



ISSN 1727-1320 (Print),
ISSN 2308-6459 (Online)

ВЕСТНИК ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ

PLANT PROTECTION NEWS

2023 TOM 106 ВЫПУСК 2
 VOLUME ISSUE



Санкт-Петербург
St. Petersburg, Russia

КЛАССИФИКАЦИЯ И МЕХАНИЗМ ДЕЙСТВИЯ ХИМИЧЕСКИХ ФУНГИЦИДОВ, ПРИМЕНЯЕМЫХ ДЛЯ ЗАЩИТЫ ЗЕРНОВЫХ КУЛЬТУР ОТ БОЛЕЗНЕЙ В БЕЛАРУСИ

Н.А. Крупенько

Институт защиты растений, аг. Прилуки, Беларусь

e-mail: krupenko_natalya@mail.ru

Зерновые культуры широко возделываются в Беларуси и составляют более 35% от всех посевных площадей, а ежегодное поражение комплексом фитопатогенов обуславливает повсеместное использование химических средств для защиты посевов. Так, на зерновых культурах для предпосевной обработки семян разрешен 61 препарат, а для защиты от болезней в период вегетации – 100. В состав применяемых в республике препаратов для защиты зерновых культур входят действующие вещества из 11 химических классов: фениламины, метилбензимидазолкарбаматы, арил-фенил-кетоны, карбоксамиды (SDHI), стробилурины (QoI), анилопиримидины, азафталины, фенилпирролы, азолы (DMI), амины (морфолины), дитиокарбаматы. Знание их классификации и механизма действия позволяет ориентироваться в многообразии средств защиты растений и выбирать препараты, соответствующие складывающейся фитопатологической ситуации, динамике развития патологического процесса, гидротермическим условиям и др. В статье представлены данные о классификации действующих веществ по подвижности в растении (контактные и проникающие – локальные, акропетальные, системные) и характеру действия на патологический процесс (защитные, лечебные, искореняющие). Рассмотрена также современная классификация фунгицидов по химическому строению, механизму и мишеням действия, спектру активности в отношении фитопатогенных организмов.

Ключевые слова: механизм действия, фунгициды, химические классы, действующее вещество, зерновые культуры

Поступила в редакцию: 20.02.2023

Принята к печати: 27.06.2023

Зерновые культуры относятся к числу наиболее широко возделываемых в Беларуси и составляют более 35% от всех посевных площадей. Гидротермические условия республики характеризуются умеренно теплыми температурами летом, поэтому посевы зерновых культур ежегодно поражаются комплексом болезней вегетативных и генеративных органов (Крупенько, 2022; Буга, 2013). Химический метод, будучи наиболее оперативным и эффективным, широко применяется в стране для защиты посевов зерновых культур от болезней. На начало 2023 г. для этих целей в стране разрешены для применения 61 препарат для предпосевной обработки семян и 100 – для применения в период вегетации, в состав которых входят действующие вещества из 11 химических классов.

Для построения эффективной системы защиты зерновых культур от болезней первостепенное значение имеет знание основных особенностей действующих веществ и их принадлежности к химическим классам. Это позволяет выбрать подходящие по механизму действия препараты, исходя из фитопатологической ситуации в конкретном агроценозе, динамики развития патологического процесса, погодных условий и др.

В статье представлен обзор эффективности и механизмов действия фунгицидов, широко используемых в Беларуси. Для удобства изложения в данной работе под словом «фунгицид» мы имеем в виду действующее вещество, обладающее действием в отношении фитопатогенов.

Классификация фунгицидов по признаку мобильности в растении

Согласно классификации, предложенной R. Latin (2011), фунгициды делятся на контактные и проникающие в растение (рис. 1).

Другая классификация разделяет фунгициды на контактные и системные, причем в последней группе выделяют локально системные и системные (Baibakova et al., 2019; Mueller, 2006). По нашему мнению, такое разграничение является очень упрощенным и не учитывает особенностей перемещения молекул в растениях, что затрудняет анализ данных литературы и понимание характера действия фунгицидов, поскольку при таком подходе к группе системных действующих веществ относятся передвигающиеся акропетально и базипетально.

В силу особенностей физико-химического строения **контактные** фунгициды после нанесения на растение не проникают внутрь. Они действуют на споры фитопатогена при непосредственном контакте с ними, нарушая прорастание и развитие ростковых трубочек, но не оказывают влияния на мицелий гриба, т.е. на уже зараженные растительные ткани (Caffi, Rossi, 2018). Продолжительность их действия напрямую зависит от погодных условий, так как, например, в условиях повышенного выпадения осадков может произойти смывание соединений с поверхности растений, а под действием ультрафиолетового излучения контактные фунгициды разрушаются. На вновь появившихся после обработки листьев контактные фунгициды

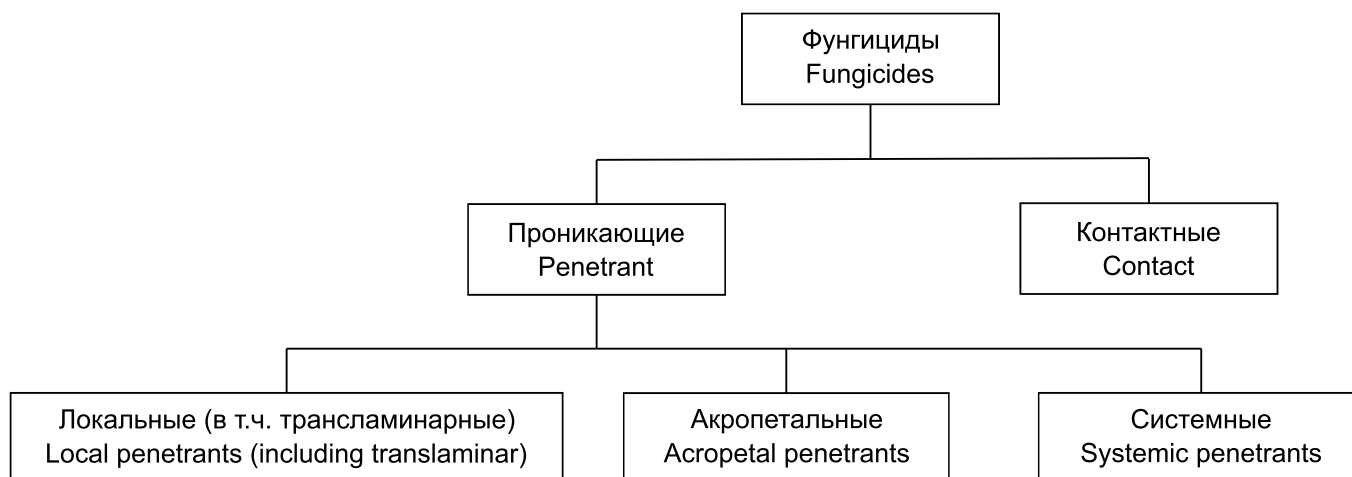


Рисунок 1. Классификация фунгицидов по подвижности в растении (по Latin, 2011)

Figure 1. Classification of fungicides based on their mobility in plants (according to Latin, 2011)

отсутствуют. В таких условиях для обеспечения высокой эффективности необходимы повторные обработки растений. Контактные фунгициды обладают широким спектром действия, т.е. влияют одновременно на несколько биохимических реакций в клетках грибов (мультисайтовая активность).

Проникающие фунгициды после нанесения на поверхность растения способны преодолевать его защитные барьеры (восковой слой кутикулы) и абсорбироваться в нижележащие ткани. Как правило, такие соединения нарушают функционирование одного биохимического пути в грибной клетке. Проникающие в растение фунгициды в зависимости от степени подвижности и направления движения разделяются на:

- *локальные* (по другой классификации их называют локально системными) – такие фунгициды проникают в восковой слой кутикулы, т.к. за счет своих физико-химических свойств имеют высокое сродство к нему. В основном действующее вещество остается в восковом слое, однако некоторая его часть способна к ограниченному (локальному) движению. В группу локальных соединений относят также *трансламинарные* фунгициды: они способны

перемещаться на противоположную от места нанесения сторону листа;

- *акропетальные* (иногда их называют ксилемно-подвижными) – соединения, которые движутся в растении по градиенту водного потенциала, т.е. акропетально (вверх);

- *системные* (их еще называют флоэмно-подвижными) – фунгициды, движущиеся в растении как по градиенту водного потенциала (акропетально), так и по градиенту сахаров (базипетально). Иными словами, это группа соединений с истинно системными свойствами. Среди действующих веществ, используемых для защиты зерновых культур от болезней, нет соединений с такими свойствами. Самыми известными системными веществами являются фосфоновые кислоты (производные фосфористой кислоты), в частности, фосэтил алюминия, который используется в защите растений от *Oomycetes*.

Некоторые фунгициды проявляют активность в газовой среде. После обработки они проникают в восковой слой кутикулы, из которого могут испаряться, перемещаться в газовой среде, а затем вновь проникать в восковой слой кутикулы (Caffi, Rossi, 2018).

Классификация фунгицидов в зависимости от характера действия на патологический процесс

Патологический процесс развития гриба в клетке растения условно делится на следующие стадии: 1) прорастание спор с последующим проникновением мицелия в ткани растения; 2) рост мицелия гриба внутри тканей листа; 3) формирование новых спор после успешного заражения тканей растения. Соответственно в зависимости от действия фунгицидов на конкретный этап патологического процесса их делят на несколько групп (Balba, 2007; Caffi, Rossi, 2018).

Защитные (превентивные, профилактические) фунгициды предотвращают прорастание спор на поверхности растения, поэтому эффективны в самом начале патологического процесса. Такие фунгициды необходимо применять профилактически (превентивно), до заражения.

Лечебные (куративные, терапевтические, постинфекционные) фунгициды подавляют рост мицелия гриба после его проникновения в ткани листа. Такие действующие вещества способны останавливать инфекционный процесс даже спустя несколько дней после его начала, они препятствуют формированию пятен.

Искореняющие (постинфекционные) фунгициды останавливают споруляцию патогена на уже сформированных пятнах, препятствуя образованию новых спор либо снижают их жизнеспособность. Другими словами, искореняющие фунгициды увеличивают продолжительность латентного периода (от заражения до формирования спороношения) и укорачивают контагиозность (период, когда пятна продолжают продуцировать споры, соответственно эпифитотический процесс продолжается).

Классификация фунгицидов по механизму действия

В зависимости от того, на какие биохимические реакции действуют фунгициды, их классифицируют на несколько групп. Наиболее полные и актуальные сведения по механизму действия фунгицидов представлены

организацией FRAC (Fungicide resistance action committee). Основные химические классы действующих веществ, входящих в состав изучаемых препаратов, и их характеристики представлены в таблице.

Таблица 1. Классификация и механизм действия действующих веществ фунгицидов, применяемых на зерновых культурах (FRAC Code List, 2022)

№ п/п	Класс	Химическая группа	Действующее вещество	Механизм действия	
				биохимическая реакция	мишень действия
1.	Фениламида	ацилаланины	металаксил металаксил-М (=мефеноксам)	метаболизм нуклеиновых кислот	РНК-полимераза
2.	Метилбензимидазолкарбаматы (МБК)	бензимидазолы	карбендазим тиабендазол	цитоскелет	сборка β -тубулина при митозе
3.		тиофанаты	тиофанат-метил		
3.	Арил-фенил-кетоны	бензофеноны	метрафенон		функционирование актина/миозина/фибрина
4.	Карбоксамиды (SDHI – ингибиторы сукцинатдегидрогеназы)	оксатиин-карбоксамиды	карбоксин	дыхание	комплекс II: сукцинатдегидрогеназа
		пиразол-4-карбоксамиды	бензовиндифлупир		
			бикафен		
	изопиразам				
	пентиопирад				
		пидифлуметофен			
		седаксан			
		флукаспироксад			
		пиридинил-этилбензамиды	флуопирам		
5.	Стробилурины (QoI – ингибиторы переноса хинона на внешнюю мембрану митохондрий)	метокси-акрилаты	азоксистробин крезоксим-метил	синтез аминокислот и белков	комплекс III: цитохром bc1 (убихинол оксидаза)
		метокси-карбаматы	пикоксистробин		
		оксимино-ацетаты	пираклостробин		
		дигидро-диоксазины	флуоксастробин		
6.	Анилопиримидины	анилопиримидины	ципродинил		биосинтез метионина
7.	Азанафталины	квиназолиноны	проквиназид	передача клеточного сигнала	передача клеточного сигнала MAP/гистидин-киназа в передаче осмотического сигнала
8.	Фенилпирролы	фенилпирролы	флудиоксонил		
9.	Азолы (DMI – ингибиторы деметилирования)	имидазолы	имазалил	биосинтез стерола в мембранах	C14-деметилирование в биосинтезе стерола
			прохлораз		
			дифенконазол		
		метконазол			
		мефентрифлуконазол			
		пропиконазол			
		тебуконазол			
		триадименол			
		триадимефон			
		тригиконазол			
		флутриафол			
		ципроконазол			
		эпоксиконазол			
	триазолинтионы	протиоконазол			
10.	Амины («морфолины»)	морфолины	фенпропиморф		Δ^{14} редуктаза и $\Delta^8 \rightarrow \Delta^7$ изомераза в биосинтезе стерола
		пиперидины	фенпропидин		
		спирокетал-амины	спироксамин		
11.	Дитиокарбаматы	карбаматы	тирам	мультисайтовая активность	мультисайтовая контактная активность

Table 1. Classification and mode of action of fungicides applied for cereal crops protection in Belarus

No	Group name	Chemical group	Active ingredient	Mode of action			
				biochemical pathway	target site		
1.	Phenylamides	acylalanines	metalaxyl metalaxyl-M (=mefenoxam)	nucleic acids metabolism	RNA polymerase		
2.	Methyl Benzimidazole Carbamates	benzimidazoles	carbendazim thiabendazole	cytoskeleton	β -tubulin polymerization during mitosis		
3.	Aryl-phenyl-ketones	thiophanates benzophenone	thiophanate-methyl metrafenone			actin/myosin/fimbrin function	
4.	Succinate-Dehydrogenase Inhibitors	oxathiin-carboxamides	carboxin benzovindiflupir bixafen isopyrazam penthiopyrad pydiflumetofen sedaxane fluxapyroxad	respiration	complex II: succinate-dehydrogenase		
		pyridinyl-ethyl-benzamides	fluopyram				
5.	Quinone Outside Inhibitors	methoxy-acrylates methoxy-carbamates oximino-acetates dihydro-dioxazines	azoxystrobin kresoxim-methyl pyoxystrobin pyraclostrobin fluoxastrobin		complex III: cytochrome bc1 (ubiquinol oxidase)		
6.	Anilino-pyrimidines	anilino-pyrimidines	cyprodinil	amino acids synthesis	methionine biosynthesis		
7.	Azanaphthalenes	quinazolinone	proquinazid	signal transduction	signal transduction		
8.	Phenylpyrroles	phenylpyrroles	fludioxonil	signal transduction	MAP/Histidine-Kinase in osmotic signal transduction		
9.	Demethylation Inhibitors	imidazoles	imazalil prochloraz	sterol biosynthesis in membranes	C14-demethylase in sterol biosynthesis		
		triazoles	difenoconazole metconazole mefentrifluconazole propiconazole tebuconazole triadimenol triadimefon triticonazole flutriafol cyproconazole epoxiconazole				
		triazolinthiones	prothioconazole				
10.	Amines («morpholines»)	morpholines piperidines spiroketal-amines	fenpropimorph fenpropidin spiroxamine				Δ^{14} -reductase and $\Delta^8 \rightarrow \Delta^7$ -isomerase in sterol biosynthesis
11.	Dithiocarbamates	dithiocarbamates	thiram			multi-site activity	multi-site contact activity

1. **Фенилами́ды (PhenylAmides – PA-фунгициды)** – класс фунгицидов лечащего, защитного и искореняющего действия, которые характеризуются достаточно высокой растворимостью в воде. Это обуславливает их хорошее проникновение через корни растений, а также подвижность по ксилеме (акропетальное перемещение) (Попов, 2003). Фенилами́ды обладают специфической активностью в отношении грибов из класса *Oomycetes* (на зерновых – видов *Globisporangium* (ранее – *Pythium*), которые вызывают питиозную корневую гниль).

Механизм действия заключается в ингибировании РНК-полимеразы, что нарушает синтез рибосомальной РНК (рРНК) (Fisher, Hayes, 1982).

Недостаток рРНК вследствие действия фунгицидов в конечном счете ингибирует синтез белков, необходимых для нормальной жизнедеятельности клеток, что приводит к их гибели. Следовательно, фенилами́ды наиболее эффективны в постинфекционные стадии развития фитопатогенов и активны в отношении роста мицелия. Однако действующие вещества из данного класса не предотвращают прорастание спор или конидий, формирование зооспор, а

также проникновение мицелия в растение, так как в этот период не ощущается недостатка в РНК. В то же время фениламины ингибируют формирование спор, т.е. обладают антиспорулянтным действием.

Фунгициды данного класса используются в составе протравителей семян, так как обладают хорошей подвижностью при проникновении через корни, а также длительным действием.

В зависимости от химического строения класс делится на 3 группы, из которых для защиты зерновых культур используются действующие вещества из группы **ациланинов** – металаксил и его оптический изомер металаксил-М (=мефеноксам).

2. **Метилбензимидазолкарбаматы** (МБК) – это класс системных фунгицидов защитного и лечебного действия (Davidse, 1986), которые перемещаются в растениях акропетально (Chatrath et al., 1972). Они ингибируют клеточное деление (митоз) за счет связывания с β -тубулином, который является основным компонентом микротрубочек. Это нарушает клеточное деление, рост клеток и вызывает их гибель (Vela-Corgia et al., 2017). Описанный механизм действия блокирует сборку микротрубочек и микрососудов, которые необходимы для линейного роста гиф, поэтому растущий мицелий более чувствителен к МБК по сравнению со спорами (Тютюрев, 2010).

Фунгициды из класса МБК действуют на *Ascomycetes* и *Basidiomycetes*, но обладают низкой эффективностью отношении *Oomycetes*, что обусловлено небольшим количеством тубулина у данной группы организмов.

Данный класс подразделяется на 2 группы – **бензимидазолы** (карбендазим) и **тиофанаты** (тиофанат-метил). Механизм действия тиофанат-метила аналогичен бензимидазолу, поскольку он в биологических средах превращается в карбендазим.

3. **Арил-фенил-кетоны** – химический класс ароматических кетонов, которые используются преимущественно для защиты от мучнистой росы. Данный класс нарушает функционирование цитоскелета, что препятствует морфогенезу гиф, поляризует рост гиф и полярность клеток (Opalski, 2005; Schmitt et al., 2006). Это фунгициды профилактического, лечебного и искореняющего действия (Opalski, 2006).

В состав класса входит химическая группа **бензофеноны** с действующим веществом метрафенон. Он проявляет специфичную активность в отношении возбудителя мучнистой росы и нарушает все стадии роста и развития гриба-возбудителя болезни: прорастание спор, формирование апрессориев, проникновение в клетку и развитие в ней, а также спорообразование (Schmitt et al., 2006). В растении метрафенон передвигается акропетально. Кроме того, фунгицид перераспределяется в газовой фазе.

Механизм действия метрафенона заключается в нарушении функционирования актиновых микрофиламентов, которые наряду с микротрубочками составляют цитоскелет эукариотических клеток, функция которого заключается в поддержании структурно-функциональной целостности клеток (Nave et al., 2007; Камзолкина, Дунаевский, 2015).

4. **Карбоксамиды** – обширный класс фунгицидов защитного и искореняющего действия (Тютюрев, 2010; Mueller et al., 2013), при этом максимальная эффективность

отмечается при профилактическом применении. Это локальные (локально системные) фунгициды, которые перемещаются в растении трансламнарно.

Механизм действия карбоксамидов заключается в нарушении дыхания за счет ингибирования фермента сукцинатдегидрогеназы, которая в комплексе II дыхательной цепи митохондрий обеспечивает окисление янтарной кислоты (сукцината) в фумарат (Hägerhäll, C., 1997; Horsefield et al., 2006; Ackrell, 2000; Huang et al., 2006), откуда они и получили свое название в англоязычной литературе – SDHI (succinate-**d**ehydrogenase inhibitors – ингибиторы сукцинатдегидрогеназы).

Карбоксамиды повышают урожайность культур, положительно воздействуя на физиологические процессы в растениях (Suty-Heinze et al., 2011; Labourdette et al., 2011).

В зависимости от химического строения класс карбоксамидов делится на 12 групп, из которых для защиты зерновых культур используются действующие вещества из групп **пиридинил-этил-бензамидов** (флуопирам), **пирразол-4-карбоксамидов** (бензовиндифлупир, биксафен, флуксапироксад, изопиразам, пентипирад).

5. **Стробилурины** – обширный класс фунгицидов, которые в силу физико-химических особенностей после обработки растения накапливаются преимущественно в восковом слое кутикулы листа. Некоторые действующие вещества (азоксистробин, пикоксистробин, в слабой степени – пираклостробин) могут перемещаться трансламнарно, некоторые (пикоксистробин, крезоксим-метил и др.) способны перераспределяться в газовой среде и затем легко поглощаются восковым слоем (Bartlett et al., 2002).

Данный класс фунгицидов эффективен на ранних этапах патологического процесса – в период прорастания спор, а также в самом начале проникновения инфекционных гиф в клетки растения-хозяина (Balba, 2007). Т.е. стробилурины являются профилактическими фунгицидами и не останавливают рост мицелия после заражения (Mueller et al., 2013).

При обработке после заражения растений патогенами они проявляют также хорошие антиспорулянтные свойства: не препятствуя появлению инфекционных пятен, они ингибируют формирование на них вторичных спор (Тютюрев, 2010).

Действующие вещества из данного класса ингибируют дыхание грибов, соединяясь со специфическим сайтом в митохондриях – сайтом окисления хинона (quinol oxidation – Qo), поэтому в англоязычной литературе они называются QoIs, QoI-фунгициды – **Quinone outside Inhibitors**, ингибиторы переноса хинона). Связываясь с сайтом окисления хинола в цитохроме b, стробилурины нарушают перенос электронов с цитохрома b на цитохром c, что приводит к нарушению окисления НАДФ и синтезу АТФ, это обуславливает прекращение синтеза энергии и гибель гриба (Von Jagow, Becker, 1982).

Обработка растений стробилуринами обуславливает так называемый «озеленяющий эффект», который проявляется внешне и на биохимическом уровне (увеличение скорости фотосинтеза, препятствование старению листьев), что способствует повышению урожайности (Bartlett et al., 2002; Amaro et al., 2018).

Стробилурины обладают высокой дождестойкостью, которая обеспечивается липофильными частицами,

удерживающими препарат на поверхности листа в форме затвердевшего осадка (Тютюрев, 2010).

В зависимости от химического строения класс стробилуринов делится на 10 групп, из которых для защиты зерновых культур используются действующие вещества из групп **метокси-акрилатов** (азоксистробин, пикоксистробин), **метокси-карбаматов** (пираклостробин), **оксимино-ацетатов** (крезоксим-метил), **дигидро-диоксазинов** (флуоксастробин).

6. **Анилинопиримидины** (Anilino-Pirimidines – AP-фунгициды) – класс фунгицидов, которые содержат в составе анилинбензолное кольцо и пиримидиновое кольцо. Это системные действующие вещества защитного действия, подавляющие прорастание спор, удлинение проростковых трубочек, формирование аппрессориев и рост мицелия (Buchenaer, 2011; Liu et al., 2016).

Механизм действия – ингибирование синтеза метионина (Leroux et al., 1995; Masner et al., 1994).

Анилинопиримидины используются преимущественно для защиты плодовых и овощных культур от болезней, вызываемых Аскомицетами, особенно от возбудителя серой гнили (*Botrytis cinerea* Pers.) (Mosbach et al., 2017). На зерновых культурах зарегистрирован ципродинил, входящий в химическую группу **анилино-пиримидинов**.

7. **Азанафталины** – химический класс фунгицидов, который используется для защиты растений от мучнистой росы. Из действующих веществ, входящих в состав класса, для применения на зерновых культурах разрешен проквиназид из группы **квиназолинов**. Это контактный фунгицид с профилактическим и искореняющим действием, однако он не проявляет лечебной активности, т.е. не действует на постинфекционные стадии (Gilbert et al., 2009). Проквиназид имеет устойчивость к смыву осадками.

Проквиназид и препараты на его основе ингибируют развитие конидий и аскоспор у мучнисторосяных грибов и формирование ими аппрессориев. Механизм действия проквиназида заключается в нарушении клеточного сигнала (Gilbert et al., 2009).

Кроме того, в растениях, обработанных препаратом, повышается количество ферментов, которые отвечают за естественную защиту от грибной инфекции, т.е. индуцирует реакцию сверхчувствительности. (Nave et al., 2007).

8. **Фенилпирролы** – химические производные пирролнитрина. Данный класс включает контактные действующие вещества с широким спектром действия на фитопатогены (Gehmann et al., 1990), которые ингибируют все стадии развития гриба: прорастание спор, формирование и рост ростковых трубок, рост мицелия.

Механизм действия фенилпирролов заключается в нарушении передачи клеточного сигнала (Kim et al., 2007). Они действуют на митоген-активируемую протеинкиназу (МАП-киназу) в сигнальном каскаде (Bersching, Jacob, 2021), усиливая путь передачи сигнала в ядро клетки о повышении осмотического давления в окружающей среде. Получая сигнал об этом, грибы накапливают глицерин, чтобы увеличить внутриклеточное давление (Kilani, Fillingner, 2016). При избыточной концентрации глицерина клетки грибов раздуваются, что приводит к разрыву мембран (Тютюрев, 2010). Фунгициды, действующие на передачу сигнала, нарушают сенсорную систему грибов, которая позволяет им оценивать состояние окружающей

среды. В здоровых клетках механизмы осмотической регуляции поддерживают постоянство давления внутри гиф в равновесном состоянии с окружающей средой. Такие фунгициды «обманывают» грибную клетку, заставляя ее производить в избыточном количестве соединения, повышающие осмотическое давление, что вызывает ее набухание и разрыв, приводя к подавлению роста гриба.

В класс фенилпирролов входит 1 группа – **фенилпирролы**, из которой для защиты зерновых культур используется действующее вещество флудиоксонил.

9. **Азолы** (Demethylation Inhibitors – DMI, ингибиторы деметилирования, ингибиторы биосинтеза эргостерина – ИБЭ) – самый обширный класс фунгицидов, широко используемых для защиты различных сельскохозяйственных культур от широкого круга фитопатогенных организмов. Азолы – это преимущественно проникающие фунгициды, которые передвигаются по силеме растений акропетально, некоторые, например, прохлораз, являются локальными, другие (например, триадимефон) могут перераспределяться в газовой среде (Андреева, Зинченко, 2002). Азолы не действуют на прорастание спор, однако они эффективны в отношении мицелия, а также удлиняющихся ростковых трубок (Андреева, Зинченко, 2002).

Данный класс ингибирует синтез стероидов в мембранах грибов, в частности, эргостерина, который является одним из важнейших компонентов клеточной стенки грибов из классов *Ascomycetes* и *Basidiomycetes*, за исключением *Chytridiomycota* у которых основу плазматической мембраны составляет холестерин. Эргостерин обеспечивает проницаемость и подвижность (текучесть) мембран, обеспечивая таким образом поддержание их целостности (Камзолкина, Дунаевский, 2015). Кроме того, стероиды и сфинголипиды мембран обеспечивают функционирование ионных каналов и сигнальных путей. Последние обеспечивают грибу способность реагировать на изменение условий окружающей среды (Тютюрев, 2010). Поскольку у *Oomycetes* в составе клеточной стенки нет эргостерола, азолы не эффективны в отношении данного класса фитопатогенов.

Процесс синтеза эргостерина включает 35 стадий (Тютюрев, 2010), однако мишенью действия азолов является цитохром P₄₅₀-зависимая ланостерол С-14 деметилаза (Dahl et al., 1987; Jefcoate, 1978; Stammler, Semar, 2011), т.е. данные фунгициды ингибируют деметилирование в положении С-14.

Многие азолы оказывают выраженное росторегулирующее действие за счет способности блокировать биосинтез гиббереллина (Андреева, Зинченко, 2002; Barnes, Kelley, 1992).

Действие азолов, особенно триазолов, зависит от температурного режима (Тютюрев, 2010).

В зависимости от химического строения класс азолов делится на 6 групп, из которых для защиты зерновых культур используются действующие вещества из групп **имидазолов** (имазалил, прохлораз), **триазолов** (дифеноконазол, метконазол, мефентрифлуконазол, пропиконазол, тебуконазол, триадимефон, триадименол, тритриконазол, флутриафол, ципроконазол, эпоксиконазол), **триазолинтионы** (протиоконазол).

10. **Амины («морфолины»)** – химический класс фунгицидов, обладающих профилактическим и

искореняющим действием (Mercey, 1991). Данный химический класс эффективен даже при низких положительных температурах и устойчив к осадкам (Тютерев, 2010).

Морфолины не подавляют прорастание спор грибов, но они эффективно ингибируют рост мицелия, нарушая ветвление гиф, вызывая деформацию, вздутия, разрушение кончиков гиф (Kerkenaar, Vanug, 1984). У почкующихся фитопатогенов морфолины вызывают вздутия и формирование цепочек связанных между собой клеток, у диморфных организмов – нарушают переход от дрожжеподобной к мицелиальной форме.

Как и химический класс азолов, морфолины подавляют синтез эргостерола у *Ascomycetes* и *Basidiomycetes*, но не действуют на *Oomycetes*, поскольку у них другое строение клеточной стенки, на которую не действуют ингибиторы синтеза стеролов. Как отмечалось выше, синтез эргостерола включает ряд этапов, при этом морфолины в отличие от азолов действуют на двух других этапах этого процесса: между 14 и 15 углеродными атомами C₁₄–C₁₅

(Δ^{14} -редуктазу) и дельта-8-дельта-7 ($\Delta^8 \rightarrow \Delta^7$ -изомеразу) (Тютерев, 2010).

В зависимости от химического строения класс морфолинов делится на 3 группы: **морфолины** (фенпропиморф), **пиперидины** (фенпропидин), **спирокетал-амины** (спироксамины).

11. **Дитиокарбаматы** – это класс контактных фунгицидов профилактического действия, характеризующихся многосайтовым действием на грибную клетку, что приводит к подавлению прорастания спор и роста мицелия (Wong, Wilcox, 2001). Данные фунгициды эффективны в отношении *Ascomycetes*, *Basidiomycetes* и *Oomycetes* (Okorski et al., 2015)

В зависимости от химического строения фунгициды мультисайтового действия делятся на 12 групп, из которых для защиты зерновых культур используется действующее вещество тирам из группы **дитиокарбаматы**.

Заключение

Зерновые культуры занимают около 35% посевных площадей в Беларуси. Ежегодное поражение зерновых культур комплексом фитопатогенов обуславливает повсеместное использование химических средств для защиты посевов. Так, на зерновых культурах для предпосевной обработки семян разрешен 61 препарат, а для защиты от болезней в период вегетации – 100, в состав которых входят действующие вещества из 11 химических классов. Для успешной стратегии и тактики защиты зерновых культур от болезней одним из решающих факторов является знание механизма и особенностей действия действующих веществ и их химических классов. Знание их классификации и механизма действия позволяет ориентироваться в многообразии средств защиты растений и выбирать соответствующие складывающейся фитопатологической

ситуации, динамике развития патологического процесса, гидротермических условий и др.

В статье представлены данные о классификации действующих веществ по подвижности в растении (контактные и проникающие – локальные, акропетальные, системные) и характеру действия на патологический процесс (защитные, лечебные, искореняющие). Рассмотрена также современная классификация фунгицидов по химическому строению, механизму и мишеням действия, спектру активности в отношении фитопатогенных организмов. Представленная в настоящем обзоре информация имеет важное прикладное значение, поскольку содержит основные сведения о химических классах фунгицидов, которые широко используются в стране.

Библиографический список (References)

- Андреева ЕИ, Зинченко ВА (2002) Системные фунгициды – ингибиторы биосинтеза эргостерина. 1. Флутриафол, триадимефон, триадименол, пропиконазол *Агро XXI* 3:6–7.
- Буга СФ (2013) Теоретические и практические основы химической защиты зерновых культур от болезней в Беларуси. Несвиж: «Несвижская укрупненная типография им. С. Будного». 240 с.
- Камзолкина ОВ, Дунаевский ЯЕ (2015) Биология грибной клетки. Учебное пособие. М.: Товарищество научных изданий КМК. 239 с.
- Крупенько НА (2022) Фитопатологическая ситуация в посевах озимой пшеницы в 2010–2021 гг. и особенности защиты культуры от болезней в Беларуси. *Защита и карантин растений* 7:19–25
- Попов СЯ, Дорожкина ЛА, Калинин ВА (2003) Основы химической защиты растений. М.: Арт-Лион. 208 с.
- Тютерев СЛ (2010) Механизмы действия фунгицидов на фитопатогенные грибы. СПб.: ИПК «Нива». 172 с.
- Ackrell ВАС (2000) Progress in understanding structure-function relationships in respiratory chain complex II. *FEBS Lett* 466:1–5. [https://doi.org/10.1016/s0014-5793\(99\)01749-4](https://doi.org/10.1016/s0014-5793(99)01749-4)
- Amaro ACE, Ramos ARP, Macedo AC, Ono EO et al (2018) Effects of the fungicides azoxystrobin, pyraclostrobin and boscalid on the physiology of Japanese cucumber. *Sci Hort* 228:66–75. <https://doi.org/10.1016/j.scienta.2017.10.016>
- Baibakova EV, Nefedjeva EE, Suska-Malawska M, Wilk M et al (2019) Modern fungicides: mechanisms of action, fungal resistance and phytotoxic effects. *Annu Res Rev Biol* 32:1–16 <https://doi.org/10.9734/ARRB/2019/v32i330083>
- Balba H (2007) Review of strobilurin fungicide chemicals. *J Environ Sci Health, Part B*. 42(4):441–451. <https://doi.org/10.1080/03601230701316465>
- Barnes AD, Kelley WD (1992) Effects of a triazole, uniconazole, on shoot elongation and root growth in loblolly pine. *Can J Forest Res* 22:1–4. <https://doi.org/10.1139/x92-001>
- Bartlett DW, Clough JM, Godwin JR, Hall AA et al (2002) Review the strobilurin fungicides. *Pest Manag Sci* 58:649–662. <https://doi.org/10.1080/03601230701316465>
- Bersching K, Jacob S (2021) The molecular mechanism of fludioxonil action is different to osmotic stress sensing. *J Fungi* 7:393. <https://doi.org/10.3390/jof7050393>
- Buchenauer H, Walker F, Gisi U, Müller U (2011) Fungicides Acting on Amino Acids and Protein Synthesis. In: Krämer

- W, Schirmer U, Jeschke P, Witschel M (eds) Modern Crop Protection Compounds. New York: John Wiley & Sons, Ltd. 693–714. <https://doi.org/10.1002/9783527644179.ch16>
- Caffi T, Rossi V (2018) Fungicide models are key components of multiple modelling approaches for decision-making in crop protection. *Phytopathol Mediter* 57(1):153–169. https://doi.org/10.14601/Phytopathol_Miditerr-22471
- Chatrath MS, Lyda SD, Lauchli A (1972) Translocation of 2-(4-Triazolyl) benzimidazole in maturing cotton plants. *Phytopathol* 111:1410–1414.
- Dahl C, Biemann HP, Dahl LJ (1987) A protein kinase antigenically related to pp60v-src possibly involved in yeast cell cycle control: positive *in vivo* regulation by sterol. *Proc Nat Acad Sci USA* 84:4012–4016. <https://doi.org/10.1073/pnas.84.12.4012>
- Davidse LC (1986) Benzimidazole fungicides: mechanisms of action and biological impact. *Annu Rev Phytopathol* 24:43–65. <https://doi.org/10.1146/annurev.py.24.090186.00355>
- Fisher DJ, Hayes AL (1982) Mode of action of the systemic fungicides furalaxyl, metalaxyl and ofurace. *Pestic Sci* 13:330–339. <https://doi.org/10.1002/ps.2780130316>
- FRAC Code List 2022: Fungal control agents sorted by cross-resistance pattern and mode of action (including coding for FRAC Groups on product labels). [https://www.frac.info/docs/default-source/publications/frac-code-list/frac-code-list-2022--final.pdf?sfvrsn=b6024e9a_2\(15.03.2023\)](https://www.frac.info/docs/default-source/publications/frac-code-list/frac-code-list-2022--final.pdf?sfvrsn=b6024e9a_2(15.03.2023))
- Gehmann K, Nyfeler R, Leadbeater AJ, Nevill DJ et al (1990) CGA 173506: a new phenylpyrrole fungicide for broad-spectrum disease control. *Bright Crop Prot Conf Pests Dis* 2:399–406
- Gilbert SR, Cools HJ, Fraaije BA, Bailey AM et al (2009) Impact of proquinazid on appressorial development of the barley powdery mildew fungus *Blumeria graminis* f.sp. *hordei*. *Pest Biochem Physiol* 94(2–3):127–132. <https://doi.org/10.1016/j.pestbp.2009.04.011>
- Hägerhäll C (1997) Succinate: quinone oxidoreductases. Variations on a conserved theme. *Biochem Biophys Acta* 1320:107e141. [https://doi.org/10.1016/s005-2728\(97\)00019-4](https://doi.org/10.1016/s005-2728(97)00019-4)
- Horsefield R, Yankovskaya V, Sexton G, Whittingham W et al (2006) Structural and computational analysis of the quinone-binding site of complex II (succinate-ubiquinone oxidoreductase): a mechanism of electron transfer and proton conduction during ubiquinone reduction. *J Biol Chem* 281:7309e7316. <https://doi.org/10.11074/jbc.M508173200>
- Huang LS, Sun G, Cobessi D, Wang AC et al (2006) 3-nitropropionic acid is a suicide inhibitor of mitochondrial respiration that, upon oxidation by complex II, forms a covalent adduct with a catalytic base arginine in the active site of the enzyme. *J Biol Chem* 281:5965e5972. <https://doi.org/10.1074/jbc.M511270200>
- Jefcoate CR (1978) Measurement of substrate and inhibitor binding to microsomal cytochrome P-450 by optical-difference spectroscopy. In: Fleischer S, Packer L (eds) Biomembranes Part C, Methods in Enzymology. USA: Elsevier Inc. 258–279. [https://doi.org/10.1016/s0076-6879\(78\)52029-6](https://doi.org/10.1016/s0076-6879(78)52029-6)
- Kerkenaar A, Barug D (1984) Differences in effect of sterol biosynthesis inhibitors on morphology of budding and filamentous fungi. *Pestic Sci* 15:199–205.
- Kilani J, Fillinger S (2016) Phenylpyrroles: 30 year, two molecules and (nearly) no resistance. *Front Microbiol* 7:2014. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2016.02014>
- Kim JH, Campbell BC, Mahoney N, Chan KL et al (2007) Enhancement of fludioxonil fungicidal activity by disrupting cellular glutathione homeostasis with 2,5-dihydroxybenzoic acid *FEMS Microbiol Let* 270(2):284–290. <https://doi.org/10.1111/j.1574-6968.200700682.x>
- Labourdette G, Lachaise H, Rieck H, Steiger D (2011) Fluopyram: efficacy and beyond on problematic diseases. In: Dehne HW, Deising HB, Gisi U, Kuck KN et al (eds) Modern Fungicides and Antifungal Compounds VI:75–80
- Latin RA (2011) A practical guide to turfgrass fungicides. The American Phytopathological Society. St. Paul, Minnesota, USA. 270 p.
- Leroux P, Colas V, Fritz R, Lanen C (1995) Interaction of the anilinopyrimidine fungicide pyrimethanil with amino acids and sulfurcontaining metabolites in *Botrytis cinerea*. In: Lyr H, Russel PE, Sisler HD (eds) Modern Fungicides and Antifungal Compounds. 61–67.
- Liu CL, Cui Z, Yan X, Qi Z et al (2016) Synthesis, fungicidal activity and mode of action of 4-phenyl-6-trifluoromethyl-2-aminopyrimidines against *Botrytis cinerea*. *Molecules* 21:828. <https://doi.org/10.3390/molecules21070828>
- Masner P, Muster P, Schmid J (1994) Possible methionine biosynthesis inhibition by pyrimidinamine fungicides. *Pest Sci* 42:163–166. <https://doi.org/10.1002/ps.2780420304>
- Mercer EI (1991) Morpholine antifungals and their mode of action. *Biochem Soc Trans* 19:788–793. <https://doi.org/10.1042/bst190788>
- Mosbach A, Edel D, Farmer AD, Widdison S et al (2017) *Anilinopyrimidine resistance in Botrytis cinerea* is linked to mitochondrial function. *Front Microbiol* 8: 361. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2017.02361>
- Mueller D, Wise K, Dufault N, Bradley C et al (2013) Fungicides for Field Crops. APS Press. St Paul, MN. 112 p.
- Mueller DS (2006) Fungicides: Terminology. Integrated Crop Management News p. 120–123 [https://dr.lib.iastate.edu/server/api/core/bitstreams/dfe14fe3-cb16-4284-aff4-0957910e1f12/content\(19.02.2023\)](https://dr.lib.iastate.edu/server/api/core/bitstreams/dfe14fe3-cb16-4284-aff4-0957910e1f12/content(19.02.2023))
- Nave BT, Koehle H, Kogel K.-H, Opalski K (2007) The mode of action of metrafenone. In: Dehne HW, Deising HB, Gisi U, Kuck KN et al (eds) Modern Fungicides and Antifungal Compounds V:39–44
- Okorski A, Pszczolkowska A, Oszako T, Nowakowska JA (2015) Current possibilities and prospects of using fungicides in forestry. *Forest Res Papers* 76: 191–206. <https://doi.org/10.1515/frp-2015-0019>
- Opalski K (2005) Cell Polarity in Plant Defense and Fungal Pathogenesis in the Interaction of Barley with Powdery Mildew Fungi. Ph.D. Thesis. Giessen, Germany.
- Opalski KS, Tresch S, Kogel K-H, Grossmann K et al (2006) Metrafenone: studies on the mode of action of a novel cereal powdery mildew fungicide. *Pest Manag Sci* 62(5):393–401. <https://doi.org/10.1002/ps.1176>
- Schmitt MR, Carzaniga R, Van T Cotter H, O'Connell R et al (2006) Microscopy reveals disease control through novel effects on fungal development: a case study with an early generation benzophenone fungicide. *Pest Manag Sci* 62: 83–392. <https://doi.org/10.1002/ps.1177>

- Stammler G, Semar M (2011) Sensitivity of *Mycosphaerella graminicola* (anamorph: *Septoria tritici*) to DMI fungicides across Europe and impact on field performance. *Bull OEPP/EPPO* 41:149–155. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2338.2011.02454.x>
- Suty-Heinze A, Dunkel R, Krieg U, Rieck H (2011) Bixafen – the new cereal fungicide with yield boosting effects In: Dehne HW, Deising HB, Gisi U, Kuck KN et al (eds) *Modern Fungicides and Antifungal Compounds VI*:69–73
- Vela-Corcia D, Romero D, de Vicente A, Pérez-García A (2017) Analysis of β -tubulin-carbendazim interaction reveals that binding site for MBC fungicides does not include residues involved in fungicide resistance. *Sci Rep* 8: 7161. <https://doi.org/10.1038/s1598-018-25336-5>
- Von Jagow G, Becker WF (1982) Novel inhibitors of cytochrome b as a valuable tool for a closer study of oxidative phosphorylation. *Bull Mol Biol Med* 7:1–16
- Wong FP, Wilcox WF (2001) Comparative physical modes of action of azoxystrobin, mancozeb, and metalaxyl against *Plasmopara viticola* (grapevine downy mildew). *Plant Dis* 85:649–656. <https://doi.org/10.1094/pdis.2001.85.649>

Translation of Russian References

- Andreeva EI, Zinchenko VA (2002) [Systemic fungicides – inhibitors of biosynthesis of ergosterin. 1. Flutriafol, triadimefon, triadimenol, propiconazole]. *Agro XXI* 3:6–7 (In Russian)
- Buga SF (2013) [Theoretical and practical basis of chemical protection of cereals against diseases in Belarus. Nesvizh: «Nesvizh consolidated printing house S. Budny». 240 p (In Russian)
- Kamzolkina OV, Dunaevski YaE (2015) [Biology of fungal cell. Study guide]. Moscow: Partnership of science publishing KMK. 239 p.
- Krupenko NA (2022) [Phytopathological situation on winter wheat crops in 2010–2021 and peculiarity for crop protection against diseases in Belarus]. *Zaschita i karantin rasteniy* 7:19–25 (In Russian)
- Popov SY, Dorozhkina LA, Kalinin VA (2003) [Bases of chemical plant protection]. Moscow.: Art-Lion. 208 p. (In Russian)
- Tyuterev SL (2010) Modes of action of fungicides to phytopathological fungi. SPb. 172 p (In Russian)

Plant Protection News, 2023, 106(2), p. 84–92

OECD+WoS: 4.01+AM (Agronomy)

<https://doi.org/10.31993/2308-6459-2023-106-2-15690>

Mini-review

CLASSIFICATION AND MODE OF ACTION OF CHEMICAL FUNGICIDES APPLIED FOR CEREAL CROPS PROTECTION IN BELARUS

N.A. Krupenko

Institute of plant protection, ag. Priluki, Minsk district, Belarus

e-mail: krupenko_natalya@mail.ru

Cultivated area of cereal crops in Belarus is up to 35%. As many as 61 seed dressers and 100 fungicides are used for protection of cereals against a number of diseases in the country. Eleven chemical groups of fungicides are exploited in Belarus: phenylamides, methyl benzimidazole carbamates, aryl-phenyl-ketones, SDHI, QoI, anilino-pyrimidines, azanaphthalenes, phenylpyrroles, DMI, amines (morpholines), dithiocarbamates. Their classification and modes of actions are the clue to choose suitable active ingredients according to the current phytopathological situation, weather conditions etc. Classification of fungicides is given based upon chemical structure, target sites, mobility within the plants and action on fungal development inside the plant tissue.

Keywords: mode of action, fungicides, chemical group, active ingredient, cereal crops

Submitted: 20.02.2023

Accepted: 27.06.2023