

## Септориоз листьев и колоса пшеницы: генетический контроль устойчивости хозяина (обзор)

© 2020. А. В. Бакулина, к. б. н., зав. лабораторией,  
А. В. Харина, к. с-х. н., н. с., А. А. Широких, д. б. н., в. н. с.,  
Федеральный аграрный научный центр Северо-Востока имени Н. В. Рудницкого,  
610007, Россия, г. Киров, ул. Ленина д. 166а,  
e-mail: drugaeann1@rambler, khavchas@yandex.ru

В обзоре представлена актуальная информация относительно особенностей биологии грибов-возбудителей септориоза листьев (*Zymoseptoria tritici*) и колоса (*Parastagonospora nodorum*) пшеницы, таксономического положения данных видов, симптомах вызываемых ими заболеваний, распространении и вредоносности указанных патогенов в нашей стране. Основное внимание уделено генетическому контролю устойчивости пшеницы к септориозу с точки зрения количественного и качественного характера устойчивости и её эффективности. Суммированы достигнутые к настоящему времени успехи в идентификации генов и локусов количественных признаков (quantitative trait loci – QTLs) пшеницы, связанных с устойчивостью к *Z. tritici* и *P. nodorum*, указана их локализация в геноме пшеницы и тесно сцепленные молекулярные маркеры, а также приведены генотипы пшеницы, несущие гены и локусы устойчивости. В заключении сформулированы перспективы, которые открывают внедрение накопленных данных для современной селекции, направленной на получение устойчивых к септориозу сортов пшеницы.

**Ключевые слова:** пшеница, септориоз, *Zymoseptoria tritici*, *Parastagonospora nodorum*, гены устойчивости, локусы количественных признаков, молекулярные маркеры.

## Septoria tritici and Stagonospora nodorum blotch of wheat: genetic control of host resistance (review)

© 2020. A. V. Bakulina ORCID: 0000-0002-5171-2476  
A. V. Kharina ORCID: 0000-0002-0554-5814  
A. A. Shirokikh ORCID: 0000-0002-7808-0376  
Federal Agricultural Research Center of North-East named N. V. Rudnitsky,  
166a, Lenina St., Kirov, Russia, 610007,  
e-mail: drugaeann1@rambler, khavchas@yandex.ru

The review presents actual information about the biology of fungi that cause Septoria tritici blotch (STB, pathogen *Zymoseptoria tritici*) and Stagonospora nodorum blotch (SNB, pathogen *Parastagonospora nodorum*) of wheat, the taxonomic status of these species, the symptoms of diseases caused by them, the spread and harmfulness of these pathogens in Russia. The main attention is paid to the genetic control of wheat resistance to STB and SNB in terms of the quantitative and qualitative character of resistance and its effectiveness. The article summarizes the success achieved in identifying genes and quantitative trait loci (QTLs) of wheat associated with resistance to *Z. tritici* and *P. nodorum*, indicates their localization in the wheat genome and closely linked molecular markers, and also provides genotypes of wheat carrying genes and loci of resistance. In conclusion, the prospects that the introduction of accumulated data opens for modern plant breeding aimed at obtaining resistant to STB and SNB wheat cultivars are announced. To date, a significant amount of data has already been accumulated about molecular basis of wheat resistance to STB and SNB. At the same time, in comparison with other wheat pathogens, the genetics of resistance to *Z. tritici* and *P. nodorum* have not been studied enough. The study of these pathosystems involves the use of the most modern methods and includes omix techniques, geno- and phenotyping, as well as integration of the data obtained. The introduction of this knowledge in the process of creating resistant wheat genotypes is still small, but will undoubtedly increase with further study.

**Keywords:** wheat, *Zymoseptoria tritici*, *Parastagonospora nodorum*, resistance genes, quantitative trait loci, molecular markers.

Септориоз пшеницы – одно из широко распространённых и опасных по экологическим и экономическим последствиям заболеваний. Более 70% фунгицидов в Европе применяется для защиты пшеницы только от септориоза листьев [1]. Наибольший вред заболевание наносит странам Западной, Восточной Европы и Скандинавии; также – отмечено в Северной (США, Канада) и Южной Америке (Мексика, Аргентина), Северной Африке (Тунис, Алжир, Марокко, Эфиопия), Австралии, на Северном Кавказе (Грузия) [2]. В России септориоз начал прогрессировать с 1970-х годов и сейчас распространился почти на все регионы возделывания *Triticum aestivum* L., доминируя среди грибных заболеваний пшеницы [2, 3]. При септориозе уменьшается ассимиляционная поверхность листьев, снижается их фотосинтетическая активность, наблюдаются усыхание, излом стеблей и недоразвитость колосов. Сильное поражение приводит к отсутствию семян в колосе и даже полной гибели растений. Хотя при позднем появлении симптомов заболевания снижение урожая зерна не превышает 5–7% [4], в годы эпифитотий потери могут достигать 40% [2, 3, 5].

Приоритетным направлением в защите растений от данных, как и других патогенов, является создание устойчивых сортов, что позволит снизить применение химических фунгицидов и служит задачам экологизации сельского хозяйства. В значительной степени этому могут способствовать данные по изучению генетики устойчивости пшеницы к грибам-возбудителям септориоза, полученные с использованием молекулярно-генетических методов. В обзоре обсуждаются особенности биологии возбудителей септориоза листьев и колоса, их распространённость в России, а также достигнутые к настоящему времени успехи в идентификации генов и локусов количественных признаков (quantitative trait loci – QTLs) пшеницы, связанных с устойчивостью, с целью дальнейшего использования этих знаний в создании устойчивых к септориозу сортов.

### Таксономическое положение грибов-возбудителей септориоза пшеницы

Септориоз одно из самых распространённых заболеваний на посевах зерновых в большинстве стран мира с умеренным климатом. Заболевание вызывают грибы, принадлежащие к отделу Ascomycota, классу Ascomycetes, подклассу Dothideomycetidae. Наиболее вре-

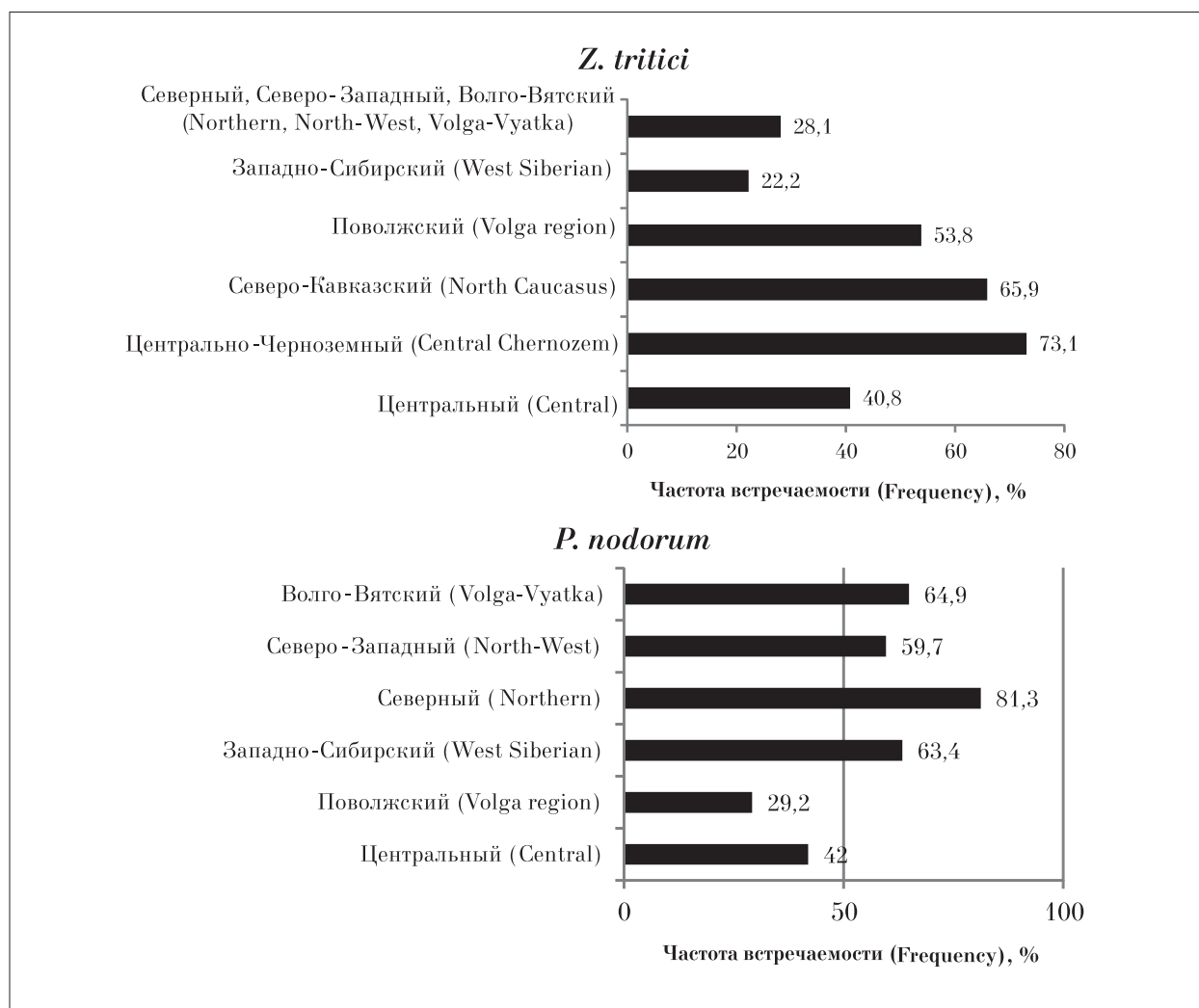
доносными для пшеницы являются два вида: 1) *Septoria tritici* Desm., современное название – *Zymoseptoria tritici* (Desm.) Quaedvlieg & Crous (телеоморфа: *Mycosphaerella graminicola* (Fuckel) J. Schroet)); и 2) *Stagonospora nodorum* (Berk.) синонимы: *Septoria nodorum* (Berk.) и *Parastagonospora nodorum* (Berk.) (телеоморфа: *Leptosphaeria nodorum* E. Müll., синоним: *Phaeosphaeria nodorum* (E. Müll) Hedjar.) [6]. Так же в нашей стране на поражённых растениях пшеницы отмечается *Stagonospora* (*Parastagonospora*) *avenae* Bissett f. sp. *triticea* T. Johnson [7, 8].

Род *Septoria* чрезвычайно велик, и в течение последних 150 лет к нему было отнесено более двух тысяч видов [9]. Таксономия септориальных грибов была пересмотрена в работах [10, 11] на основании дополнения культурально-морфологических характеристик данными секвенирования. Согласно филогенетическому анализу возбудитель септориоза листьев (*septoria tritici* blotch – STB) выделен в отдельный род *Zymoseptoria* семейства *Mycosphaerellaceae* [10], а возбудитель септориоза колоса (*septoria nodorum* blotch – SNB) отнесён к роду *Parastagonospora* семейства *Phaeosphaeriaceae* [11]. Поэтому далее в тексте статьи для обозначения этих патогенов будут использованы видовые названия: *Z. tritici* и *P. nodorum*. Сообщается, что *P. avenae* f. sp. *triticea* отличен от *P. avenae* f. sp. *avenaria*, поражающего овёс (*Avena* spp.), но его таксономическое положение требует дальнейших исследований [11].

### Симптомы заболевания и распространённость возбудителей септориоза в России

На территории России особенно широко распространён вид *Z. tritici*, который преобладает в более южных регионах (Северный Кавказ, Центрально-Чернозёмный район), а также доминирует в Поволжье (рис. 1).

*Z. tritici* поражает преимущественно листья растений. На обеих сторонах листа между жилками образуются желтовато-коричневые или ржаво-бурые пятна, в центре которых формируются мелкие, чёрные плодовые тела (пикниды) (рис. 2). Конидии *Z. tritici* нитевидные, прямые или изогнутые (35–98 x 1–3 мкм) с 3–7 перегородками. Помимо конидиальной гриб формирует сумчатую стадию (телеоморфу), известную как *M. graminicola*. На перезимовавших листьях образуются псевдотеции. Аски содержат по восемь двуклеточных аско-



**Рис. 1.** Частота встречаемости (%) возбудителей септориоза в разных зерносеющих районах Российской Федерации [12]  
**Fig. 1.** Frequency (%) of STB and SNB pathogens in different grain-growing regions of the Russian Federation [12]

спор [13–15]. Пикниды и мицелий возбудителя сохраняются на растительных остатках. Источником первичного заражения всходов являются конидии и аскоспоры, хотя основное значение при эпифитотиях имеет конидиальная стадия [16].

Часто на поражённых растениях пшеницы одновременно развивается несколько патогенных видов, вызывающих симптомы заболевания на разных частях растения [14]. Примерно в равных соотношениях *Z. tritici* и *P. nodorum* встречаются в Центральном районе Нечернозёмной зоны, а на севере и востоке европейской части России основным возбудителем септориоза является *P. nodorum* (рис. 1). Так, в Кировской области частота его встречаемости, по данным 2003 г, достигала 91,2% [17]. *P. nodorum* поражает листья, стебли, колосковые чешуйки и семена. На ко-

лосковых чешуйках появляются тёмно-бурые пятна, на которых образуются пикниды с удлиненно-цилиндрическими (15–32 x 2–4 мкм) конидиями с 1–3 перегородками (рис. 3) [14, 15, 18].

Третий вид – *P. avenae* f. sp. *triticea*, хотя и отмечен во всех высеваяющих пшеницу регионах страны, по сравнению с двумя предыдущими видами встречается гораздо реже (6,9–19,2%) [12]. В частности, в Кировской области *P. avenae* был выявлен лишь у 8,4% поражённых растений [17].

Таким образом, наибольшую опасность для пшеницы в России, как и в мире в целом, представляют *Z. tritici* и *P. nodorum*. Контроль заболевания сложен из-за высокого уровня генетического разнообразия внутри популяций патогенов, который обусловлен регулярным половым процессом в жизненном

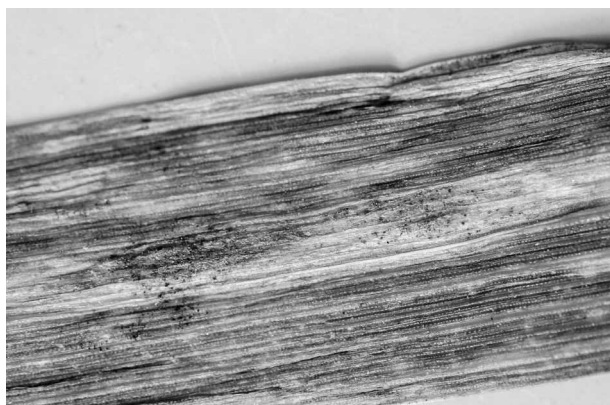


Рис. 2. Лист пшеницы, поражённой септориозом  
Fig. 2. Leaf of wheat infected by STB

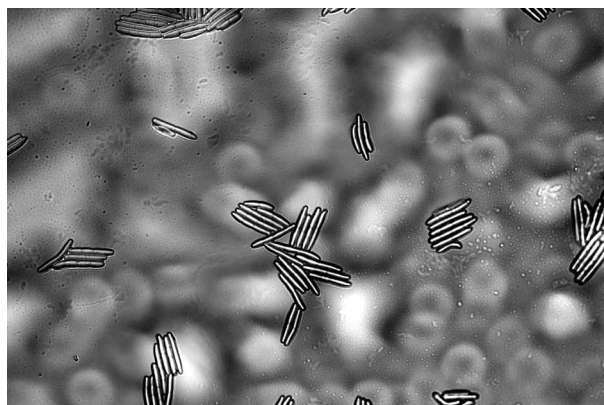


Рис. 3. Конидии *P. nodorum* на поражённых листьях пшеницы (увеличение 400)  
Fig. 3. *P. nodorum* conidia are on the infected wheat leaves (magnification 400)

цикле обоих видов [19], вследствие чего они преодолевают резистентность растений и развивают устойчивость к фунгицидам. Поэтому именно грамотная селекция на устойчивость рассматривается эффективным, экономичным и экологически безопасным подходом к борьбе с STB и SNB.

### Генетический контроль устойчивости

Многие исследователи ведут поиск источников и доноров устойчивости, используя традиционные методы селекции в сочетании с современными методами молекулярной биологии. За последние 20 лет в изучении генетики устойчивости пшеницы к септориозу был достигнут существенный прогресс [20].

**Устойчивость к STB.** Устойчивость растений к *Z. tritici* проявляется в ограничении или задержке распространения патогена в тканях и формирования пикнид [21]. Как и в случае других заболеваний растений, в устойчивости пшеницы к STB различают качественный и количественный характер [22]. Качественная резистентность сильна и обычно контролируется главными генами (major genes) устойчивости, эффективными против конкретных изолятов патогена, но не эффективными против других вирулентных изолятов (изолят-специфическая устойчивость). В этом случае взаимодействие растения с *Z. tritici* согласуется с концепцией «ген-наген». Количественная резистентность, напротив, характеризуется частичной устойчивостью и является полигенной (т.е. обусловлена QTLs с умеренными или малыми эффектами). Во многих случаях такой характер устойчивости эффективен против любых генотипов *Z. tritici* (изолят-неспецифическая устойчивость) [20].

К настоящему времени при изучении взаимодействия между сортами *T. aestivum* и изолятами *Z. tritici* идентифицирован 21 ген качественной устойчивости (*Stb*-гены), также один *Stb*-ген выявлен в *T. monococcum* (табл.). В обзоре [20] представлена исчерпывающая информация о генетике устойчивости к *Z. tritici*: приведены известные гены устойчивости (кроме *Stb19*, выявленного в 2018 г.) и соответствующие изоляты патогена, показана локализация *Stb*-генов, QTLs и сцепленные с ними маркеры.

Выявление первых генов устойчивости к STB (*Stb1–Stb3*) в 1985 г. [45] открыло возможность улучшения резистентности пшеницы путём пирамидирования нескольких *Stb*-генов. Озимые сорта Oasis и Sullivan, содержащие ген *Stb1*, сохраняют устойчивость в Индиане и соседних штатах (США) более 25 лет [33]. Сорт яровой пшеницы Tadinia с одним доминантным геном устойчивости *Stb4* в течение 30 лет использовался для контроля *Z. tritici* в Калифорнии [27]. Рядом с *Stb4* на плече хромосомы 7DS картирован ген *Stb5*, однако, нет данных о том, являются ли они аллелями одного гена [20].

Наиболее распространённый источник устойчивости к септориозу – ген *Stb6* встречается в большинстве изученных сортов [30] и придаёт устойчивость к голландскому изоляту IPO323. Изучение 226 линий *T. aestivum* из Великобритании и континентальной Европы показало, что присутствие *Stb6* связано со снижением симптомов заболевания в полевых условиях [22].

Богатым источником устойчивости служат линии синтетической гексаплоидной пшеницы, в которых идентифицированы гены: *Stb5*, *Stb8*, *Stb16q*, *Stb17*. Стоит отметить ген *Stb16q*,

Гены устойчивости пшеницы к STB, их хромосомная локализация, сцепленные маркеры и несущие *Stb*-гены сорта [20 с модификациями]  
Wheat STB resistance genes, their chromosomal localization, linked markers and cultivars carrying *Stb*-genes [20 with modifications]

Ген Gene	Устойчивые сорта Resistant cultivars	Локализация Chromosome	Маркер Markers	Ссылка Reference
<i>Stb1</i>	Bulgaria88 ( <i>Stb6</i> ), Oasis, Sullivan	5BL	Xbarc74, Xgwm335	[23, 24]
<i>Stb2</i>	Veranopolis ( <i>Stb6</i> )	1BS	Xwmc406, Xbarc008, Xwmc230	[25]
<i>Stb3</i>	Israel 493 ( <i>Stb6</i> )	7AS	Xwmc83	[26]
<i>Stb4</i>	Tadinia ( <i>Stb6</i> )	7DS	Xgwm111	[27]
<i>Stb5</i>	Synthetic6X	7DS	Xgwm44, Rc3	[28]
<i>Stb6</i>	Flame, Hereward, Shafir, Vivant, NSL92-5719, Bulgaria88 ( <i>Stb1</i> ), Senat, Amigo, Arina ( <i>Stb15</i> ), Armada, Atlas66, Ble Seigle, BonFermier, ChineseSpring, Gene, Kolben, Poros, Tadinia ( <i>Stb4</i> ), Veranopolis ( <i>Stb2</i> ), Israel 493 ( <i>Stb3</i> ), Kavkaz-K4500 ( <i>Stb7</i> , <i>Stb10</i> , <i>Stb12</i> )	3AS	Xgwm369	[29–31]
<i>Stb7</i>	Estanzuela Federal	4AL	Xwmc313, Xwmc219	[32]
<i>Stb8</i>	Sinthetic W7984	7BL	Xgwm146, Xgwm577	[33]
<i>Stb9</i>	Courtot, Tonic	2BL	Xfbb226, XksuF1b	[34]
<i>Stb10</i>	Kavkaz-K4500 ( <i>Stb6</i> , <i>Stb7</i> , <i>Stb12</i> )	1Dc	Xgwm848	[35]
<i>Stb11</i>	TE9111 ( <i>Stb6</i> , <i>Stb7</i> )	1BS	Xbarc008	[36]
<i>Stb12</i>	Kavkaz-K4500 ( <i>Stb6</i> , <i>Stb7</i> , <i>Stb10</i> )	4AL	Xwmc219	[35]
<i>Stb13</i>	DHline98S05B*01, DHline98S08C*03, Salamouni ( <i>Stb14</i> )	7BL	Xwmc396	[37]
<i>Stb14</i>	DHline98S08A*09, Salamouni ( <i>Stb13</i> )	3BS	Xwmc500, Xwmc632	[37]
<i>Stb15</i>	Riband, Arina ( <i>Stb6</i> )	6AS	Xpsr904	[38]
<i>Stb16q</i>	Synthetic W-7976	3DL	Xgwm494	[39]
<i>Stb17</i>		5AL	Xhbg247	[39]
<i>Stb18</i>	Balance	6DS	Xgpm5176, Xgpm3087	[40]
<i>Stb19</i>	Lorikeet	1D	snp_4909967, snp_1218021	[41]
<i>StbWW</i>	WW2449, WW1842, WW2451	1BS	Xbarc119b, Xwmc230, Xksum045	[42]
<i>StbSm3</i>	Salamouni ( <i>Stb13</i> , <i>Stb14</i> )	3AS	barc321, barc12	[43]
<i>TmStb1</i>	MDR043 ( <i>T. monococcum</i> )	7A <sup>m</sup>	Xbarc174	[44]

Таблица / Table



обозначенный как QTL, обеспечивал устойчивость проростков к 20 исследуемым изолятам *Z. tritici* [39].

Важным источником STB-устойчивости является линия **Кавказ-K4500, в которой выявлены гены *Stb6*, *Stb7*, *Stb10*, *Stb12* и неизвестный ген устойчивости к изоляту IPO32 на хромосоме 3A.** Кавказ-K4500 характеризуется высоким уровнем полевой устойчивости к не менее чем пяти генотипам *Z. tritici* благодаря изолят-специфичным генам устойчивости, но высоко восприимчив к изолятам, которые вирулентны для всех его *Stb*-генов [35]. Эти данные свидетельствуют о том, что *Stb*-гены могут быть кластеризованы, а их пирамидирование в одном генотипе является полезным для селекции.

Ген *Stb11*, идентифицированный в линии TE9111 на хромосоме 1BS, обеспечивает устойчивость к мексиканскому изоляту IPO90012 [36]. При этом близко к данному локусу расположены гены *Stb2* [25] и *StbWW* [42], но не установлено являются ли они одним геном, аллелями одного гена или же разными, но тесно связанными генами. Аналогично неизвестно, является ли ген *StbSm3* канадского сорта Salamouni, расположенный на хромосоме 3AS близко к локусу гена *Stb6*, аллелью этого широко распространённого гена. Помимо *StbSm3* у Salamouni выявлено ещё два гена устойчивости (*Stb13* и *Stb14*).

Достаточно распространённым *Stb*-геном в европейских сортах озимой пшеницы является ген *Stb15*, который обуславливает устойчивость к эфиопскому изоляту IPO88004. Однако, в отличие от *Stb6*, он связан с устойчивостью растений на стадии проростков [38]. Установлено, что ген *Stb18*, выявленный у сорта Balance, также стабильно экспрессируется только у проростков, хотя при взаимодействии *Stb18* с 30 изолятами *Z. tritici* разного географического происхождения, установлена его эффективность против пяти изолятов: IPO323, IPO89011 (Нидерланды), IPO98022, IPO98046 (Франция), IPO87016 (Уругвай) [40]. Не связан с устойчивостью взрослых растений и новый доминантный ген *Stb19*, обнаруженный на коротком плече хромосомы 1D у популяций F<sub>2,3</sub> сортов Lorikeet и Summit, который был эффективен в отношении трёх изолятов патогена (WAI332, WAI251, WAI161) [41].

Высоким уровнем устойчивости к *Z. tritici* характеризуется диплоидная пшеница *T. monocosmum*. На основании взаимодействия устойчивой линии MDR043 и изолята IPO323 было выявлено, что устойчивость контролируется

одним локусом (*TmStb1*), который сопоставлен с хромосомой 7A<sup>m</sup> [44].

Необходимо заметить, что описанные данные получены на основании изучения взаимодействия как зарубежных изолятов патогена, так и зарубежных генотипов пшеницы. Эффективность генов устойчивости к септориозу по отношению к российским популяциям патогена изучена в меньшей степени. По данным ВНИИ фитопатологии, при использовании 240 изолятов патогена из различных регионов России, выявлена высокая частота вирулентности в отношении сортов с генами *Stb1*, *Stb5* и *Stb7* во всех популяциях *Z. tritici*. Гены *Stb2*, *Stb3*, *Stb4* показали высокую эффективность против изолятов из Центрального, Центрально-Черноземного и Северо-Западного районов. В отношении изолятов из Северо-Кавказского района и Поволжья эффективность этих генов существенно снижалась. Высокую степень эффективности против всех региональных популяций *Z. tritici* показали гены *Stb6* и *Stb8*. Сорта с этими генами рекомендованы для селекции на устойчивость к септориозу [46]. Согласно исследованиям [7], против изолятов *Z. tritici* из Центрально-Черноземного района эффективностью обладали гены *Stb1*, *Stb4*, *Stb5*, *Stb7*, гены *Stb2*, *Stb3* были менее эффективны.

Итак, гены специфической резистентности пшеницы к изолятам *Z. tritici* из разных регионов идентифицированы и картированы в различных сортах и селекционных линиях. Качественная устойчивость, обусловленная *Stb*-генами, представляет селекционный интерес из-за существенного фенотипического проявления, что обеспечивает быстрый отбор устойчивых форм [41]. Однако, в полевых условиях резистентность к STB обычно проявляется как количественный признак, контролируемый олиго- или полигенной системой. В работе [20] сообщается об идентификации 167 связанных с STB-устойчивостью QTLs, которые распределены по всему геному. Фенотипирование этих QTLs продемонстрировало их участие на разных стадиях развития заболевания [47].

**Устойчивость к SNB.** Селекция пшеницы на устойчивость к SNB является трудной задачей из-за сложного генетического контроля признака. В нескольких работах сообщается о выявлении единичных доминантных генов устойчивости, которые обнаружены в геноме родственных для *T. aestivum* видов. В линиях твёрдой пшеницы S3-6, S9-10, S12-1, полученных от *T. timopheevii*, идентифицирован ген

*SnbTM*, локализованный на хромосоме 3A [48], также несколько генов SNB-устойчивости выявлено в геноме *Aegilops tauschii* [49]. В то же время рядом исследований показано, что резистентность пшеницы к *P. nodorum* является количественной и обеспечивается множеством генов с аддитивным эффектом. В работе [50] суммированы данные о QTLs устойчивости пшеницы к *P. nodorum*, выявленных у проростков и взрослых растений с указанием исследованных генотипов хозяина и патогена, локализации локусов в геноме и сцепленных маркеров, а также ткани растения, где проявляется устойчивость.

Генетический анализ устойчивости взрослых растений яровой и озимой пшеницы выявил несколько минорных QTLs, взаимодействующих аддитивным образом, где экспрессия генов устойчивости во флаговом листе не зависит от таковой в колосковых чешуйках. Сообщается о пяти QTLs устойчивости флагового листа, которые обнаружены на хромосомах 1B, 2A, 2D, 5A, и 5B, и о четырёх QTLs устойчивости колосовых чешуек, локализованных на хромосомах 2D, 3B, 4B и 5A [50, 51].

С применением новых высокопроизводительных методов генетического анализа данные относительно устойчивости к SNB значительно пополняются. Так, в Австралии улучшены генетические карты трёх популяций пшеницы благодаря картированию однонуклеотидных полиморфизмов с помощью iSelect 90K wheat SNP array, для уточнения локусов, связанных с устойчивостью к SNB [51]. Также группой австралийских учёных методом полногеномного анализа ассоциаций (genome wide association studies – GWAS) изучено 295 генотипов пшеницы из коллекции ВИР. При инокуляции их штаммом *P. nodorum* тоxa 13 выявлено два новых QTLs, расположенных на 2DL и 7DL [52].

Говоря о контроле заболевания SNB, важно отметить не только механизмы устойчивости, но и чувствительности хозяина к патогену. Установлено, что *P. nodorum* продуцирует различные некротрофные эффекторы, вызывающие гибель тканей хозяина во время колонизации его грибом. Эффекторы *P. nodorum* взаимодействуют с продуктами соответствующих генов чувствительности пшеницы. Распознавание ими специфического эффектора приводит к возникновению заболевания. К настоящему времени идентифицировано девять генов некротрофных эффекторов *P. nodorum* и их взаимодействий

с генами восприимчивости хозяина. Эти данные также потенциально могут быть использованы в маркерной селекции для получения устойчивых сортов пшеницы [53].

### Перспективы в селекции устойчивых сортов

Экспериментальные работы учёных разных стран позволили определить гены и локусы, связанные с устойчивостью пшеницы к STB и SNB. Эти близкие по симптомам и негативным последствиям заболевания, часто встречающиеся в поле на одном растении, имеют свои особенности в контроле устойчивости, обусловленные взаимодействием патогена и хозяина. Генетика устойчивости пшеницы к *Z. tritici* изучена детальнее, чем к *P. nodorum*. Стоит отметить, что большинство фунгицидов успешно справляются с SNB, и, несмотря на интенсивное использование, устойчивость к ним у *P. nodorum* обнаруживается редко [50]. В то время как для *Z. tritici* известно развитие устойчивости к фунгицидам разных классов [41], что требует первоочередных усилий в изучении устойчивости и внедрении этих данных в практическую селекцию пшеницы.

Устойчивость к обоим патогенам связана со сложным генетическим контролем и включает качественную и количественную составляющие. Необходимо заметить, что включение в селекционные программы качественных генов имеет свой значимый недостаток, так как сопротивление одного гена легко преодолевается быстро эволюционирующими популяциями патогена, как, например, для генов *Stb1* и *Stb4*. Однако для конструирования более длительной устойчивости можно использовать пирамидирование в одном сорте нескольких качественных и количественных генов резистентности [41].

Динамичность популяций, присущая обоим видам этих фитопатогенных грибов, требует постоянного выявления новых генов и QTLs устойчивости и изучения, лежащего в основе устойчивости механизма [47]. Чтобы помочь селекционерам создать эффективные к STB и SNB пирамиды генов, требуются детальные исследования для выявления тесно сцепленных генетических маркеров, которые позволят быстро и точно интегрировать устойчивость в новые сорта. SSR-маркеры, сцепленные с 12 *Stb*-генами [20], были реализованы в селекционных программах в Австралии, хотя немногие из этих генов до сих пор обеспечивают защиту от местной популяции *Z. tritici* [47]. Быстрое

развитие молекулярных технологий привело к внедрению маркерной селекции. Одним из последних достижений является переход от микросателлитных (SSR) к конкурентным аллель-специфичным ПЦР-маркерам (KASP), что повышает эффективность отбора с помощью маркеров. Такие маркеры разработаны для выявления гена *Stb19* [41].

### Заключение

Итак, к настоящему времени уже накоплен существенный объём данных относительно молекулярно-генетической основы устойчивости *T. aestivum* к патогенным грибам *Z. tritici* и *P. nodorum*. В то же время в сравнении с другими заболеваниями пшеницы, генетика устойчивости к STB и SNB изучена недостаточно. Например, известно, что с устойчивостью только к бурой ржавчине связано более 100 генов пшеницы [54]. В настоящее время в мире активно продолжается изучение сложного взаимодействия патогена и хозяина при септориозе пшеницы на молекулярном уровне с применением самых современных методов и включает омиксные технологии, гено- и фенотипирование, а также биоинформационный подход к интерпритации полученных данных. Внедрение генно-молекулярных знаний в создание новых устойчивых сортов пшеницы носит пока ограниченный характер, но, несомненно, будет возрастать по мере дальнейшего расширения наших представлений о взаимодействии партнёров в данной патосистеме. Это будет способствовать не только повышению эффективности селекции пшеницы на иммунитет, но и снижению объёмов применения химических средств защиты растений, неконтролируемое использование которых оказывает значительное негативное воздействие на агроценозы [55].

*Работа выполнена в рамках государственного задания по теме «Разработка подходов к внедрению в процесс селекции зерновых культур и картофеля постгеномных методов в целях повышения их адаптивности и создания устойчивых микробно-растительных ассоциаций» № 0528-2019-0008.*

### References

1. Fones H., Gurr S. The impact of *Septoria tritici* blotch disease on wheat: An EU perspective // *Fungal Genetics and Biology*. 2015. V. 79. P. 3–7. doi: 10.1016/j.fgb.2015.04.004

2. Kolomiets T.M., Pancratova L.F., Pakholkova E.V. Varieties of wheat (*Triticum* L.) from collection of Grin (USA) for use in breeding for long-term resistance to *Septoria tritici* blotch // *Sel'skokhozyanstvennaya biologiya*. 2017. No. 3. P. 561–569 (in Russian). doi: 10.15389/agrobiology.2017.3.561rus

3. Kolomiets T.M., Pancratova L.F., Skatenok O.O., Pakholkova E.V. Creating a genbank of sources of wheat varieties resistance to *Septoria tritici* blotch // *Zashchita i karantin rasteniy*. 2015. No. 7. P. 44–46 (in Russian).

4. Giligan C.A. Sustainable agriculture and plant diseases: An epidemiological perspective // *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2008. No. 1492. P. 741–759. doi: 10.1098/rstb.2007.2481

5. Sanin S.S., Nazarova L.N., Strizhekozin Yu.A., Korneva L.G., Zhokhova T.P., Polyakova T.M., Koporova T.I. Phytosanitary situation on wheat crops in the Russian Federation (1991–2008) // *Zashchita i karantin rasteniy*. 2010. No. 2. P. 69–80 (in Russian).

6. Mycobank [Internet resource] <http://www.mycobank.org> (Accessed: 21.01.20).

7. Zeleneva Yu.V., Sudnikova V.P. The impact of variety on pathogenic properties of agent *Septoria tritici* Rob. et. Desm. in conditions of Central black earth area // *Voprosy sovremennoy nauki i praktiki*. Universitet im. V.I. Vernadskogo. 2014. No. 2 (51). P. 15–20 (in Russian).

8. Zeleneva Y.V., Afanasenko O.S., Studnikova V.P. The impact of the cultivated wheat varieties on frequency of septorioses pathogen occurrence // *Grain Economy of Russia*. 2019. No. 5. P. 71–76 (in Russian). doi: 10.31367/2079-8725-2019-65-5-71-76

9. Verkley G.J.M., Crous P.W., Groenewald J.Z., Braun U., Aptroot A. *Mycosphaerella punctiformis* revisited: morphology, phylogeny, and epitypification of the type species of the genus *Mycosphaerella* (Dothideales, Ascomycota) // *Mycological Research*. 2004. No. 108. P. 1271–1282. doi: 10.1017/S0953756204001054

10. Quaedvlieg W., Kema G.H.J., Groenewald J.Z., Verkley G.J.M., Seifbarghi S., Razavi M., Crous P.W. *Zymoseptoria* gen. nov.: a new genus to accommodate *Septoria*-like species occurring on graminicolous hosts // *Molecular Phylogeny and Evolution of Fungi*. 2014. No. 26. P. 57–69. doi: 10.3767/003158511X571841

11. Quaedvlieg W., Verkley G.J.M., Shin H.D., Barreto R.W., Alfenas A.C., Swart W.J., Crous P.W. Sizing up *Septoria* // *Studies in mycology*. 2013. No. 75. P. 307–390. doi: 10.3114/sim0017

12. Pakholkova E.V., Sal'nikova N.N., Akimova E.A., Sanina A.A. Features of the spread of pathogens of *Septoria tritici* blotch on wheat crops in the Russian Federation // *Current mycology in Russia*. V. 5. Fungal problems in agriculture. Part I. Moskva: Natsionalnaya akademiya mikologii, 2015. P. 107–108 (in Russian). doi: 10.14427/cmr.2015.v.10

13. Shamray S.N. *Mycosphaerella graminicola*: features of pathogen and pathogenesis // *Vestnik*



Khar'kovskogo natsional'nogo agrarnogo universiteta. Seriya: Biologiya. 2011. No. 2. P. 25–45 (in Russian).

14. Stancheva Y. Atlas of diseases of agricultural crops. Diseases of field crops. Pensoft: Sofia–Moskva, 2003. 175 p. (in Russian).

15. Scharen A.L. Biology of the *Septoria/Stagonospora* pathogens: an overview // Proceedings of the International Septoria Workshop. Mexico, 1999. P. 19–22.

16. Dyerova T.G., Shishkin N.V., Zhukova E.V. Distribution of Septoria spots in the Rostov region // Zashchita i karantin rasteniy. 2015. No. 4. P. 29–30 (in Russian).

17. Kovalenko E.D., Sanina A.A., Pakholkova E.V. Immunological methods of creating disease-resistant varieties of grain crops. 2. Species and internal-species structure of populations of septoria leaf spot on wheat crops // Agro XXI. 2000. No. 5. P. 10–11 (in Russian).

18. Tyryshkin L.G., Kolesova M.A. The Septoria leaf blotch. The sustainability of genetic resources of cereal crops to harmful organisms. Moskva: RASKHN, 2008. P. 112–120 (in Russian).

19. McDonald B.A., Mundt C.C., Zhan J. Population genetics of *Mycosphaerella graminicola* and *Phaeosphaeria nodorum* // Proceedings of the Fifth International Septoria Workshop. Septoria and Staganospora Diseases of Cereals: A compilation of Global Research. Mexico, 1999. P. 77–82.

20. Brown J.K., Chartrain L., Lasserre-Zuber P., Sain-tenac C. Genetics of resistance to *Zymoseptoria tritici* and applications to wheat breeding // Fungal Genetics and Biology. 2015. No. 79. P. 33–41. doi: 10.1016/j.fgb.2015.04.017

21. Palmer C.L., Skinner W. *Mycosphaerella graminicola*: latent infection, crop devastation and genomics // Molecular Plant Pathology. 2002. No. 2. P. 63–70. doi: 10.1046/j.1464-6722.2002.00100.x

22. Arraiano L.S., Balaam N., Fenwick P.M., Chapman C., Feuerhelm D., Howell P., Smith S.J., Widdowson J.P., Brown J.K.M. Contributions of disease resistance and escape to the control of Septoria tritici blotch of wheat // Plant Pathology. 2009. No. 58. P. 910–922. doi: 10.1111/j.1365-3059.2009.02118.x

23. Adhikari T.B., Yang X., Cavaletto J.R. Molecular mapping of *Stb1*, a potentially durable gene for resistance to Septoria tritici blotch in wheat // Theoretical and Applied Genetics. 2004. No. 109. P. 944–953. doi: 10.1007/s00122-004-1709-6

24. Abrinbana M., Mozafari J., Shams-bakhsh M., Mehrabi R. Resistance spectra of wheat genotypes and virulence patterns of *Mycosphaerella graminicola* isolates in Iran // Euphytica. 2012. No. 186. P. 75–90. doi: 10.1007/s10681-011-0493-z

25. Liu Y., Zhang L., Thompson I.A., Goodwin S.B., Ohm H. Molecular mapping re-locates the *Stb2* gene for resistance to Septoria tritici blotch derived from cultivar Veranopolis on wheat chromosome 1BS // Euphytica. 2012. No. 190. P. 145–156. doi: 10.1007/s10681-012-0796-8

26. Goodwin S.B., Cavaletto J.R., Hale I.L., Thompson I.A., Xu S.S., Adhikari T.B., Dubcovsky J. A new map

location of gene *Stb3* for resistance to Septoria tritici blotch in wheat // Crop Science. 2015. No. 55. P. 35–43. doi: 10.2135/cropsci2013.11.0766

27. Adhikari T.B., Cavaletto R., Dubcovsky J., Giego J., Schlatter A., Goodwin S.B. Molecular mapping of the *Stb4* gene for resistance to Septoria tritici blotch in wheat // Phytopathology. 2004. No. 94. P. 1198–1206. doi: 10.1094/PHYTO.2004.94.11.1198

28. Arraiano L.S., Worland A.J., Ellerbrook C., Brown J.K.M. Chromosomal location of a gene for resistance to Septoria tritici blotch (*Mycosphaerella graminicola*) in the hexaploid wheat 'Synthetic 6x' // Theoretical and Applied Genetics. 2001. No. 103. P. 758–764. doi: 10.1007/s001220100668

29. Brading P.A., Verstappen E.C.P., Kema G.H.J., Brown J.K.M. A gen-for-gene relationship between wheat and *Mycosphaerella graminicola*, the Septoria tritici blotch pathogen // Phytopathology. 2002. No. 92. P. 439–445. doi: 10.1094/PHYTO.2002.92.4.439

30. Chartrain L., Brading P.A., Brown J.K.M. Presence of the *Stb6* gene for resistance to Septoria tritici blotch (*Mycosphaerella graminicola*) in cultivars used in wheat-breeding programmes worldwide // Plant Pathology. 2005. No. 54. P. 134–143. doi: 10.1111/j.1365-3059.2005.01164.x

31. Arraiano L.S., Brown J. Identification of isolate-specific and partial resistance to Septoria tritici blotch in 238 European wheat cultivars and breeding lines // Plant Pathology. 2006. No. 55. P. 726–738. doi: 10.1111/j.1365-3059.2006.01444.x

32. McCartney C.A., Brûle-Babel A.L., Lamari L. Inheritance of race-specific resistance to *Mycosphaerella graminicola* in wheat // Phytopathology. 2002. No. 92. P. 138–144. doi: 10.1094/PHYTO.2002.92.2.138

33. Adhikari T.B., Anderson J.M., Goodwin S.B. Identification and molecular mapping of a gene in wheat conferring resistance to *Mycosphaerella graminicola* // Phytopathology. 2003. No. 93. P. 1158–1164. doi: 10.1094/PHYTO.2003.93.9.1158

34. Chartrain L., Sourdille P., Bernard M., Brown J.K.M. Identification and location of *Stb9*, a gene for resistance to Septoria tritici blotch in wheat cultivars Courtot and Tonic // Plant Pathology. 2009. No. 58. P. 547–555. doi: 10.1111/j.1365-3059.2008.02013.x

35. Chartrain L., Berry S.T., Brown J.K.M. Resistance of the wheat line Kavkaz-K4500 L.6 A.4 to Septoria tritici blotch is controlled by isolate-specific resistance genes // Phytopathology. 2005. No. 95. P. 664–671. doi: 10.1094/PHYTO-95-0664

36. Chartrain L., Joaquim P., Berry S.T., Arraiano L.S., Azanza F., Brown J.K.M. Genetics of resistance to Septoria tritici blotch in the Portuguese wheat breeding line TE 9111 // Theoretical and Applied Genetics. 2005. No. 110. P. 1138–1144. doi: 10.1007/s00122-005-1945-4

37. Cowling S.G., Brûle-Babel A.L., Somers D.J., Lamari L. Identification and mapping of host resistance genes to Septoria tritici blotch of wheat // Phytopathology. 2004. V. 94. P. S22.

38. Arraiano L.S., Chartrain L., Bossolini E., Slatter H.N., Keller B., Brown J.K.M. A gene in European wheat cultivars for resistance to an African isolate of *Mycosphaerella graminicola* // Plant Pathology. 2007. No. 56. P. 73–78. doi: 10.1111/j.1365-3059.2006.01499.x
39. Ghaffary S.M.T., Faris J.D., Friesen T.L., Visser R.G.F., van der Lee T.J., Robert O. New broad-spectrum resistance to Septoria tritici blotch derived from synthetic hexaploid wheat // Theoretical and Applied Genetics. 2012. No. 124. P. 125–142. doi: 10.1007/s00122-011-1692-7
40. Ghaffary S.M.T., Robert O., Laurent V., Lonnet P., Margalé E., van der Lee T.J. Genetic analysis of resistance to Septoria tritici blotch in the French winter wheat cultivars Balance and Apache // Theoretical and Applied Genetics. 2011. No. 123. P. 741–754. doi: 10.1007/s00122-011-1623-7
41. Yang N., McDonald M.C., Solomon P.S., Milgate A.W. Genetic mapping of *Stb19*, a new resistance gene to *Zymoseptoria tritici* in wheat // Theoretical and Applied Genetics. 2018. No. 131. P. 2765–2773. doi: 10.1007/s00122-018-3189-0
42. Raman R., Milgate A.W., Imtiaz M., Tan M.K., Raman H., Lisle C. Molecular mapping and physical location of major gene conferring seedling resistance to Septoria tritici blotch in wheat // Molecular Breeding. 2009. No. 24. P. 153–164. doi: 10.1007/s11032-009-9280-0
43. Cuthbert R. Molecular mapping of STB resistance in hexaploid wheat (*Triticum aestivum* L.). 2011. 139 p.
44. Jing H.C., Lovell D., Gutteridge R., Jenk D., Korniyukhin D., Mitrofanova O.P., Kema G.H.J., Hammond-Kosack K.E. Phenotypic and genetic analysis of the *Triticum monococcum* – *Mycosphaerella graminicola* interaction // New Phytologist. 2008. No. 179. P. 1121–1132. doi: 10.1111/j.1469-8137.2008.02526.x
45. Wilson R.E. Inheritance of resistance to *Septoria tritici* in wheat // Septoria of Cereals: Proc. Workshop. Montana State University, 1985. P. 33–35.
46. Pakholkova E.V., Salnikova N.N., Kurkova N.A. Genetic structure of regional populations of *Mycosphaerella graminicola* (*Septoria tritici*), the septoria leaf blotch agent of wheat // Selskokhozyaystvennaya Biologiya. 2016. No. 5. P. 722–730 (in Russian). doi: 10.15389/agrobiol.2016.5.722rus
47. Figueroa M., Hammond-Kosack K.E., Solomon P.S. A review of wheat diseases – a field perspective // Molecular plant pathology. 2018. No. 6. P. 1523–1536. doi: 10.1111/mpp.12618
48. Ma H., Hughes G.R. Genetic control and chromosomal location of *Triticum timopheevii*-derived resistance to Septoria nodorum blotch in durum wheat // Genome. 1995. No. 2. P. 332–338. doi: 10.1139/g95-042
49. Murphy N.E., Loughman R., Wilson R., Lagudah E.S., Appels R., Jones M.G. Resistance to Septoria nodorum blotch in the *Aegilops tauschii* accession RL5271 is controlled by a single gene // Euphytica. 2000. No. 3. P. 227–231. doi: 10.1023/A:1003981525052
50. Francki M.G. Improving *Staganospora nodorum* resistance in wheat: a review // Crop science. 2013. V. 53. P. 355–365. doi: 10.2135/cropsci2012.06.0347
51. Francki M.G., Walker E., Li D.A., Forrest K. High-density SNP mapping reveals closely linked QTL for resistance to *Staganospora nodorum* blotch (SNB) in flag leaf and glume of hexaploid wheat // Genome. 2018. V. 61. No. 2. P. 145–149. doi: 10.1139/gen-2017-0203
52. Phan H.T., Rybak K., Bertazzoni S., Furuki E., Dinglasan E., Hickey L.T., Oliver R.P., Tan K.C. Novel sources of resistance to SNB in the Vavilov wheat collection identified by genome-wide association studies // Theoretical and Applied Genetics. 2018. No. 6. P. 1223–1238. doi: 10.1007/s00122-018-3073-y
53. Mehra L.K., Adhikari U., Ojiambo P.S., Cowger C. Septoria nodorum blotch of wheat // PreerJ Preprints. 2018. V. 6. P. e27039v2. doi: 10.7287/peerj.preprints.27039v2
54. Skolotneva E.S., Salina E.A. Resistance mechanisms involved in complex immunity of wheat against rust diseases // Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2019. V. 23. No. 5. P. 542–550 (in Russian). doi: 10.18699/VJ19.523
55. Khairullin R.M., Burkhanova G.F., Sorokan A.V., Sarvarova E.R., Veselova S.V., Cherepanova E.A., Vologin S.G., Zamalieva F.F., Maksimov I.V. To the mechanisms of antiviral activity of *Bacillus* bacteria on potato plants // Theoretical and Applied Ecology. 2019. No. 4. P. 130–135 (in Russian). doi: 10.25750/1995-4301-2019-4-130-135