

Идентификация генов вирулентности возбудителя септориоза *Zimoseptoria tritici* на территории России

Е. В. ПАХОЛКОВА, Н. Н. САЛЬНИКОВА

Всероссийский научно-исследовательский институт фитопатологии, ул. Институт, вл. 5, р.п. Большие Вяземы, Одинцовский р-н, Московская обл., 143050, Российская Федерация

Резюме. Исследования проводили с целью определения частоты встречаемости генов вирулентности возбудителя септориоза пшеницы *Z. tritici* и оценки эффективности *Stb*-генов устойчивости против региональных популяций этого вида септории. Работу выполняли в 2009–2022 гг. В опытах использовали 8 сортов пшеницы с известными генами устойчивости: Bulgaria 88 (*Stb1*), Veranopolis (*Stb2*), Israel 493 (*Stb3*), Tadinia (*Stb4*), CS/Synthetic 7D (*Stb5*), Flame (*Stb6*), Estanzuela Federal (*Stb7*) и W7984 (*Stb8*). Всего протестировано 412 моноспорных изолятов *Z. tritici*, выделенных в 23 областях 8 регионов РФ: Северо-Кавказского, Центрально-Черноземного, Центрального, Поволжского, Северо-Западного, Волго-Вятского, Западно-Сибирского и Калининградской области. Эксперименты проводили в камерах искусственного климата и в теплице на растениях в фазе всходов. Наибольшую вирулентность изолятов *Z. tritici* отмечали к сортам, несущим гены *Stb1*, *Stb2*, *Stb5* и *Stb7*, особенно в Северо-Кавказском, Центрально-Черноземном, Поволжском регионах и в Калининградской области. К сортам, несущим гены *Stb3*, *Stb6* и *Stb8*, вирулентных изолятов практически не наблюдали. Изоляты с широким спектром генов вирулентности, вирулентные для более чем 3 сортов, преобладали в популяции *Z. tritici* из Калининградской области, составляя 55,6 %. В Северо-Кавказском, Центрально-Черноземном и Поволжском регионах широко вирулентные изоляты встречались с частотой 16,7...23,3 %. В Центральном, Северо-Западном и Волго-Вятском регионах величина этого показателя составляла 5,9...10 %, в Западно-Сибирском регионе широко вирулентные изоляты отсутствовали. На сегодняшний день для использования в селекционно-генетических программах по созданию форм устойчивых к септориозной листовой пятнистости могут быть рекомендованы гены *Stb3*, *Stb6* и *Stb8*, как высоко эффективные против *Z. tritici* на территории РФ. Гены *Stb1*, *Stb2* и *Stb4* эффективны только против отдельных региональных популяций *Z. tritici*. Гены *Stb5* и *Stb7* оказались неэффективными.

Ключевые слова: *Zimoseptoria tritici*, изоляты, гены вирулентности, *Stb*-гены, регион, частота встречаемости, эффективность.

Сведения об авторах: Е. В. Пахолкова, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник (e-mail: epaholkova@mail.ru); Н. Н. Сальникова, аспирант.

Для цитирования: Пахолкова Е. В., Сальникова Н. Н. Идентификация генов вирулентности возбудителя септориоза *Zimoseptoria tritici* на территории России // Достижения науки и техники АПК. 2024. Т. 38. № 2. С. 16–22. doi: 10.53859/02352451_2024_38_2_16

Identification of virulence genes of the septoria pathogen *Zimoseptoria tritici* in Russia

E. V. Pakholkova, N. N. Salnikova

All-Russian Research Institute of Phytopathology, ul. Institut, vl. 5, r.p. Bol'shie Vyazemy, Odintsovskii r-n, Moskovskaya obl., 143050, Russian Federation

Abstract. The studies aimed to determine the frequency of occurrence of virulence genes of the wheat septoria pathogen *Z. tritici* and to evaluate the effectiveness of resistance to *Stb*-genes against regional populations of this septoria species. The work was carried out in 2009–2022. Eight wheat varieties with known resistance genes were used in the experiments: Bulgaria 88 (*Stb1*), Veranopolis (*Stb2*), Israel 493 (*Stb3*), Tadinia (*Stb4*), CS/Synthetic 7D (*Stb5*), Flame (*Stb6*), Estanzuela Federal (*Stb7*) and W7984 (*Stb8*). A total of 412 monosporic isolates of *Z. tritici* were tested, isolated in 23 regions of 8 regions of the Russian Federation: North Caucasus, Central Black Earth, Central, Volga, Northwestern, Volga-Vyatka, West Siberian, and Kaliningrad regions. Experiments were carried out in artificial climate chambers and in a greenhouse on plants in the seedling phase. The highest virulence of *Z. tritici* isolates was observed for varieties carrying the *Stb1*, *Stb2*, *Stb5* and *Stb7* genes, especially in the North Caucasus, Central Black Earth, Volga regions and the Kaliningrad region. Almost no virulent isolates were observed for varieties carrying the *Stb3*, *Stb6* and *Stb8* genes. Isolates with a wide range of virulence genes, virulent for more than 3 varieties, prevailed in the population of *Z. tritici* from the Kaliningrad region, accounting for 55.6%. In the North Caucasus, Central Black Earth and Volga regions, widely virulent isolates were found with a frequency of 16.7–23.3%. In the Central, North-Western and Volga-Vyatka regions, the value of this indicator was 5.9–10%; in the West Siberian region there were no widely virulent isolates. Today, the *Stb3*, *Stb6* and *Stb8* genes can be recommended for use in breeding and genetic programmes to create forms resistant to Septoria leaf spot, as they are highly effective against *Z. tritici* in the Russian Federation. The *Stb1*, *Stb2* and *Stb4* genes are effective only against certain regional populations of *Z. tritici*. The *Stb5* and *Stb7* genes turned out to be ineffective.

Keywords: *Zimoseptoria tritici*; isolates; virulence genes; *Stb*-genes; region; frequency of occurrence; efficiency.

Author Details: E. V. Pakholkova, Cand. Sc. (Biol.), senior research fellow (e-mail: epaholkova@mail.ru); N. N. Salnikova, postgraduate student.

For citation: Pakholkova EV, Salnikova NN. [Identification of virulence genes of the septoria pathogen *Zimoseptoria tritici* in Russia]. Dostizheniya nauki i tekhniki APK. 2024;38(2):16–22. Russian. doi: 10.53859/02352451_2024_38_2_16

Септориозная листовая пятнистость (septoria leaf blotch или STB), возбудитель которой гриб *Zimoseptoria tritici* (Desm.) Quaedvlieg & Crous (син. *Mycosphaerella graminicola* (Fuckel) J. Schrot. in Cohn), широко распространена на посевах пшеницы и известна своей вредоносностью во всем мире. Распространению ее способствует внедрение в производство высокоурожайных восприимчивых сортов, применение высоких доз азотных удобрений и других приемов интенсивной агротехники возделывания пшеницы. STB – проблема в основных пшеницесееющих регионах ЕС, включая Францию, Германию и Великобританию, где приблизительно 70 % ежегодного использования фунгицидов направлено против этого патогена [1]. Во время сильных эпифитотий можно наблюдать пу-

стоколосость и гибель отдельных растений, недобор урожая в таком случае может составить 30...40 % [2]. В России этот вид септории распространен повсеместно и, согласно многолетним данным, полученным во Всероссийском научно-исследовательском институте фитопатологии (ВНИИФ), доминирует в септориозном комплексе на полях Северо-Кавказского региона, Центрально-Черноземных областей и Поволжья [3]. В последнее время его представленность стала постепенно нарастать в Центральном и Северо-Западном районах. Этот вид септории чаще встречается на озимой пшенице, чем на яровой. *Z. tritici* присутствует в посевах в течение всего периода вегетации растений пшеницы, поражая, главным образом, листья, а при благоприятных для него условиях (умеренные темпе-

ратуры, повышенная влажность) может перейти и на колос. Симптомы STB выглядят в виде характерных светлых пятен с многочисленными плодовыми телами (пикнидами), видимыми обычно невооруженным глазом. Гриб обладает внушительной плодовитостью – в одной пикниде может образоваться более 20 тыс. спор. Если учесть, что этот полициклический патоген дает до 6 циклов за сезон, а одна бесполовая генерация пикнидиоспор составляет по времени около 20 дней, то споровая нагрузка на гектар за вегетационный период может достигать $10^{10...11}$ спор [1]. Благодаря большой пластичности генома, и также способности гриба репродуцироваться половым путем несколько раз в течение вегетационного сезона, скорость возникновения новых штаммов с генетически различающимися признаками весьма высока. В отдельных полях пшеницы могут присутствовать тысячи разных генотипов гриба. Есть сведения, что изоляты *M. graminicola* проявляют настолько высокую внутривидовую генетическую изменчивость, что в некоторых случаях различаются не только изоляты, выделенные из разных растений на одном поле или из разных листьев одного растения, но даже изоляты, выделенные из разных пикнид в пределах одного пораженного участка на листе пшеницы [4]. Все это обеспечивает большой потенциал для отбора рас с повышенной вирулентностью, которые могут возникать путем мутаций от авирулентности к вирулентности, в результате рекомбинативной изменчивости или из-за увеличения частоты ранее редко встречавшегося гена вирулентности [5].

Контролировать появление потенциально опасных рас можно только, зная внутривидовую структуру патогена. Однако у возбудителей септориоза она не имеет общепринятой классификации. Кроме того, отсутствует единый стандартный набор сортов-дифференциаторов для определения рас *Z. tritici* по всему миру, в связи с чем, многие экспериментаторы используют собственные наборы эмпирически подобранных сортов, распространенных в той зоне, где проводят популяционные исследования, и имеющих четкие различия на заражение отдельными изолятами. Например, во ВНИИФ был разработан метод дифференцирования популяций *Z. tritici* по расовому составу на основании вирулентности изолятов к отобранному в результате кластерного анализа отечественным сортам-дифференциаторам и с учетом морфологического типа колоний [6]. Позже зарубежными учеными было доказано присутствие взаимодействия ген-на-ген в патосистеме «пшеница – *Mycosphaerella graminicola*», согласно которому устойчивость проявляется, когда хозяин и патоген имеют комплементарные гены устойчивости и авирулентности [7, 8]. Таким образом паразит может заражать растения, имеющие доминантный ген устойчивости, только при наличии соответствующего рецессивного гена вирулентности. Использование сортов с известными генами устойчивости в качестве дифференциаторов позволяет оценить частоту встречаемости генов вирулентности в популяции, как число изолятов, выражающих эти гены (вирулентности) от числа изолятов, используемых в исследовании. Поскольку иммунитета (полной устойчивости) к септориозу не существует, и некрозы и (или) пикниды присутствуют всегда, то генетическая устойчивость к STB может проявляться в уменьшении размера поражений и в снижении количества пикнид.

На сегодняшний день идентифицированы 22 *Stb*-гена устойчивости к *Z. tritici*, определена их хромосомная локализация и молекулярные маркеры, позволяющие

идентифицировать эти гены, что позволяет использовать их в маркерной селекции [9]. Благодаря применению ДНК-маркеров, *Stb*-гены устойчивости к септориозу можно идентифицировать в выращиваемых сортах пшеницы. В частности, у ряда отечественных сортов яровой мягкой пшеницы (Ирменка 1, Терция, Дарья, Эгисар 29) обнаружены гены *Stb2*, *Stb11*, *Stb12*, *Stb13* [10]. Однако целесообразность использования в селекционных программах образцов, несущих в своем геноме *Stb*-гены, зависит от степени эффективности этих генов. Некоторые гены подтвердили свою эффективность на мировом уровне, обеспечивая длительную защиту от STB, однако не во всех случаях тестирование *Stb*-генов на предмет эффективности давало нужные результаты [11, 12, 13]. Между тем внедрение в сорт определенного *Stb*-гена не даст эффективную устойчивость этому сорту, если часть популяции патогена была вирулентной к генотипу, несущему этот ген. Наличие в патогенной популяции штаммов с широким спектром генов вирулентности повышает риск преодоления устойчивости сортов. В связи с этим мониторинг генов вирулентности в популяциях патогена – одно из важных элементов в интегрированной системе защиты растений, поскольку он позволяет не только выявить потенциально опасные расы гриба, но и определить эффективность генов устойчивости и перспективность их использования в селекции. Во Всероссийском научно-исследовательском институте фитопатологии такой мониторинг в отношении *Z. tritici* начали проводить с 2009 г. [14]. В этой работе обобщены результаты исследований за период 2009–2022 гг.

Цель исследования – определение частоты встречаемости генов вирулентности возбудителя септориоза пшеницы *Z. tritici* для оценки эффективности *Stb*-генов устойчивости против региональных популяций этого вида септории.

Для ее достижения решали следующие задачи: определить частоту встречаемости генов вирулентности *Z. tritici* в разных регионах возделывания пшеницы на территории России, используя сорта, несущие известные *Stb*-гены устойчивости; выявить штаммы с широким спектром генов вирулентности и их частоту встречаемости в каждом регионе; оценить степень эффективности *Stb*-генов для каждого региона.

Условия, материалы и методы. Мониторинг видовой состава возбудителей септориоза проводили на территории основных зернопроизводящих регионов РФ. Исследования были начаты в 1986 г. и продолжаются по сегодняшний день. Образцы пораженных септориозом растений собирали ежегодно на производственных посевах озимой и яровой пшеницы согласно принятой методике (*Методы оценки устойчивости селекционного материала и сортов пшеницы к септориозу / сост. Пыжиковой Г.В., Саниной А.А., Супрун Л.М. и др. Москва: Типография ВАСХНИЛ. 1989. 44 с.*). Всего за период 1986–2022 гг. собрано 3457 пораженных образцов разных сортов пшеницы, в том числе: в Центральном регионе – 1250 образцов, в Центрально-Черноземном – 744, в Северо-Кавказском – 526, в Северо-Западном – 95, в Волго-Вятском – 290, в Поволжском – 288, в Западно-Сибирском – 321, в Калининградской области – 33.

Видовой состав возбудителей септориоза определяли путем микроскопирования собранных образцов. Для этого фрагменты пораженной ткани растений размером 0,5...1,0 см помещали в каплю воды на предметное стекло на 5...7 минут, затем с помощью микроскопа устанавливали вид септории по форме и

размеру спор, вышедших из пикнид. От каждого образца просматривали примерно по 20...30 фрагментов. Частоту встречаемости каждого отдельного вида септории в образце выражали в процентах от общего числа случаев встречаемости всех видов септории. Представленность вида на территории одной области определяли по его средней частоте встречаемости во всех образцах, собранных на этой территории. Представленность вида в регионе – как его среднюю частоту встречаемости во всех областях этого региона [15].

Исследования частоты встречаемости генов вирулентности *Z. tritici* проводили в течение 14 лет (2009–2022 гг.) в камерах искусственного климата и в теплице. В опытах использовали 8 сортов пшеницы, несущих известные гены устойчивости: Bulgaria 88 (*Stb1*), Veranopolis (*Stb2*), Israel 493 (*Stb3*), Tadinia (*Stb4*), CS/Synthetic 7D (*Stb5*), Flame (*Stb6*), Estanzuela Federal (*Stb7*) и W7984 (*Stb8*). Семена этих сортов были любезно предоставлены профессором Гудвином (S. B. Goodwin) из Университета Purdue, USA.

Изоляты *Z. tritici* выделяли в чистую культуру по известной методике [16]. Культуру гриба выращивали на картофельно-глюкозном агаре (КГА) в чашках Петри. Через 7...8 суток инкубации единичные колонии, произошедшие из одной конидии, отсеивали в другие чашки. Стабильность изолятов отслеживали путем трех последовательных пересевов 10-дневных колоний на свежую питательную среду. Оценку культурально-морфологических (KM) признаков изолятов проводили на 30-й день после посева, отмечая характер строения, диаметр и окраску колоний. Для исследований отбирали стабильные по KM-признакам изоляты из разных морфологических групп, стараясь задействовать все встречающиеся в популяции морфотипы.

В целом тестирование генов вирулентности было проведено у 412 моноспоровых изолятов *Z. tritici*, выделенных из 23 областей 8 регионов РФ: Северо-Кавказского, Центрально-Черноземного, Центрального, Поволжского, Северо-Западного, Волго-Вятского, Западно-Сибирского и из Калининградской области. Ежегодно исследовали примерно одну региональную популяцию гриба. В некоторых регионах проведено тестирование изолятов *Z. tritici*, выделенных в разные годы, например, в Северо-Кавказском регионе – в 2010, 2020 и 2022 гг. (табл. 1).

Идентификацию генов вирулентности осуществляли, опираясь на разработанные методики [6, 15]. Сорта с известными генами устойчивости выращивали до фазы 2-х листьев в вазонах с дерново-подзолистой почвой по 10 растений на вазон. Каждым выделенным изолятом заражали по 1 вазону каждого сорта. Инокулюм выращивали в чашках Петри на картофельно-глюкозной агаризованной среде (КГА) в течение 4...5 суток. Зара-

Таблица 1. Количество изолятов *Z. tritici* из разных регионов, тестированных по вирулентности на сортах, несущих *Stb*-гены устойчивости, шт.

Регион	Число изолятов		Год исследований
	общее	по субъектам Федерации	
Северо-Кавказский	90	Краснодарский край – 13	2010
		Краснодарский край – 18	2020
		Ставропольский край – 19	2010
		Ростовская область – 25	2022
		Северная Осетия – 14	2010
		Чечня – 1	2010
Центрально-Черноземный	66	Воронежская область – 15	2009
		Воронежская область – 11	2015
		Тамбовская область – 10	2009
		Липецкая область – 10	2009
		Курская область – 12	2009
		Белгородская область – 8	2009
Центральный	109	Московская область – 34	2011
		Московская область – 25	2014
		Московская область – 15	2017
		Московская область – 30	2019
		Тульская область – 3	2011
		Рязанская область – 1	2011
Поволжский	48	Брянская область – 1	2011
		Саратовская область – 9	2012
		Волгоградская область – 20	2012
		Пензенская область – 19	2018
Северо-Западный	34	Ленинградская область – 6	2012
		Псковская область – 9	2012
		Новгородская область – 19	2012
Волго-Вятский	20	Нижегородская область – 20	2015
Западно-Сибирский	17	Новосибирская область – 17	2016
Калининградская область	27	Калининградская область – 8	2014
		Калининградская область – 19	2019

жение растений осуществляли путем опрыскивания их споровой суспензией гриба. Концентрация суспензии – 1×10^7 спор/мл. Расход суспензии – из расчета 100 мл/м². После инокуляции растения на 48 ч помещали во влажную камеру при температуре 20...24 °C, затем переносили в ростовую камеру, где поддерживали следующие условия: температура 18...20 °C (ночь) и 22...24 °C (день), фотопериод – 16 ч в сутки, освещенность – 15 тыс. люкс. Для поддержания необходимой влажности для развития гриба, на растения периодически наносили росу с помощью пульверизатора.

Пораженность растений оценивали через 20 суток после инокуляции по двум параметрам – степени поражения растений и интенсивности споруляции гриба *in vivo*. Степень поражения определяли визуально по среднему проценту пораженной площади 2-х листьев растений и классифицировали как: слабую (не более 20 % пораженной площади), среднюю (21...50 %) и высокую (более 50 %). Для определения интенсивности споруляции гриба срезали учетные листья растений, помещали их на 3...4 ч в лабораторные стаканы с точным количеством воды и затем с помощью камеры Горяева определяли число спор в суспензии в пересчете на один учетный лист:

$$N = (2500 \times M \times V) / n,$$

где N – число спор на одном учетном листе; M – число спор в 100 больших квадратах камеры Горяева; V – объем воды в стакане, мл; n – число листьев в пробе.

Показатель споруляции оценивали как низкий, если было менее 100 тыс. спор/лист, средний – 100...200 тыс. спор/лист, высокий – более 200 тыс. спор/лист. Вирулентность изолятов *Z. tritici* определяли согласно параметрам, разработанным ранее [6] (табл. 2).

В наших исследованиях только изоляты, относящиеся к II или III группам, рассматривали как имеющие гены вирулентности [15]. Частоту встречаемости гена вирулентности в регионе считали низкой, если к сорту

Таблица 2. Группы вирулентности изолятов *Z. tritici*

Средняя степень поражения (%)	Интенсивность споруляции (тыс. спор/лист)		
	низкая (до 100)	средняя (100...200)	высокая (более 200)
Низкая (до 20)	I	I	II
Средняя (21...50)	I	II	III
Высокая (51...100)	II	III	III

с *Stb*-геном были вирулентны менее 20 % изолятов из этого региона (табл. 3). В этом случае этот *Stb*-ген относили к высоко эффективным против местной популяции. Частоту встречаемости гена вирулентности, по отношению к сорту с *Stb*-геном, считали средней, если 21...50 % изолятов были вирулентны к нему; высокой – если к нему были вирулентны более 50 % изолятов. Соответственно гены устойчивости относили к средне эффективным и неэффективным.

Таблица 3. Градации частоты встречаемости генов вирулентности *Z. tritici* и эффективности *Stb*-генов

Число вирулентных изолятов, %	Частота встречаемости гена вирулентности	Степень эффективности <i>Stb</i> -гена
Менее 20	низкая	высоко эффективный
21...50	средняя	среднеэффективный
Более 50	высокая	неэффективный

Изоляты *Z. tritici*, вирулентные более чем к 3-м сортам, принимали как изоляты с широким спектром генов вирулентности.

Результаты и обсуждение. За многолетний период исследований было выявлено, что на значительной территории России вид *Z. tritici* преобладает над другими видами септориоза (*Parastagonospora nodorum* и *Parastagonospora avenae triticea*) на посевах пшеницы по частоте встречаемости. Например, он доминирует в таких крупных зерносеющих регионах страны, как Северо-Кавказский и Центрально-Черноземный, где его представленность составляет в среднем за 1986–2022 гг. 73,8...81,6 % (табл. 4). В

Таблица 4. Представленность вида *Z. tritici* в септориозном комплексе в различных регионах России, %

Регион	Средняя частота встречаемости, %		
	1986–2001 гг.	1986–2012 гг.	1986–2022 гг.
Северо-Кавказский	60,0	66,5	73,8
Центрально-Черноземный	68,4	71,2	81,6
Центральный	37,3	44,5	50,0
Поволжский	50,0	46,7	60,4
Северо-Западный	32,8	26,8	53,0
Калининградская область	–*	–	78,0
Волго-Вятский	8,2	20,8	46,2
Западно-Сибирский	0	22,2	21,5

* – наблюдения не проводили.

Поволжском регионе на сегодняшний день частота его встречаемости находится на уровне 60,4 %; в Центральном, Волго-Вятском и Северо-Западном регионах – 42,5...50,0 %. Во многих регионах, особенно, в Центральном, Северо-Западном и Волго-Вятском, наблюдали тенденцию нарастания средней частоты его встречаемости. Так, в Центральном регионе средняя частота встречаемости *Z. tritici* за период 1986–2001 гг. составляла 37,3 %, за 1986–2012 гг. – 44,5 %, а за 1986–2022 гг. достигла 50,0 %. Большую долю в септо-

риозном комплексе этот вид занимает в Калининградской области – 78,0 %. В Западной Сибири его представленность на сегодняшний день составляет 21,5 %.

Реакция растений на поражение изолятами *Z. tritici* выражалась образованием на листьях некротических пятен с пикнидами (рис. 1).



Рис. 1. Пятна с пикнидами *Z. tritici* на листьях пшеницы в фазе всходов.

При оценке пораженности сортов пшеницы с *Stb*-генами устойчивости чаще всего наблюдали вирулентность изолятов *Z. tritici* к сортам, несущим гены *Stb1*, *Stb2*, *Stb5* и *Stb7*. Так, в Калининградской области средняя частота вирулентности к ним зафиксирована на уровне 51,9...93,7 % (табл. 5). В Северо-Кавказском регионе частота вирулентности к сортам Bulgaria 88 (*Stb1*) и Estanzuela Federal (*Stb7*) в среднем составила 48,6...51,5 %. В Центрально-Черноземном регионе высокая частота вирулентности наблюдалась к сортам Bulgaria 88 (*Stb1*), CS/Synthetic 7D (*Stb5*) и Estanzuela Federal (*Stb7*) – 57,2...80,0 %, в Поволжском и Западно-Сибирском к сортам CS/Synthetic 7D (*Stb5*) и Estanzuela Federal (*Stb7*) – 59,9...82,4 % и 52,9 % соответственно, в Волго-Вятском к Estanzuela Federal (*Stb7*) – 50,0 %. Только в Центральном и Северо-Западном регионах частота вирулентности к генотипам, несущим гены *Stb1*, *Stb2*, *Stb5* и *Stb7* была от низкой до средней (11,8...40,0 %). В Западно-Сибирском регионе вообще выявлена вирулентность только к трем образцам с генами *Stb2*, *Stb5* и *Stb7*, к остальным исследуемым сортам изоляты из западно-сибирской популяции были авирулентны. Что касается других четырех генов устойчивости (*Stb3*, *Stb4*, *Stb6* и *Stb8*), то изоляты из всех регионов имели низкую, либо среднюю частоту вирулентности к сортам с этими генами, либо были авирулентны. Например, во всех регионах практически отсутствовала вирулентность к сорту Flame (*Stb6*) и линии W7984 (*Stb8*), встречающаяся единично лишь в Поволжье и в Калининградской области. При этом в тех регионах, где исследования проводили в разные годы, иногда отмечали заметное

Таблица 5. Частота вирулентности изолятов *Z. tritici* из разных регионов РФ к сортам, несущим с *Stb*-гены устойчивости, %

Регион	Год исследований	Доля изолятов, вирулентных к сортам с <i>Stb</i> -генами							
		<i>Stb1</i>	<i>Stb2</i>	<i>Stb3</i>	<i>Stb4</i>	<i>Stb5</i>	<i>Stb6</i>	<i>Stb7</i>	<i>Stb8</i>
Калининградская область	2014	25,0	37,5	12,5	37,5	37,5	12,5	87,5	0
	2019	78,9	78,9	17,6	44,4	94,7	0	100	0
	среднее	51,9	58,2	15,0	40,9	66,1	6,2	93,7	0
Северо-Кавказский	2010	70,2	21,3	29,8	40,4	61,7	-	63,8	-
	2020	44,4	16,7	0	5,5	11,1	0	50,0	0
	2022	40,0	40,0	12,0	0	4,0	0	32,0	0
	среднее	51,5	26,0	13,9	15,3	25,6	0	48,6	0
Центрально-Черноземный	2009	50,9	3,6	9,1	9,1	63,6	-	60,0	-
	2015	63,6	81,8	9,1	18,2	90,9	0	100	0
	среднее	57,2	42,7	9,1	13,6	77,2	0	80,0	0
Центральный	2010	51,2	15,4	17,9	17,9	35,9	-	53,8	-
	2014	0	12,0	12,0	16,0	32,0	0	4,0	0
	2017	0	46,6	0	0	20,0	0	0	0
	2019	23,3	10,0	0	10,0	10,0	0	30,0	0
	среднее	18,6	21,0	7,5	11,0	24,5	0	21,9	0
Поволжский	2012	48,3	48,3	6,9	31,0	72,4	10,3	96,5	3,4
	2018	31,6	5,3	5,3	0	47,4	0	68,4	0
	среднее	39,9	26,8	6,1	15,5	59,9	5,2	82,4	1,7
	2011	29,4	11,8	17,1	8,5	22,8	0	40,0	0
Волго-Вятский	2016	15,0	30,0	0	0	40,0	0	50,0	0
Западно-Сибирский	2017	0	29,4	0	0	52,9	0	52,9	0

варьирование по частоте вирулентности к сортам с генами *Stb2*, *Stb3*, *Stb4*. Так, частота вирулентности к сорту Veranopolis (*Stb2*) в Центрально-Черноземном регионе в 2009 г. составляла только 3,6 %, а в 2015 г. возросла до 81,8 %. Напротив, к сорту Israel 493 (*Stb3*) наблюдали снижение частоты вирулентности изолятов *Z. tritici* из северо-кавказской популяции от средней (29,8 % в 2010 г.) до низкой степени (12,0 % в 2022 г.). Частота вирулентности к сорту Tadinia (*Stb4*) также варьировала среди северо-кавказских изолятов от 40,4 % в 2010 г. (средняя) до 0...5,5 % в 2020–2022 гг. (низкая).

Изоляты различались по числу сортов с *Stb*-генами, к которым они были вирулентны. Изоляты с широким спектром генов вирулентности (поражающие более 3-х сортов) выявлены во всех регионах, кроме Западно-Сибирского. Наибольшее их число встречалось в Калининградской области – в 55,6 % случаев (рис. 2). В Северо-Кавказском, Центрально-Черноземном и Поволжском регионе доля таких изолятов составляла 16,7...23,3 %. В Центральном, Северо-Западном и Волго-Вятском регионах их было значительно меньше – от 5,9 до 10 %. Наряду с широко вирулентными изолятами, во всех популяциях присутствовали авирулентные изоляты (0 генов вирулентности), число которых было меньше всего в популяциях *Z. tritici* из Калининградской области (3,7 %), Центрально-Черноземного (9,1 %) и Поволжского (12,5 %) регионов. В северо-кавказской популяции их доля составила 28,9 %. Однако больше всего авирулентных изолятов наблюдали в центральной, северо-западной, волго-вятской и западно-сибирской популяциях – 41,2...45,9 %. Изоляты с

1...3 генами вирулентности в исследуемых регионах составляли 45,0...71,2 %.

Таким образом, самая большая доля штаммов с широким спектром генов вирулентности обнаружена на территории тех регионов, где вид *Z. tritici* оказался наиболее распространенным видом на посевах пшеницы и занимает самую большую долю в септориозном комплексе (60,4...81,6 %), по сравнению с двумя другими хорошо известными возбудителями септориоза – *Parastagonospora nodorum* и *Parastagonospora avenae triticea*, присутствующими наряду с ним в посевах пшеницы (табл. 6). По-видимому, хорошему развитию инфекции *Z. tritici* способствуют благоприятные климатические условия этих регионов, характеризующиеся мягкими зимами, повышенной влажностью и умеренными температурами в весенний и осенний период, как, например, в Калининградской области, а также преимущественное возделывание озимой пшеницы в структуре посевных площадей зерновых культур.



Рис. 2. Частота встречаемости изолятов *Z. tritici* с разным спектром генов вирулентности: ■ – широко вирулентные изоляты (поражающие более 3-х сортов); □ – изоляты с 1...3 генами вирулентности (поражающие не более 3-х сортов); ▨ – изоляты, не имеющие генов вирулентности (авирулентные ко всем 8 сортам), %.

Таблица 6. Частота встречаемости широко вирулентных штаммов в региональной популяции *Z. tritici* и представленность этого вида в септориозном комплексе, %

Регион	Частота встречаемости широко вирулентных штаммов <i>Z. tritici</i>	Представленность <i>Z. tritici</i> в септориозном комплексе
Калининградская область	55,6	78,0
Северо-Кавказский	23,3	73,8
Центрально-Черноземный	19,7	81,6
Поволжский	16,7	60,4
Волго-Вятский	10,0	46,2
Центральный	7,3	50,0
Северо-Западный	5,9	42,5
Западно-Сибирский	0	21,5

Следовательно, именно в этих регионах существует наибольшая угроза возникновения потенциально опасных рас патогена, а, значит, и наиболее высокий риск преодоления устойчивости сортов. В Центральном, Северо-Западном, Волго-Вятском и Западно-Сибирском регионах, где представленность *Z. tritici* в септориозном комплексе была ниже (21,5...50,0 %), широко вирулентные изоляты обнаруживались реже (5,9...10 %) либо отсутствовали.

Таблица 7. Эффективность *Stb*-генов к региональным популяциям *Z. tritici* (среднее за 2009–2022 гг.)

Регион	Эффективность <i>Stb</i> -генов		
	высоко эффективные	средне эффективные	неэффективные
Калининградская область	<i>Stb3, Stb6, Stb8</i>	<i>Stb4</i>	<i>Stb1, Stb2, Stb5, Stb7</i>
Северо-Кавказский	<i>Stb6, Stb8</i>	<i>Stb2, Stb3, Stb4,</i>	<i>Stb1, Stb5, Stb7</i>
Центрально-Черноземный	<i>Stb3, Stb4, Stb6, Stb8</i>	-	<i>Stb1, Stb2, Stb5, Stb7</i>
Поволжский	<i>Stb3, Stb6, Stb8</i>	<i>Stb1, Stb2, Stb4</i>	<i>Stb5, Stb7</i>
Центральный	<i>Stb3, Stb4, Stb6, Stb8</i>	<i>Stb2, Stb5</i>	<i>Stb1, Stb7</i>
Северо-Западный	<i>Stb2, Stb3, Stb4, Stb6, Stb8</i>	<i>Stb1, Stb5, Stb7</i>	-
Волго-Вятский	<i>Stb1, Stb3, Stb4, Stb6, Stb8</i>	<i>Stb2, Stb5</i>	<i>Stb7</i>
Западно-Сибирский	<i>Stb1, Stb3, Stb4, Stb6, Stb8</i>	<i>Stb2</i>	<i>Stb5, Stb7</i>

Есть опасность, что происходящее в последние годы потепление климата и в связи с этим расширение посевных площадей озимой пшеницы, создают благоприятные условия для перезимовки *Z. tritici*, что может способствовать расширению ареала его распространения, увеличению числа широко вирулентных штаммов гриба, а, следовательно, и повышению риска эпифитотий STB в других регионах.

Исходя из частоты встречаемости генов вирулентности, были сделаны выводы об эффективности *Stb*-генов устойчивости, находящихся в сортах, используемых в исследовании, что необходимо для выработки эффективных стратегий борьбы с септориозной листовой пятнистостью, направленных на создание устойчивых к ней сортов. Абсолютно эффективными генами устойчивости практически для всех регионов оказались гены *Stb6* и *Stb8*. Частота вирулентности к сортам с этими генами в большинстве случаев была равна нулю либо была незначительной, как в Поволжском регионе и Калининградской области (1,7...6,2 %). Высокой эффективностью также обладает ген *Stb3* (в среднем 0...17,1 % вирулентных изолятов). Частота вирулентности к сорту, несущему ген *Stb4*, не превышала 20 % во всех регионах, за исключением Калининградской области, на территории которой были обнаружены изоляты, вирулентные к этому гену в 40,0 % случаев. Ген *Stb1* сильнее других варьировал по своей эффективности от абсолютной (0 вирулентных изолятов в за-

падно-сибирской популяции) до низкой (51,5...57,2 % вирулентных изолятов в северо-кавказской, центрально-черноземной и калининградской популяциях). Ген *Stb2* в большинстве случаев показывал себя средне эффективным. Не обладают эффективностью гены *Stb5* и *Stb7*. Частота вирулентности к ним в среднем у 4-х из 8 региональных популяций превышала 50 %.

Следовательно, на сегодняшний день только два гена *Stb6* и *Stb8* стабильно эффективны против всех региональных популяций *Z. tritici*. Хорошей эффективностью также обладает ген *Stb3*: на протяжении всех лет исследований сорт Israel 493, несущий этот ген слабо поражался всеми популяциями *Z. tritici*, кроме северо-кавказской. Ген *Stb4* показал эффективность против популяций из Центрально-Черноземного, Центрального, Северо-Западного, Волго-Вятского и Западно-Сибирского регионов. В отдельных регионах эффективность против *Z. tritici* наблюдали также у генов *Stb1* (Волго-Вятский и Западно-Сибирский) и *Stb2* (Северо-Западный), однако стабильность этого факта пока не была подтверждена временем (табл. 7).

Выводы. В популяциях *Z. tritici* на территории России наиболее часто встречаются генотипы гриба вирулентные к сортам пшеницы, несущим гены устойчивости *Stb1, Stb2, Stb5* и *Stb7*, а реже всего – к сортам, несущим гены устойчивости *Stb3, Stb6* и *Stb8*. Частота встречаемости генов вирулентности у изолятов *Z. tritici* из разных регионов значительно

различалась. В Калининградской области самой высокой была вирулентность к сортам, несущим гены *Stb1, Stb2, Stb5* и *Stb7*, которая находилась в пределах 51,9...93,7 %, в Северо-Западном регионе она была заметно ниже – 11,8...40,0 %. Выявлены штаммы, содержащие в своем генотипе более 3-х генов, способных преодолевать устойчивость комплементарных им *Stb*-генов. Они чаще всего встречались в тех регионах, где вид *Z. tritici* доминирует в септориозном комплексе на посевах пшеницы. К таким регионам в первую очередь относится Калининградская область (55,6 % широко вирулентных штаммов). В Северо-Кавказском регионе широко вирулентных штаммов было 23,3 %, в Центрально-Черноземном – 19,7%, в Поволжском – 16,7 %. В остальных регионах их доля составляла 0...10 %.

Высокоэффективными против всех региональных популяций *Z. tritici* оказались только гены *Stb6* и *Stb8*. Ген *Stb3* был эффективен против всех популяций, кроме северо-кавказской, где его эффективность варьировала по годам от средней до высокой. Эти гены могут быть рекомендованы для использования в селекционно-генетических программах по созданию форм устойчивых к септориозу. Гены *Stb5* и *Stb7* оказались неэффективными практически во всех регионах.

Для расширения спектра высоко эффективных *Stb*-генов необходимо в дальнейшем оценить сорта с другими генами устойчивости.

Литература.

1. Fones H., Gurr S. The impact of *Septoria tritici* blotch disease on wheat: An EU perspective // *Fungal Genetics and Biology*. 2015. No. 79. P. 3–7.
2. Кононенко О. С., Шишкин Н. В., Дерова Т. Г. Септориоз озимой пшеницы (*Zymoseptoria tritici*) (Обзор литературы) // *Зерновое хозяйство России*. 2021. № 6 (78). С. 104–108. doi: 10.31367/2079-8725-2021-78-6-104-108.
3. Санин С. С. Фитосанитарная экспертиза зернового поля и принятие решений по опрыскиванию пшеницы фунгицидами. Теория и практические рекомендации // Приложение к журналу «Защита и карантин растений». 2016. № 5. 88 с.
4. Linde C. C., Zhan J., McDonald B. A. Population structure of *Mycosphaerella graminicola*: from lesions to continents // *Phytopathology*. 2002. Vol. 92. No. 9. P. 946–955.
5. Detection of virulence to *Septoria tritici* blotch (STB) resistance conferred by the winter wheat cultivar Cougar in the Irish *Zymoseptoria tritici* population and potential implications for STB control / S. Kildea, L. Sheppard, M. Cucak, et al. // *Plant Pathology*. 2021. Vol. 70. P. 2137–2147. doi: 10.1111/ppa.13432.
6. Санина А. А. Физиологическая специализация *S. tritici* Rob. et Desm. // *Микология и фитопатология*. 1991. Т. 25. Вып. 4. С. 338–341.
7. A gene-for-gene relationship between wheat and *Mycosphaerella graminicola*, the *Septoria tritici* blotch pathogen / P. A. Brading, E. C. P. Verstappen, G. H. J. Kema, et al. // *Phytopathology*. 2002. No. 92. P. 439–445.
8. Genome-wide association study for *Septoria tritici* blotch resistance reveals the occurrence and distribution of *Stb6* in a historic Swiss landrace collection / A. Dutta, D. Croll, B. A. McDonald, et al. // *Euphytica*. 2021. Vol. 217. Article 108. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/s10681-021-02843-7> (дата обращения: 01.02.2024). doi: 10.1007/s10681-021-02843-7.
9. Бакулина А. В., Харина А. В., Широких А. А. Септориоз листьев и колоса пшеницы: генетический контроль устойчивости хозяина (обзор) // *Теоретическая и прикладная экология*. 2020. № 2. С. 26–35. doi: 10.25750/1995-4301-2020-2-026-035.
10. Скрипина *Stb* генов устойчивости к септориозу у сортов мягкой пшеницы / Н. В. Новоселова, А. В. Харина, Е. А. Бессолицына и др. // *Зерновое хозяйство России*. 2023. Т. 15. № 2. С. 57–62. doi: 10.31367/2079-8725-2023-85-2-57-62.
11. Genetics of resistance to *Zymoseptoria tritici* and application to wheat breeding / K. M. Brown, L. Chartrain, P. Lasserre-Zuber, et al. // *Fungal Genetics and Biology*. 2015. Vol. 79. P. 33–41. doi: 10.1016/j.fgb.2015.04.017.
12. Ghaffary M. T., Chawade A., Singh P. K. Practical breeding strategies to improve resistance to *Septoria tritici* blotch of wheat Seyed // *Euphytica*. 2018. Vol. 214. Article 122. URL: <https://link.springer.com/article/10.1007/s10681-018-2205-4> (дата обращения: 31.01.2024). doi: 10.1007/s10681-018-2205-4.
13. QTL mapping and transcriptome analysis to identify differentially expressed genes induced by *Septoria tritici* blotch disease of wheat / F. Odilbekov, X. He, R. Armonien, et al. // *Agronomy*. 2019. Vol. 9. Article 510. URL: <https://www.mdpi.com/2073-4395/9/9/510> (дата обращения: 31.01.2024). doi: 10.3390/agronomy9090510.
14. Пахолкова Е. В., Сальникова Н. Н., Куркова Н. А. Генетическая структура региональных популяций *Mycosphaerella graminicola* (*Septoria tritici*) – возбудителя септориоза пшеницы // *Сельскохозяйственная биология*. 2016. Т. 51. № 5. С. 722–730. doi: 10.15389/agrobiol.2016.5.722rus.
15. Коломиец Т. М., Пахолкова Е. В., Дубовая Л. П. Отбор исходного материала для создания сортов пшеницы с длительной устойчивостью к септориозу. Методические рекомендации. М.: Печатный город, 2017. 56 с.
16. Санина А. А., Анциферова Л. В. Способы выделения и хранения возбудителей септориоза пшеницы // *Микология и фитопатология*. 1989. Т. 23. № 2. С. 172–175.

References

1. Fones H., Gurr S. The impact of *Septoria tritici* Blotch disease on wheat: An EU perspective. *Fungal Genetics and Biology*. 2015;(79):3-7.
2. Kononenko OS, Shishkin NV, Derova TG. [Winter wheat *Septoria* blotch (*Zymoseptoria tritici*)]. *Zernovoe khozyajstvo Rossii*. 2021;(6):104-8. Russian. doi: 10.31367/2079-8725-2021-78-6-104-108.
3. Sanin SS. [Phytosanitary examination of the grain field and decision-making on spraying wheat with fungicides. Theory and practical recommendations]. *Prilozhenie k zhurnal "Zashchita i karantin rastenij"*. 2016;(5):88. Russian.
4. Linde CC, Zhan J, McDonald BA. Population structure of *Mycosphaerella graminicola*: from lesions to continents. *Phytopathology*. 2002;92(9):946-55.
5. Kildea S, Sheppard L, Cucak M, et al. Detection of virulence to *septoria tritici* blotch (STB) resistance conferred by the winter wheat cultivar Cougar in the Irish *Zymoseptoria tritici* population and potential implications for STB control. *Plant Pathology*. 2021;70:2137-47. doi: 10.1111/ppa.13432.
6. Sanina AA. [Physiological specialization of *S. tritici* Rob. et Desm.]. *Mikologiya i fitopatologiya*. 1991;25(4):338-41. Russian.
7. Brading PA, Verstappen ECP, Kema GHJ, et al. A gene-for-gene relationship between wheat and *Mycosphaerella graminicola*, the *Septoria tritici* blotch pathogen. *Phytopathology*. 2002;(92):439-45.
8. Dutta A, Croll D, McDonald BA, et al. Genome-wide association study for *septoria tritici* blotch resistance reveals the occurrence and distribution of *Stb6* in a historic Swiss landrace collection. *Euphytica* [Internet]. 2021 [cited 2024 Feb 1];217: Article 108. Available from: <https://link.springer.com/article/10.1007/s10681-021-02843-7>. doi: 10.1007/s10681-021-02843-7.
9. Bakulina AV, Kharina AV, Shirokikh AA. [Septoria of wheat leaves and ears: Genetic control of host resistance (review)]. *Teoreticheskaya i prikladnaya ekologiya*. 2020;(2):26-35. Russian. doi: 10.25750/1995-4301-2020-2-026-035.
10. Novoselova NV, Kharina AV, Bessolitsina EA, et al. [Screening of *Stb* genes of resistance to *Septoria* in common wheat varieties]. *Zernovoe khozyajstvo Rossii*. 2023;15(2):57-62. Russian. doi: 10.31367/2079-8725-2023-85-2-57-62.
11. Brown KM, Chartrain L, Lasserre-Zuber P, et al. Genetics of resistance to *Zymoseptoria tritici* and application to wheat breeding. *Fungal Genetics and Biology*. 2015;79:33-41. doi: 10.1016/j.fgb.2015.04.017.
12. Ghaffary MT, Chawade A, Singh PK. Practical breeding strategies to improve resistance to *Septoria tritici* blotch of wheat Seyed. *Euphytica* [Internet]. 2018 [cited 2024 Jan 31];214: Article 122. Available from: <https://link.springer.com/article/10.1007/s10681-018-2205-4>. doi: 10.1007/s10681-018-2205-4.
13. Odilbekov F, He X, Armonien R, et al. QTL mapping and transcriptome analysis to identify differentially expressed genes induced by *Septoria tritici* blotch disease of wheat. *Agronomy* [Internet]. 2019 [cited 2024 Jan 31];9: Article 510. Available from: <https://www.mdpi.com/2073-4395/9/9/510>. doi: 10.3390/agronomy9090510.
14. Pakholkova EV, Salknikova NN, Kurkova NA. [Genetic structure of regional populations of *Mycosphaerella graminicola* (*Septoria tritici*) – the causative agent of wheat *Septoria*]. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya*. 2016;51(5):722-30. Russian. doi: 10.15389/agrobiol.2016.5.722rus.
15. Kolomiets TM, Pakholkova EV, Dubovaya LP. Otbor iskhodnogo materiala dlya sozdaniya sortov pshenitsy s dlitel'noi ustoychivost'yu k septoriuzu. Metodicheskie rekomendatsii [Selection of the source material for the development of wheat varieties with long-term resistance to *Septoria*. Guidelines]. Moscow: Pechatnyi gorod; 2017. 56 p. Russian.
16. Sanina AA, Antsiferova LV. [Methods of isolation and storage of pathogens of wheat *Septoria*]. *Mikologiya i fitopatologiya*. 1989;23(2):172-5. Russian.