на соке, извлеченном из фруктов, обработанных Ca, в их исследовании, они пришли к выводу, что эффект Ca в снижении гниения косвенный и что для этого эффекта необходим целый фрукт. Более правдоподобное объяснение роли Ca в снижении гниения в хранящихся фруктах заключается в том, что он может стабилизировать или укреплять клеточные стенки фруктов, делая их более устойчивыми к гниению ферментами грибков. Поскольку фрукты, обработанные Ca, остаются твердыми дольше, чем фрукты с низким содержанием Ca (Bengerth et al., 1972), возможно, что Ca может предотвратить пектиновые ферменты от разрушения пектина (Faust, 1974). Кальций, введенный послесборной обработкой, инкорпорируется в клеточную стенку таким же образом, как и нативный Ca, чтобы сопротивляться разрушению ферментами, естественно присутствующими в фруктах, а также ферментами, производимыми грибковыми патогенами (Wieneke, 1980). Хотя фрукты в условиях хранения с низким содержанием O2 и фрукты, пропитанные Ca, сохраняют одинаковую твердость, последние могут лучше сопротивляться гниению. Возможно, нативные пектиновые ферменты фруктов не функционируют или их синтез снижен при низком содержании O2, тогда как химический состав фруктов, пропитанных Ca, может измениться, чтобы обеспечить лучшую устойчивость к гниению ферментами грибков.

Применение кальция также увеличивало твердость фруктов, таких как яблоки (Wójcik et al., 2009; Alandes et al., 2006), персики (Sohail et al., 2013) и томаты (Senevirathna и Daudasekera, 2010). Пионы, обработанные трижды 4% хлоридом кальция, требовали на 18% больше усилий для разрыва у основания их стеблей, чем растения из контрольной группы, обработанные водой (Li et al., 2012).

Помимо этого основного механизма действия Ca, элемент также может способствовать развитию других специфичных для хозяина барьеров против микробного вторжения или размножения микробов в хозяине. Tzeng et al. (1986) показали, что удобрение Ca приводило к увеличению сетчатости поверхности картофельных клубней. Клубни с хорошо развитой сетчатостью имели больше слоев перидермальных клеток (в среднем 13,6) по сравнению с клубнями с гладкой кожей (в среднем 9,1). Сила разрыва перидермы (измеренная с помощью универсального испытательного инструмента Instron) для клубней с хорошо развитой сетчатостью была значительно выше, чем для клубней с гладкой кожей и низким содержанием Ca. Предположительно, более толстая перидерма могла увеличить устойчивость к повреждениям и уменьшить пути для вторжения микробов, таких как бактерии, вызывающие мягкую гниль.

Альтернативно, Ca показал, что он способствует развитию заболевания Xylella fastidiosa, бактериального фитопатогена, который образует биопленки в сосудах ксилемы, через улучшение образования биопленок, подвижности, прикрепления к поверхности и агрегации клеток, так как Ca присутствует в ксилеме растений (Oliver et al., 2014; Cruz et al., 2012; Chen и De La Fuente, 2020). Присутствие Ca показало, что оно транскрипционно регулирует гены, участвующие в патогенности Xylella fastidiosa (Parker et al., 2015; Parker et al., 2016; Chen и De La Fuente, 2020).

Химические и ферментативные защиты

Исследования нескольких систем хозяин-паразит предоставили убедительные доказательства того, что Ca также может играть ключевую роль в передаче сигналов во время защитных реакций растений (Bush, 1995; Ishihara et al., 1996; Mahady и Beecher, 1994; Messiaen и Van Cutsem, 1994; Zimmermann et al., 1997). Celli et al. (1997) сообщили, что защитная реакция томатных клеток против грибка Fulvia fulva (syn. Cladosporium fulvum) инициируется связыванием грибковых элициторов с рецепторами на плазматической мембране хозяина, за которым следует серия биохимических реакций, вызывающих временное увеличение уровня цитозольного Ca через специфический канал Ca плазматической мембраны. Кальций-модулируемые белки, такие как кальмодулин и кальмодулин-подобные доменные киназы, способны как улавливать увеличение концентрации свободного Ca в цитоплазме, так и вызывать изменения в клеточном метаболизме, включая накопление фитоалексина. Dmitriev et al. (1996) продемонстрировали, что Ca может действовать как вторичный посредник в регуляции синтеза фитоалексина в клетках лука, культивируемых с биотическим элицитором, полученным из B. cinerea. Подобные наблюдения были сделаны Schwacke и др.

Исправленный и переведенный текст:

И Hager (1992) и Atkinson et al. (1990) с культивированными клетками ели и табака соответственно.

Активность целлюлазы была снижена в плодах перца, которые были погружены в 1000 ppm CaCl2 и инфицированы C. capsici (Lakshmesha et al., 2005). Через 13 дней хранения необработанные инфицированные плоды имели 1100 μg m1-1 активности целлюлазы, тогда как активность этого фермента составляла всего 350 μg m1-1 в обработанных плодах.

Груши, обработанные 2% CaO2 и инфицированные A. alternata, имели более высокие уровни β-1,3-глюканазы, PPO, PAL и пероксидазы (POD), чем необработанный контроль (Tian et al., 2006). β-1,3-глюканаза может гидролизовать основные компоненты клеточных стенок грибов, полифенолоксидаза может превращать фенолы в антимикробные фенолы, пероксидаза используется в синтезе лигнина, а фенилаланин аммония лиаза может производить фенолы, фитоалексины и лигнины. Увеличение этих четырех ферментов указывает на более сильные защитные реакции растений. Более высокие уровни POD и PPO также были обнаружены в томатах, инфицированных R. solanacearum, которые выращивались в среде с высоким содержанием Ca (Giang et al., 2013). Листья чая, инфицированные пузырчатой пятнистостью и обработанные 1% CaO2, также показали более высокую активность POD, PPO, PAL и β-1,3-глюканазы (Chandra et al., 2014).

Активность липоксигеназы была ниже в яблоках с более высоким содержанием Ca (Sharma et al., 2012). Этот фермент может разрушать линоленовую кислоту, что может ослабить клеточную стенку и снизить защитные свойства растений. Активность пектиназы также уменьшалась с добавлением Ca в различных растениях, включая табак (He et al., 2014) и яблоки (Wisniewski et al., 1995). Это, вероятно, связано с тем, что ионы Ca связывают пектин и делают его менее доступным для пектиназы, как описано ранее.

Сообщалось, что производство этилена увеличивалось в семенах пшеницы, выращенных в питательном растворе с более высоким содержанием Ca (Zielinska и Michniewicz, 2001) и инфицированных Fusarium culmorum. Другие исследования наблюдали противоположный эффект. Volpin и Elad (1991) исследовали розы, инфицированные Botrytis cinerea, и сообщили, что Ca снижает производство этилена. Пост-уборочные применения хлорида кальция на томаты также привели к более низким уровням производства этилена (Senevirathna и Daudesekera, 2010). В обоих этих взаимодействиях растений и микробов более высокие уровни этилена приводили к большему инфицированию.

Прямые антимикробные эффекты

Добавление Ca в почву снижало производство зооспор P. cinnamomi (Messenger et al., 2000). Добавление 1% карбоната кальция, нитрата кальция или гипса значительно снижало количество зооспор на мл почвы с 3301 в контроле до 980, 1077 и 682 соответственно. Добавки не оказывали значительного влияния на pH, который оставался между 6.0 и 6.9.

Соли кальция, такие как пропионат и сорбат, которые часто используются как противогрибковые средства против хранилищных плесеней, возможно, ингибируют болезнетворные грибы через тот же механизм, хотя только немногие исследования оценивали их потенциал (Al-Zaemey et al., 1993). Например, сорбиновая кислота и ее соли изменяют клеточные мембраны и клеточные транспортные функции, ингибируют синтез РНК, ДНК и белков и ферменты, участвующие в метаболических процессах. Сорбиновая кислота также может разъединять окислительные фосфорилирования в митохондриях (Sofas et al., 1986). Пропионат также используется для снижения развития плесени в выпечке и хлебе, в зернах и в сене (Punja и Gaye, 1993).

Кальций также может ингибировать грибковые токсины или делать их неактивными. Punja и Jenkins (1984a, 1984b) показали, что добавление Ca в среду роста Sclerotium rolfsii приводило к заметному увеличению производства нерастворимых кристаллов кальция оксалата. Образование этих кристаллов происходило за счет связывания щавелевой кислоты, производимой грибом, экзогенным кальцием. Аналогичные результаты были получены Rao и Tewari (1988) после опрыскивания Ca(OH)2 на кофейные листья, инфицированные Mycena citricolor. Авторы предположили, что механизм контроля заболевания заключается в нейтрализации щавелевой кислоты, выделяемой патогеном.

Двойные эффекты извести в обеспечении Ca для питания и увеличении pH почвы с его множественными эффектами на доступность микроэлементов не всегда были легко разделимы. Многие исследователи сообщали о связи увеличения pH почвы с уменьшением заболеваний за счет применения содержащих Ca соединений (El-Tarabily et al., 1997; Fletcher et al., 1982; Murray et al., 1992). При более высоком pH патогенные микробы лишаются своих необходимых микроэлементов, таких как Fe и B, тогда как актиномицеты и бактерии размножаются очень быстро, и некоторые из них могут быть антагонистичными к патогенным микробам.

Усиление биологического контроля

С целью установления биологического контроля послеуборочных заболеваний фруктов и овощей как многообещающей альтернативы использованию синтетических фунгицидов, многие успешные исследования были проведены для усиления эффективности биоконтрольных агентов с добавлением Ca (Droby et al., 1997; Wisniewski et al., 1995). Механизмы, с помощью которых эффективность биоконтрольных агентов улучшается за счет Ca, все еще нуждаются в выяснении. Однако из соответствующих отчетов очевидно, что Ca может ингибировать прорастание конидий некоторых патогенов и влиять на их метаболические процессы. С другой стороны, биологические контрольные агенты имеют способность преодолевать эффект Ca, и их рост может быть стимулирован.

Еще один возможный механизм, с помощью которого кальций (Ca) может повысить эффективность биологических средств контроля, заключается в уменьшении накопления реактивных форм кислорода. Два биоконтрольных дрожжа, P. membrn11ifncienasn и Oebaryomycesh a11se11wiie, были выращены в среде без Ca и с добавлением 1 и 5 мМ CaCl2 (An et al., 2011). Затем их поместили в горячую водяную баню, а затем определили их жизнеспособность. Оба дрожжа были более устойчивы к тепловому стрессу, когда выращивались в среде, содержащей Ca. Эти обработки также имели более низкие уровни реактивных форм кислорода, что привело бы к меньшему окислительному повреждению клеток.

Заключения

Из большого количества опубликованных отчетов ясно, что Ca играет важную роль в минеральном питании растений и способен подавлять развитие многих заболеваний. Из-за разнообразия культур и их специальных требований к минеральному питанию, а также разнообразия групп патогенов, невозможно сделать общий вывод и рекомендацию по использованию Ca для защиты культур как от болезней, так и от физиологических расстройств. Оптимальный уровень Ca для обеспечения его эффективности в управлении болезнями должен быть установлен для каждого взаимодействия культуры и патогена. Из опубликованной литературы ясно, что многие болезни, в основном вызванные Botrytis, Colletotrichum, Penicillium и Phytophthora, постоянно снижались за счет поставки Ca растениям из различных источников, таких как CaCl2, CaSO4 и CaCOa (Таблица 6.1). Использование Ca, особенно для контроля послеуборочных заболеваний, привлекает большее внимание в связи с уменьшением количества фунгицидов, доступных на рынке, и опасениями по поводу их остатков в пище и природе. Повышение устойчивости органов хранения к гниению путем повышения концентрации Ca в тканях усиливает врожденные механизмы устойчивости, так как Ca увеличивает их устойчивость к гидролитическим ферментам, стабилизируя клеточные стенки и клеточные мембраны растений. Применение Ca для контроля заболеваний растений будет хорошо подходить для определенных культур, позволяя потенциально снизить использование фунгицидов и улучшить качество и урожайность культур.