

Эпифитотический процесс септориоза на сортах яровой пшеницы

Е.Ю. Торопова^{1,2}✉, О.А. Казакова^{1,2}, В.В. Пискарев³

¹ Новосибирский государственный аграрный университет, Новосибирск, Россия

² Всероссийский научно-исследовательский институт фитопатологии, р.п. Большие Вяземы, Одинцовский район, Московская область, Россия

³ Сибирский научно-исследовательский институт растениеводства и селекции – филиал Федерального исследовательского центра

Институт цитологии и генетики Сибирского отделения Российской академии наук, р.п. Краснообск, Новосибирская область, Россия

✉ e-mail: 89139148962@yandex.ru

Аннотация. Септориоз листьев и колоса яровой пшеницы – одна из наиболее экономически значимых инфекций в Сибирском регионе. В системах контроля септориоза основным экологически безопасным элементом являются устойчивые сорта, которые тормозят или останавливают развитие эпифитотического процесса путем замедления размножения возбудителей септориоза. Цель работы состояла в уточнении видового состава возбудителей септориоза по регионам Западной Сибири и сортам яровой пшеницы, исследовании эпифитотического процесса септориоза дифференцированно на листьях и колосьях сортов, а также в оценке активности семенной передачи *Parastagonospora nodorum*. Исследования проводили в 2016–2018 гг. по общепринятым методикам. В Западной Сибири септориоз листьев и колоса яровой пшеницы широко распространен: 35 % по показателю развития болезни и 90 % по распространенности. Видовой состав возбудителей септориоза представлен *P. nodorum*, *Septoria tritici* и *P. avenae* f. sp. *triticae*, причем соотношение видов изменялось по регионам. В Новосибирской области отмечено полное доминирование *P. nodorum*, *S. tritici* встречался в 13.8 раза реже, а *P. avenae* f. sp. *triticae* единично. В Тюменской области доминирование *P. nodorum* не было таким безусловным и нарушалось в некоторых географических пунктах *S. tritici* и *P. avenae* f. sp. *triticae*. В Алтайском крае во всех точках учета преобладал *P. nodorum*; *S. tritici* и *P. avenae* f. sp. *triticae* встречались повсеместно, но в 5.6 и 8.6 раза реже соответственно. Изучение сортов яровой пшеницы разного происхождения не позволило выявить иммунных к септориозу листьев и колоса форм. Установлено дифференцированное проявление признаков устойчивости к септориозу листьев и колоса, выделены сорта, сочетающие пониженную восприимчивость к септориозу и листьев, и колоса. Инфицированность семян фитопатогеном в регионах Сибири достигала 7 экономических порогов вредоносности и в значительной степени (52.5 %) определялась погодными условиями августа. Изучение коллекций сортов из трех регионов Сибири позволило выявить следующую тенденцию: наиболее активно передача *P. nodorum* с семенами сортов шла в Новосибирской области (7.6 %), в меньшей степени – в Омской (5.7 %); самая благополучная фитосанитарная ситуация была в Курганской области: сорта передавали *P. nodorum* в слабой степени (2.1 %), ниже экологического порога вредоносности.

Ключевые слова: септориоз листьев и колоса; яровая пшеница; мониторинг; *Parastagonospora nodorum*; *Septoria tritici*; *P. avenae* f. sp. *triticae*; сорт; устойчивость; семенная передача.

Для цитирования: Торопова Е.Ю., Казакова О.А., Пискарев В.В. Эпифитотический процесс септориоза на сортах яровой пшеницы. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2020;24(2):139-148. DOI 10.18699/VJ20.609

Septoria blotch epidemic process on spring wheat varieties

Е.Ю. Торопова^{1,2}✉, О.А. Kazakova^{1,2}, V.V. Piskarev³

¹ Novosibirsk State Agrarian University, Novosibirsk, Russia

² All-Russian Research Institute of Phytopathology, r. p. Bolshie Vyazemy, Odintsovo district, Moscow region, Russia

³ Siberian Research Institute of Plant Production and Breeding – Branch of the Institute of Cytology and Genetics of Siberian Branch of the Russian Academy of Sciences, Novosibirsk, Russia

✉ e-mail: 89139148962@yandex.ru

Abstract. The *Septoria* blotch of spring wheat leaves and ears is one of the most economically significant infections in the Siberian region. In the control systems of *Septoria* blotch the main ecologically safe element is resistant varieties, which are designed to slow down the pathogens reproduction rate and slow down or stop the development of the epiphytotic process. The purpose of the work was to clarify the species composition of *Septoria* blotch pathogens for West Siberian regions and spring wheat varieties, to study the epiphytotic process of *Septoria* differentially on the leaves and ears of varieties, and to evaluate the activity of seed transmission of *Parastagonospora nodorum*. Studies were carried out in 2016–2018 according to generally accepted methods. *Septoria* leaf and ear blotch of spring wheat is widespread in West Siberia and the Trans-Urals, causing a decrease in yield by up to 50 % or more with the deterioration in grain quality. The causative agents of the disease are *P. nodorum*, *Septoria tritici*, and *P. avenae* f. sp. *triticae*, and the species ratio varied across the regions and varieties, and within plant organs. In Novosibirsk Region, *P. nodorum* completely

dominated; *S. tritici* was 13.8 times less common; and *P. avenae* f. sp. *triticae* was a singleton. In Tyumen region, the dominance of *P. nodorum* was disrupted in some geographic locations by *S. tritici* and *P. avenae* f. sp. *triticae*. In Altai Krai, *P. nodorum* predominated at all points studied; *S. tritici* and *P. avenae* f. sp. *triticae* were found everywhere, but 5.6 and 8.6 times less often, respectively. The study of spring wheat varieties of different origins has not revealed any samples immune to *Septoria* blotch. A differentiated manifestation of resistance to *Septoria* leaf and ear disease has been established. Some varieties show complex resistance, combining reduced susceptibility to *Septoria* leaf and ear disease. Seed infection with *P. nodorum* in the regions of Siberia reached 7 thresholds and was largely (52.5 %) determined by the August weather conditions. The study of the collection of spring wheat varieties from three Siberian regions has revealed the following trend. Transmission of *P. nodorum* with the seeds of varieties was the most active (7.6 %) in Novosibirsk Region and somewhat weaker in Omsk Region (5.7 %). The most favorable phytosanitary situation was in Kurgan Region, where varieties transmitted *P. nodorum* to a low degree (2.1 %), below the threshold.

Key words: *Septoria* leaf and ear blotch; spring wheat; monitoring; *Parastagonospora nodorum*; *Septoria tritici*; *P. avenae* f. sp. *triticae*; variety; resistance; seed transmission.

For citation: Toropova E.Yu., Kazakova O.A., Piskarev V.V. *Septoria* blotch epidemic process on spring wheat varieties. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Selekcii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2020;24(2):139-148. DOI 10.18699/VJ20.609

Введение

В течение длительного периода времени одной из наиболее распространенных и вредоносных болезней яровой пшеницы во всех зонах ее возделывания остается септориоз листьев и колоса (Eyal, 1999; Robert et al., 2004; Назарова и др., 2010). При поражении пшеницы септориозом листья преждевременно засыхают, налив зерна идет только за счет зеленых частей стебля и колоса. Зерно формируется шуплое, с низкой натурой и массой 1000 зерен. Зерновая продуктивность яровой пшеницы падает на 25–60 %. Всхожесть и энергия прорастания семян снижаются на 7–12 % (Чулкина, 1991; Parker et al., 2004; Robert et al., 2004; Санин и др., 2015).

Основные возбудители болезни на яровой пшенице – микромицеты *Parastagonospora nodorum* (Berk.) Quaedvl., Verkley & Crous (син. *Depazea nodorum* Berk.) и *Septoria tritici* Roberge ex Desm. (син. *Zymoseptoria tritici* (Roberge ex Desm.) Quaedvl. & Crous.). Из этих двух видов грибов на яровой пшенице в Сибири преимущественное распространение имеет *P. nodorum*, отличающийся более быстрым (в 8–10 раз) прорастанием пикноспор и колонизацией ткани растения-хозяина по сравнению с *S. tritici* (Чулкина, 1991). Также отмечено распространение на пшенице *Phaeosphaeria avenaria* f. sp. *triticae* Shoem. & C.E. Vabcs. (син. *S. avenae* f. sp. *triticae*) (Торопова и др., 2019). Эти же виды наносят наибольший вред посевам озимой пшеницы (Коломиец и др., 2018). Каждый из фитопатогенов имеет определенные эпидемиологические особенности и требования к условиям окружающей среды, что обеспечивает высокую экологическую пластичность заболевания и трудность борьбы с ним. Возбудители септориоза могут существовать совместно на растении. *S. tritici* главным образом поражает листья, при этом интенсивнее развивается на молодых, чем на старых тканях. *P. nodorum* одинаково хорошо поражает как листья, так и колосья, способен жить и размножаться на мертвых тканях (Коломиец и др., 2018). Наибольшая восприимчивость к *P. nodorum* отмечена в фазу колошения и цветения (Cooke, Jones, 1970). Фаза наивысшей чувствительности пшеницы к *S. tritici* приходится на период кушения–трубкования, что преимущественно связано с повышенной влажностью воздуха в листовом пологе (Adolf et al., 1993). Представленность основных возбудителей в патогенном комплексе септориоза озимой пшеницы зависит от погоды. *S. tritici*

доминирует в годы с низкими зимними температурами и с более теплыми и дождливыми условиями в первой половине лета. *S. nodorum* преобладает в годы с более влажной погодой осеннего периода, теплыми зимами и большим количеством осадков во вторую половину лета (Санин и др., 2017).

Септориоз листьев и колоса зарегистрирован более чем в пятидесяти странах мира, преимущественно в широтах с умеренным климатом (Европа, Северная Америка, Австралия). На территории бывшего СССР септориоз особенно сильно распространен на Северном Кавказе, Урале, Украине, в Белоруссии (Назарова и др., 2010).

Внедрение ростковых трубок фитопатогенов в ткани листьев восприимчивых хозяев после прорастания пикноспор в большинстве случаев осуществляется через устьичную щель, реже – через эпидермис. Часто в одно устье проникает несколько ростков. После проникновения возбудителей отмечают слабое ветвление и рост грибов в межклетниках мезофильных клеток листа, причем большинство гиф растет вдоль листа между клетками эпидермиса и мезофилла. Этим, видимо, объясняется тот факт, что пятна септориоза часто вытянуты вдоль жилок листа. Постепенно происходит ветвление гиф, разрастание их в разных направлениях, при этом несколько раз пронизывается толща листа, межклетники заполняются мицелием (Robert et al., 2004; Назарова и др., 2010). У возбудителя септориоза листьев *S. tritici* обнаружен фитотоксин охрацин, подавляющий ростовые процессы растений-хозяев, и септорин, ингибирующий процессы окислительного фосфорилирования в растительных клетках (Eyal, 1999).

Заражение растений возбудителями септориозов происходит особенно интенсивно, если период капельного увлажнения при оптимальной температуре составляет не менее 8 ч, а относительная влажность воздуха – 98–100 %. Поэтому септориозы чаще всего развиваются в районах с достаточным увлажнением. Однако известны случаи, когда септориоз представлял опасность и в сухих районах. Это объясняется тем, что патогены могут использовать прерывистый влажный период, в результате регулярного выпадения рос (Торопова и др., 2002).

Инкубационный период септориозов в зависимости от гидротермических условий составляет от 6 до 49 дней. Регрессионный анализ показал, что 45 % изменчивости

латентного периода возбудителя обусловлено влиянием температуры, 12 % – плотностью его популяции, и только 3 % – длительностью увлажнения (Чулкина, 1991). Это свидетельствует о том, что, попав в экологическую нишу, возбудитель уже практически не зависит от увлажнения. Хотя во внешней среде на протяжении всех фаз механизма передачи (отделение от источника возбудителя инфекции, передача пропагул воздушно-капельным путем, прорастание и внедрение в ткани восприимчивых растений) его жизненный цикл в значительной мере зависит от наличия капельно-жидкой влаги (Nolan et al., 1999; Торопова и др., 2002; Назарова и др., 2010; Пахолкова, 2015).

Репродуктивный потенциал возбудителей септориозов довольно высок, до 10–15 тыс. пикноспор в одной пикниде. Между количеством пикнид и пикноспор была установлена тесная корреляционная связь ($r = 0.901$) (Чулкина, 1991).

Для образования пикнид необходима высокая относительная влажность воздуха (более 98 %). Зрелые пикниды *P. nodorum* формируются в течение 8–14 дней, *S. tritici* – 14–20 дней после инокуляции (Пахолкова, 2015). За сезон развивается от 6 до 12 генераций грибов. В конце вегетации растений-хозяев число пикнид достигает максимальной величины; на одних и тех же листьях формируются пикниды и сумки (плодовые тела) разных видов возбудителей септориоза (Коломиец и др., 2018).

Возбудители септориозов зимуют на инфицированных растительных остатках в форме мицелия, плодовых тел и пикнид, а *P. nodorum* также на поверхности или внутри семян – в форме мицелия, пикнид (Торопова и др., 2016; Санин и др., 2018). На инфицированных растительных остатках в поверхностном слое почвы или на ее поверхности возбудители сохраняются 6–18 месяцев, а в почве на глубине пахотного слоя – до конца июня–июля. При этом 1 г растительных остатков в почве содержит 1.5–6 млн спор возбудителя, на поверхности почвы – 52–63 млн спор. Жизнеспособность как пикноспор в пикнидах, так и особенно аскоспор в сумках бывает высокой, достигая 100 % в фазу колошения яровой пшеницы, когда происходит массовое заражение растений (Чулкина, 1991; Торопова и др., 2002; Санин и др., 2018).

Способность пикноспор к распространению после освобождения из пикнид связана с дождем. Ветер без дождя не может переносить споры, так как они покрыты клейкой массой, которая в отсутствие влаги приклеивает их к субстрату. По мере удаления от источника инфекции популяция спор уменьшается. Далее 500 м споры обычно не обнаруживаются. В вертикальном направлении споры в массе поднимаются до 75 см, а на высоте 150 см они отсутствуют (Eyal, 1999; Торопова и др., 2002; Robert et al., 2004; Санин и др., 2018).

Освобождение аскоспор из перитециев возможно только во время дождя, причем этот процесс растянут и может длиться несколько месяцев. Аскоспоры переносятся на несколько (2–3) километров.

Развитие септориоза в значительной степени зависит от гидротермических условий. При низкой влажности воздуха споры не выделяются из пикнид и не распространяются. Поэтому вспышки болезни приходятся на годы со значительным выпадением осадков, при максимальной

температуре воздуха не выше 30 °С, а среднесуточной – в пределах 14–21 °С. Поражение корневыми гнилями даже в слабой степени (3–10 %) усиливает развитие септориоза (Торопова и др., 2002; Торопова, 2005; Назарова и др., 2010; Санин и др., 2015).

Снижение интенсивности обработки почвы и накопление на ее поверхности инфицированных растительных остатков привело к увеличению в 2–2.5 раза частоты эпифитотий септориоза в лесостепи Западной Сибири за последние 10 лет. Поскольку в этот период у яровой и озимой пшеницы интенсифицировалась семенная передача основного возбудителя болезни *P. nodorum*, ежегодно создавались предпосылки для формирования ранних очагов болезни (Торопова и др., 2018). Эпифитотийное развитие очагов септориоза, при котором болезнь на верхних листьях достигает экономического порога вредоносности (ЭПВ = 15–20 %), происходит, когда за декаду выпадает в 3 раза больше осадков по сравнению со среднесуточными данными при температуре 14–22 °С. Болезнь при этом развивается со скоростью до 2–3 % в сутки, что требует применения фунгицидов (Торопова, 2005; Санин и др., 2015).

Передача *P. nodorum* через семена вызывает раннее появление септориоза на coleoptile и прикорневых листьях в фазы всходов–кущения. Между заражением семян и всходов нет линейной зависимости. Заражение семян на 5–10 % уже может привести к развитию эпифитотии септориоза при благоприятных погодных условиях (Чулкина, 1991; Санин и др., 2015; Торопова и др., 2018).

Возбудители септориозов имеют г-стратегию жизненного цикла. Характерные признаки г-стратегии фитопатогенов: многочисленные (6–12) генерации конидиального (пикниды с пикноспорами) спороношения при благоприятных условиях, высокая скорость передачи возбудителей, полициклический, изменчивый тип динамики эпифитотического процесса. Стратегия фитосанитарных мероприятий против септориозов состоит в снижении скорости размножения возбудителей и развития эпифитотического процесса до уровня ниже ЭПВ. Это достигается за счет сортовой и физиологической устойчивости растений и предупреждения вертикальной передачи *P. nodorum* через семена.

Создание устойчивых сортов является наиболее перспективным и экологически безопасным компонентом систем интегрированной защиты яровой пшеницы от септориоза листьев и колоса. Трудность практической селекции пшеницы на устойчивость к септориозу заключается в том, что этот признак нестабилен, варьирует во времени и в пространстве и контролируется множеством механизмов (Коломиец и др., 2018). Редко встречаются генотипы с комплексной устойчивостью: сорта могут быть устойчивы к одному виду патогена и восприимчивы к другому (Jenkins, Jones, 1981). Одно время полагали, что пшеница вообще не обладает устойчивостью к *P. nodorum* (Scharen, Krupinsky, 1970; Broennimann, 1975). Однако дальнейшие исследования показали, что ситуация не столь однозначна (Mullaney et al., 1981; Du et al., 1999).

Стабильный прогресс наблюдается в выведении устойчивых сортов пшеницы к *S. tritici*. Отечественными исследователями выделен ряд сортов, которые рекомендованы

для включения в селекционные программы в качестве источников и доноров устойчивости к возбудителю (Коломиец и др., 2018).

Устойчивость к септориозу может быть как количественной (горизонтальной), так и изолят-специфичной (вертикальной) (Тырышкин, Ершова, 2004; Коломиец и др., 2017). В настоящее время у пшеницы идентифицировано 17 генов устойчивости к *S. tritici* (*Stb1–Stb17*). Благодаря генетическому анализу в патосистеме «пшеница–*M. graminicola*» было доказано взаимодействие «ген-наген» (Коломиец и др., 2017). Недавними исследованиями установлены некоторые биохимические механизмы устойчивости мягкой пшеницы к септориозу (Веселова и др., 2018, 2019). Устойчивые к септориозу формы мягкой пшеницы выделены и за рубежом (Van Ginkel, Rajaram, 1999; Simón et al., 2003; Robert et al., 2004). Одним из аспектов, затрудняющих поиск устойчивых к септориозу форм растений, является недооценка многокомпонентности видового состава возбудителей септориоза и недостаточная изученность региональной представленности видов в патогенном комплексе болезни. Кроме того, нередко при оценке устойчивости растений не проводят дифференцированного учета пораженности листьев и колосьев, хотя она может определяться разными механизмами.

Цель работы состояла в уточнении видового состава возбудителей септориоза по регионам Западной Сибири и сортам яровой пшеницы, исследовании эпифитотического процесса септориоза дифференцированно на листьях и колосьях сортов, а также в оценке активности семенной передачи *P. nodorum*.

Материалы и методы

Исследования проводили в 2016–2018 гг. в лесостепной зоне Западной Сибири. Учет септориоза листьев и колоса выполняли с использованием международной шкалы (Чулкина и др., 2017) в производственных условиях хозяйств региона. Для уточнения видового состава возбудителей септориоза образцы пораженных растений и растительные остатки пшеницы собирали на полях в конце вегетации пшеницы, отбирая по 10–20 пораженных листьев в каждой точке учета. Для определения видов грибов фрагменты пораженной ткани с плодовыми телами помещали на предметные стекла в каплю воды и через 10–15 мин просматривали при малом увеличении микроскопа. По форме и размеру вышедших из пикнид спор устанавливали вид гриба и его распространенность, в процентах от общего числа исследованных пикнид (Пыжикова и др., 1988). Исследование септориоза листьев и колоса на сортах и сортообразцах яровой пшеницы было проведено на естественном инфекционном фоне с использованием коллекции ФИЦ Институт цитологии и генетики (ИЦиГ) СО РАН. Коллекция состояла из 10 сортов из пяти регионов Российской Федерации и 13 зарубежных образцов из восьми стран. Площадь под каждым сортом (сортообразцом) составляла от 3 до 10 м² в трехкратной повторности.

По степени поражения сорта разделяли на следующие группы: 0–5 % – высокоустойчивые; 6–20 % – устойчивые; 21–40 % – слабовосприимчивые; 41–65 % – восприимчивые; 66–100 % – высоковосприимчивые (Санин и др., 2015).

Отбор семян для анализа осуществляли в хозяйствах Новосибирской, Томской, Тюменской областей, Алтайского и Красноярского краев. Оценка семян на зараженность *P. nodorum* проводили по авторской методике (Чулкина и др., 2017). За годы исследований проанализировано в общей сложности 258 партий семенного зерна 53 сортов яровой пшеницы.

В северной лесостепи Новосибирской области 2016 г. был засушливым (ГТК = 0.81), 2017 и 2018 гг. влажными (ГТК = 1.26 и 1.33 соответственно), что существенно сказалось на напряженности естественного инфекционного фона.

Результаты и обсуждение

Мониторинг септориоза в агроценозах озимой и яровой пшеницы Новосибирской, Томской, Кемеровской, Курганской, Тюменской областей и Алтайского края, проведенный в 2016–2018 гг., установил повсеместное распространение септориоза на яровых сортах пшеницы. Развитие болезни варьировало от 5 до 35 %, а распространенность достигала 90 %. Несмотря на значительное разнообразие погодных условий, сортов и технологий возделывания яровой пшеницы, к фазе колошения в большинстве агроценозов возникала критическая ситуация, требующая принятия оперативных мер защиты яровой пшеницы от септориоза листьев и колоса (Торопова и др., 2019).

Первые единичные очаги септориоза на нижних листьях яровой пшеницы при передаче возбудителя с инфицированных растительных остатков наблюдались в 2016 и 2017 гг. во второй-третьей декадах июня, в 2018 г. в связи с поздним посевом, в первой-второй декаде июля. При этом сначала появлялся *P. nodorum* (июнь–начало июля), затем *S. tritici* (конец июля–август).

Сравнение погодных условий в годы, контрастные по развитию и распространенности септориоза, показало, что эпифитотии болезни умеренной и значительной интенсивности начинались при выпадении от 76 до 111 мм осадков при средней температуре воздуха 16.7 °С. Благоприятные для септориоза годы отличались увеличением количества осадков в критические для заражения растений периоды в среднем в 6.7 раза и понижением температуры воздуха в среднем на 2.5 °С.

Климатический тренд, характеризующийся потеплением и повышением контрастности погодных условий вегетационного периода, оказался благоприятным для возбудителей инфекции, привел к повышению частоты эпифитотий септориоза яровой пшеницы в регионах его распространения, включая Западную Сибирь (Левитин, 2015; Торопова и др., 2016). Результаты наших исследований совпадают с данными публикаций по росту распространения септориоза пшеницы в европейской части России (Санин и др., 2017; Гуляева и др., 2019).

Видовой состав возбудителей септориоза листьев и колоса яровой пшеницы был представлен *P. nodorum*, *S. tritici* и *P. avenae* f. sp. *triticae*, причем соотношение видов изменялось по регионам (табл. 1). На инфицированных листьях возделываемых в Сибири сортов яровой пшеницы присутствовали пикниды *P. nodorum*, *S. tritici* и *P. avenae* f. sp. *triticae*. По усредненным данным, в шести точках отбора образцов в Новосибирской области

Таблица 1. Видовой состав возбудителей септориоза на листьях яровой пшеницы по регионам Сибири, 2016–2018 гг., %

Регион	<i>P. nodorum</i>	<i>S. tritici</i>	<i>P. avenae</i> f. sp. <i>triticae</i>
Алтайский край	77.2 ± 6.6	13.8 ± 1.9	9.0 ± 1.1
Новосибирская область	92.5 ± 8.9	6.7 ± 0.9	0.8 ± 0.1
Тюменская область	68.0 ± 7.1	24.0 ± 3.2	8.0 ± 1.2

выявлено безусловное доминирование *P. nodorum*. *S. tritici* встречался в 13.8 раза реже, представленность *P. avenae* f. sp. *triticae* в патогенном комплексе септориоза была единичной.

Исследование видовой состава возбудителей септориоза в Тюменской области показало значительное разнообразие по точкам отбора проб. Так, в двух точках при доминировании *P. nodorum* вторую позицию занял *P. avenae* f. sp. *triticae*, а не *S. tritici*, тогда как на листьях пшеницы из третьей точки, кроме *P. nodorum*, других возбудителей не выявлено. На листьях пшеницы из четвертой точки отбора Тюменской области выявлено доминирование *S. tritici*, причем в трех пунктах из пяти *P. avenae* f. sp. *triticae* вносил существенный вклад в патогенный комплекс возбудителей септориоза на яровой пшенице, чего не отмечалось в Новосибирской области.

В Алтайском крае во всех точках учета доминировал *P. nodorum*. *S. tritici* и *P. avenae* f. sp. *triticae* встречались повсеместно, но в 5.6 и 8.6 раза реже основного возбудителя болезни соответственно. *P. avenae* f. sp. *triticae* встречался на листьях яровой пшеницы в агроценозах Алтая в 11.3 раза чаще, чем в Новосибирской области, т. е. его вклад в патогенный комплекс септориоза был гораздо более существенным.

Таким образом, выявлены существенные различия в видовом составе возбудителей септориоза яровой пшеницы по регионам Западной Сибири, что следует принимать во внимание при создании популяций возбудителей для искусственного заражения растений в ходе практической селекции на устойчивость сортов. Сравнение представленных выше данных с результатами аналогичных исследований в 1980-х гг. (Чулкина, 1991) свидетельствует о некоторых изменениях видовой состава возбудителей септориоза, который стал более разнообразным по регионам. Следует отметить появление в патогенном комплексе септориоза во всех точках отбора проб *P. avenae* f. sp. *triticae*, чего не наблюдалось 40 лет назад. Изменение видовой состава, возможно, связано как с климатическими вариациями, так и с изменением технологий возделывания яровой пшеницы.

Различия видовой состава возбудителей септориоза листьев по сортам коллекции ФИЦ ИЦиГ СО РАН Новосибирского района Новосибирской области показаны в табл. 2. Согласно представленным данным, на сортах коллекции в фазу полной спелости яровой пшеницы встречались три возбудителя септориоза: *P. nodorum*, *S. tritici*, *P. avenae* f. sp. *triticae*. Основным возбудителем септориоза листьев и колоса был *P. nodorum* (в среднем 85.4 % патогенного комплекса). Второе место по распространению на листьях принадлежит пикнидам *S. tritici* (11.8 %) с максимальным показателем 20 % на сортах Кайыр и

КВС Аквилон. Самую ограниченную распространенность имел *P. avenae* f. sp. *triticae*, он выявлен только на восьми сортах, средняя распространенность составила 2.8 %. Полученные данные свидетельствуют о преимущественно региональной приуроченности видовой композиции фитопатогенов. Сорта разного географического происхождения инфицировались фитопатогенами по региональному типу, характерному для Новосибирской области.

Оценка устойчивости коллекции из 23 сортов яровой пшеницы к септориозу листьев и колоса в северной лесостепи Приобья показала отсутствие иммунных к возбудителям септориоза форм растений (табл. 3).

Формирование очагов септориоза ежегодно начиналось на злаковых травах – мятлике луговом и еже сборной, где развитие болезни на первую дату учета (5–7 июля) уже достигало 60 %. К этому времени на озимой пшенице симптомы септориоза выявлялись на втором и третьем листе сверху и составляли в среднем 10 %. На яровой пшенице в первой декаде июля признаки септориоза (3 %) были отмечены только на нижних листьях.

Годы исследований были влажными, и погодные факторы благоприятствовали развитию болезни. На фазе начала налива все сорта имели признаки поражения септориозом, однако напряженность эпифитотического процесса существенно различалась как по сортам, так и по учетным органам в оба года. Так, в 2017 г. на флаговых листьях сортов яровой пшеницы развитие болезни колебалось от 0 до 40 %, а пораженность колоса варьировала от 0 до 10 %. В 2018 г. флаговые листья поражались на тех же сортах более равномерно – от 0 до 15 %, а колосья, напротив, более контрастно – от 0 до 30 %. Была выявлена тенденция дифференцированного проявления устойчивости сортов к септориозу листьев и колоса. Коэффициент корреляции развития септориоза листьев и септориоза колоса по сортам составил: $r = 0.414 \pm 0.280$.

Наиболее устойчивыми к септориозу листьев, при умеренном поражении колоса, были сорта новосибирской селекции Сибирская 17 и Обская 2. В оба года исследований флаговый лист у них поражался на спорадическом уровне, обеспечивая налив зерна. Однако полученное зерно могло инфицироваться *P. nodorum* и приводить к возникновению ранних очагов септориоза при посеве семян в следующем году.

Устойчивость к септориозу колоса показали сорта Оренбургская 23 (Оренбургская область), Ария (Курганская область), а также зарубежные сорта NIL Thatcher Lr13 (Канада), Кайыр (Казахстан), Mayon 1 (Сирия), КВС Аквилон (Германия), которые имели на фазе налива или непораженные, или спорадически пораженные колосья в оба года исследований. Флаговые листья перечисленных сортов поражались септориозом на уровне 10–20 %.

Таблица 2. Видовой состав возбудителей септориоза на сортах яровой пшеницы в фазу полной спелости, %

Происхождение	Сорт, сортообразец	<i>P. nodorum</i>	<i>S. tritici</i>	<i>P. avenae</i> f. sp. <i>triticae</i>
Россия, Новосибирская область	Новосибирская 15	85	10	5
	Новосибирская 31	90	10	0
	Сибирская 17	95	5	0
	Обская 2	85	15	0
Россия, Оренбургская область	Оренбургская 23	90	10	0
Россия, Кировская область	Вятчанка	95	5	0
Россия, Тюменская область	Тюменочка	80	10	10
Россия, Курганская область	Ария	85	10	5
	Фора	80	10	10
	Зауралочка	90	10	0
Канада	NIL Thatcher Lr13	90	10	0
	NIL Thatcher Lr2c	85	10	5
Китай	Long Chun 7 Hao	85	15	0
	Ke Zhuang	90	10	0
США	UI Alta Blanca	80	5	10
	UI Pettit	75	15	10
Казахстан	Кайыр	80	20	0
	Достык	85	15	0
Швейцария	Quarna	90	10	0
Сирия	Mayon 1	85	15	0
Германия	КВС Аквилон	70	20	10
Таджикистан	K65835	90	10	0
	K65834	85	15	0
Среднее		85.4	11.8	2.8

Комплексную устойчивость к септориозу и листьев, и колоса на фазе начала налива продемонстрировали сорта Вятчанка (Кировская область), Тюменочка (Тюменская область), Зауралочка (Курганская область), а также зарубежные сорта NIL Thatcher Lr2c (Канада), Long Chun 7 Hao и Ke Zhuang (Китай), Достык (Казахстан), Quarna (Швейцария). Эта группа сортов поражалась листовой и колосовой формами септориоза в слабой степени, а отечественные сорта Тюменочка и Зауралочка имели на фазе начала налива полностью здоровый колос при слабом поражении флагового листа.

Учеты, проведенные на фазе молочной спелости, показали, что распространенность септориоза достигла 100 % на всех без исключения сортах. Комплексную пониженную восприимчивость на фазе молочной спелости проявили отечественные сорта Оренбургская 23 и Вятчанка, а также Long Chun 7 Hao из Китая. Они имели умеренную, на уровне ЭПВ (20 %), пораженность листьев и колоса в конце вегетации.

Дисперсионный анализ показал, что сила влияния фактора «условия года» на развитие септориоза листьев составила 17.9–25.4 % и была достоверна на 1 % уровне значимости, тогда как сила влияния фактора «сорт» была в 3.5–10 раз ниже и не всегда статистически достоверна.

Учитывая способность одного из возбудителей септориоза, микромицета *P. nodorum*, использовать семена в

качестве фактора передачи во времени и создавать ранние очаги болезни, мы оценили интенсивность инфицирования семян сортов яровой пшеницы по регионам Сибири (табл. 4).

Максимальная инфицированность партий семян септориозом весной 2016 г. (год производства семян 2015) была отмечена в Томской области, где она достигала 36 %, что составляет более 7 ЭПВ (Чулкина и др., 2017). В Красноярском крае инфицированность семян достигала 2.5 ЭПВ, в остальных регионах – около 2 ЭПВ. Исключением стал Алтайский край, где в 2015 г. сложились благоприятные для получения качественных семян условия и максимальная инфицированность составила 7 %.

Весной 2017 г. инфицированность отдельных партий семян яровой пшеницы возбудителем септориоза достигала 4.4 ЭПВ. При этом средняя зараженность семян только из Новосибирской области достигала ЭПВ, остальные регионы предоставили на анализ семена умеренного инфицирования, в среднем ниже ЭПВ.

По весенним исследованиям 2018 г. инфицированность семян яровой пшеницы *P. nodorum* достигала экономического порога вредоносности только в отдельных партиях, при этом средняя зараженность семян из всех обследованных регионов не достигала ЭПВ. Самая высокая инфицированность семян была отмечена в более увлажненной Томской области, самая благополучная ситуация по

Таблица 3. Развитие септориоза листьев и колоса на сортах яровой пшеницы в фазу начала налива по годам, %

Происхождение	Сорт, сортообразец	Флаговый лист			Колос		
		2017 г.	2018 г.	Среднее	2017 г.	2018 г.	Среднее
Россия							
Новосибирская область	Новосибирская 15	10.0	1.0	5.5	5.0	30.0	17.5
	Новосибирская 31	10.0	1.0	5.5	0	20.0	10.0
	Сибирская 17	1.0	0	0.5	1.0	20.0	10.5
	Обская 2	1.0	1.0	1.0	0	20.0	10.0
Оренбургская область	Оренбургская 23	15.0	5.0	10.0	0	0	0
Кировская область	Вятчанка	5.0	1.0	3.0	1.0	0	0.5
Тюменская область	Тюменочка	5.0	5.0	5.0	0	0	0
Курганская область	Ария	20.0	5.0	12.5	1.0	0	0.5
	Фора	20.0	5.0	12.5	1.0	10.0	5.5
	Зауралочка	5.0	5.0	5.0	0	0	0
Зарубежные страны							
Канада	NIL Thatcher Lr13	1.0	15.0	8.0	1.0	1.0	1.0
	NIL Thatcher Lr2c	5.0	5.0	5.0	1.0	0	0.5
Китай	Long Chun 7 Hao	5.0	5.0	5.0	1.0	1.0	1.0
	Ke Zhuang	0	5.0	2.5	0	5.0	2.5
США	UI Alta Blanca	20.0	5.0	12.5	1.0	5.0	3.0
	UI Pettit	15.0	5.0	10.0	5.0	0	2.5
Казахстан	Кайыр	10.0	5.0	7.5	1.0	0	0.5
	Достык	5.0	5.0	5.0	1.0	0	0.5
Швейцария	Quarna	0	1.0	0.5	1.0	1.0	1.0
Сирия	Mayon 1	20.0	1.0	10.5	1.0	0	0.5
Германия	KBC Аквилон	0	10.0	5.0	1.0	1.0	1.0
Таджикистан	K65835	20.0	5.0	12.5	10.0	1.0	5.5
	K65834	40.0	10.0	25.0	10.0	5.0	7.5
Среднее		9.9	4.6	7.2	1.9	5.2	3.6

Таблица 4. Инфицированность семян яровой пшеницы *P. nodorum* по регионам Сибири и годам производства, %

Регион	2015 г.	2016 г.	2017 г.	2018 г.	Среднее
Томская область	15.0±2.64	3.3±0.61	4.0±0.53	14.3±2.56	9.2±1.65
Кемеровская область	6.0±0.92	4.6±0.69	1.6±0.22	5.3±0.82	4.4±0.68
Новосибирская область	5.2±0.85	5.2±0.81	1.7±0.20	10.2±2.21	5.6±1.12
Красноярский край	5.0±0.82	3.5±0.52	1.8±0.22	–	–
Тюменская область	4.2±0.71	1.8±0.23	1.8±0.24	12.2±2.40	5.0±0.95
Алтайский край	2.9±0.48	2.7±0.46	0.6±0.13	7.3±1.21	3.4±0.62
Среднее	6.4±1.12	3.5±0.70	1.9±0.21	9.9±1.89	

Примечание. Сила влияния фактора «регион» – 15.1 % (уровень значимости 5 %), фактора «год» – 52.5 % (уровень значимости 1 %). Прочерк – измерения не проводились.

септориозу выявлена в Алтайском крае, где созревание зерна летом и в сентябре 2017 г. в большинстве районов проходило в сухую погоду. В целом инфицированность семян яровой пшеницы под посев в 2018 г. была ниже, чем в предыдущие годы.

На семенах яровой пшеницы производства 2018 г. *P. nodorum* был выявлен в значительных количествах, во

всех регионах среднее инфицирование семенных партий превышало ЭПВ. На семенах из Томской и Тюменской областей распространенность септориоза достигала 7 ЭПВ, что следует считать сильной эпифитотией (Чулкина, 1991; Торопова и др., 2002). Порог вредоносности септориоза был превышен на 70 % партий, причем на 38.5 % он был превышен более чем в 2 раза. В большинстве регионов

Таблица 5. Зараженность септориозом семян яровой пшеницы коллекций сортов по регионам производства

Сорт	Зараженность септориозом, %
Селекционный участок ИЦиГ СО РАН, Новосибирская область	
Новосибирская 47	9.0
Новосибирская 16	6.0
Новосибирская 41	6.0
Новосибирская 14	5.0
Новосибирская 31	7.0
Новосибирская 18	12.0
Новосибирская 29	6.0
Новосибирская 15	10.0
Обская 2	10.0
Среднее	7.9
Селекционный участок Курганского НИИСХ, Курганская область	
Зауралочка	3.0
Исеть	2.0
Терция	2.0
Десятка	1.0
Ария	1.0
Радуга	3.0
Арка	3.0
Среднее	2.1
Селекционный участок Омского ГАУ, Омская область	
Уралосибирская	9.0
Омская 36	8.0
Сигма 2	4.0
Элемент 22	3.0
Омская 42	7.0
Сигма 2	5.0
Столыпинская	4.0
Среднее	5.7

Западной Сибири вегетация 2018 г. была достаточно увлажненной, характеризовалась эпифитотийным распространением септориоза листьев и колоса, что обеспечило *P. nodorum* благоприятные условия для инфицирования семян. В целом весенний анализ 2019 г. выявил самую высокую за последние годы инфицированность семян, что создало предпосылки для раннего возникновения эпифитотического процесса септориоза во всех регионах Сибири. Согласно дисперсионному анализу, сила влияния фактора «регион», отражающего климат и технологии возделывания, на инфицированность семян яровой пшеницы *P. nodorum* в 3.4 раза ниже, чем влияние погодных условий года. В более влажной Томской области инфицированность семян яровой пшеницы влаголюбивым фитопатогеном *P. nodorum* была в среднем по годам в 2 раза выше по сравнению с наименее увлажненным Алтайским

краем, где производство зерна яровой пшеницы сосредоточено преимущественно в засушливых теплых зонах. Коэффициенты корреляции между инфицированностью семян *P. nodorum* и суммой осадков в августе составляли по годам и регионам $(0.746 \pm 0.135) \dots (0.872 \pm 0.126)$ и были достоверны на 5 % уровне значимости. Представленные данные свидетельствуют об актуальности контроля и ограничения вертикальной передачи *P. nodorum* с семенами сортов яровой пшеницы.

Анализ семян яровой пшеницы с селекционных участков Новосибирской, Курганской и Омской областей свидетельствует о некоторых различиях в активности семенной передачи *P. nodorum* в благоприятные для септориоза годы (табл. 5). Все сорта коллекции ИЦиГ СО РАН обеспечили передачу патогенного микромицета на уровне ЭПВ или в 2.4 раза выше; устойчивых к вертикальной передаче сортов выявлено не было. Разница в активности вертикальной передачи *P. nodorum* между сортами достигала 2.4 раза. В Курганской области сорта передавали *P. nodorum* в 3.8 раза слабее, ни на одном из сортов зараженность семян не достигла ЭПВ. По признаку инфицированности семян сорта различались до 3 раз. В Омской области ситуация была промежуточной: передача фитопатогена с семенами происходила в среднем на 25 % менее активно, чем в Новосибирской области, и в 2.7 раза активнее по сравнению с Курганской областью. В коллекции Омского ГАУ были выявлены четыре сорта с передачей возбудителя септориоза на уровне или выше пороговой до 1.8 раза. Межсортовые различия по изучаемому параметру достигали 2.3 раза.

Заключение

Многолетние исследования показали, что септориоз листьев и колоса яровой пшеницы широко распространен в регионах Сибири (до 35 % по показателю развития болезни и 90 % по распространенности), что свидетельствует об актуальности селекции сортов на устойчивость к болезни. При разработке селекционных программ следует принимать во внимание видовой состав возбудителей септориоза, который представлен *P. nodorum*, *S. tritici* и *P. avenae* f. sp. *triticae* и характеризуется существенными различиями по регионам. В Новосибирской области отмечено полное доминирование *P. nodorum*; *S. tritici* встречался в 13.8 раза реже, а представленность *P. avenae* f. sp. *triticae* была единичной. В Тюменской области наряду с общим доминированием *P. nodorum* в некоторых географических пунктах преобладали *S. tritici* и *P. avenae* f. sp. *triticae*. В Алтайском крае во всех точках учета доминировал *P. nodorum*; *S. tritici* и *P. avenae* f. sp. *triticae* встречались повсеместно, но в 5.6 и 8.6 раза реже соответственно.

Современные сорта яровой пшеницы разного происхождения не имеют полного иммунитета к септориозу, а характеризуются только устойчивостью или слабой восприимчивостью к болезни. Было установлено независимое проявление признаков устойчивости к септориозу листьев и септориозу колоса. Коэффициенты корреляции развития септориоза листьев и колоса составили по годам и сортам: $r = (0.323 \pm 0.241) \dots (0.414 \pm 0.280)$. Часть сортов показала относительную устойчивость к септориозу листьев при сильном поражении колоса, другие, на-

против, были устойчивы к септориозу колоса при сильном поражении листового аппарата. На основании этих данных можно сделать осторожное предположение о различной генетике устойчивости к септориозу колоса и листьев. Комплексную пониженную восприимчивость показали сорта Оренбургская 23 (Оренбургская область), Ария (Курганская область) и зарубежные сорта NIL Thatcher Lr13 (Канада), Кайыр (Казахстан), Mayon 1 (Сирия), КВС Аквилон (Германия). Они поражаются листовой и колосовой формами септориоза в слабой степени, а отечественные сорта Тюменочка (Тюменская область) и Зауралочка (Курганская область) имели на фазе начала налива полностью здоровый колос при слабом поражении флагового листа и могут считаться наиболее перспективным источником устойчивости.

В селекционном процессе следует также контролировать активность вертикальной передачи *P. nodorum* с семенами, поскольку семенная передача возбудителя септориоза значительно усиливает инфекционную нагрузку на растения. Инфицированность семян фитопатогеном в регионах Сибири достигала 7 ЭПВ и в значительной степени определялась погодными условиями августа. Изучение коллекций сортов яровой пшеницы из трех регионов Сибири позволило выявить следующую тенденцию: наиболее активно передача *P. nodorum* с семенами сортов шла в Новосибирской области (7.6 %), несколько слабее в Омской области (5.7 %), наиболее благополучная фитосанитарная ситуация была в Курганской области, сорта передавали *P. nodorum* в слабой степени (2.1 %), ниже ЭПВ.

Список литературы / References

Веселова С.В., Бурханова Г.Ф., Нужная Т.В., Максимов И.В. Роль НАДФН-оксидазного сигнального каскада в развитии устойчивости мягкой яровой пшеницы к возбудителю септориоза *Stagonospora nodorum* Berk. Изв. Уфимского научного центра РАН. 2018;3(1):66-74.
[Veselova S.V., Burkhanova G.F., Nuzhnaya T.V., Maksimov I.V. Effect of NADPH oxidases cascade on mechanisms regulating defense common wheat reactions under the disease *Stagonospora nodorum* blotch. Izvestiya Ufimskogo Nauchnogo Tsentra Rossiyskoy Akademii Nauk = Proceedings of the RAS Ufa Scientific Center. 2018;3(1):66-74. (in Russian)]

Веселова С.В., Бурханова Г.Ф., Нужная Т.В., Румянцев С.Д., Максимов И.В. Влияние хозяин-специфического токсина SnTOX3 патогена *Stagonospora nodorum* на сигнальный путь этилена и редокс-статус растений мягкой яровой пшеницы. Вавиловский журнал генетики и селекции. 2019;23(7):856-864.
[Veselova S.V., Burkhanova G.F., Nuzhnaya T.V., Rumyantsev S.D., Maksimov I.V. Effect of the host-specific toxin SnTOX3 from *Stagonospora nodorum* on ethylene signaling pathway regulation and redox-state in common wheat. Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii = Vavilov Journal of Genetics and Breeding. 2019;23(7): 856-864.]

Гульязева Е.И., Шайдаюк Е.Л., Левитин М.М., Маслова И.В., Колесникова О.А., Вусатюк М.П. Фитосанитарное состояние зерновых культур на Северо-Западе России в 2018 г. Защита и карантин растений. 2019;5:30-31.
[Gulyaeva E.I., Shaidayuk E.L., Levitin M.M., Maslova I.V., Kolesnikova O.A., Vusatyuk M.P. Phytosanitary state of grain crops in the North-West of Russia in 2018. Zashchita i Karantin Rasteniy = Plant Protection and Quarantine. 2019;5:30-31. (in Russian)]

Коломиец Т.М., Панкратова Л.Ф., Пахолкова Е.В. Сорта пшеницы (*Triticum L.*) из коллекции GRIN (США) для использования в

селекции на длительную устойчивость к септориозу. С.-х. биология. 2017;52(3):561-569. DOI 10.15389/agrobiology.2017.3.561rus.

[Kolomiets T.M., Pankratova L.F., Pakholkova E.V. Wheat (*Triticum L.*) cultivars from GRIN collection (USA) selected for durable resistance to *Septoria tritici* and *Stagonospora nodorum* Blotch. Selskokhozyaystvennaya Biologiya = Agricultural Biology. 2017; 52(3):561-569. DOI 10.15389/agrobiology.2017.3.561eng.]

Коломиец Т.М., Шаманин В.П., Пахолкова Е.В., Панкратова Л.Ф., Сальникова Н.Н., Шепелев С.С., Потоцкая И.В., Аbugалиева А., Моргунов А.И. Скрининг гексаплоидных синтетических линий и сортов яровой мягкой пшеницы на устойчивость к септориозу. Вестн. Омского ГАУ. 2018;3(31):13-26.

[Kolomiets T.M., Shamanin V.P., Pakholkova E.V., Pankratova L.F., Salmnikova N.N., Shepelev S.S., Pototskaya I.V., Abugaliev A., Morgunov A.I. Screening of hexaploid synthetic wheat lines and spring bread wheat variety for resistance to *Septoria* blotch. Vestnik Omskogo GAU = Bulletin of the Omsk State Agrarian University. 2018;3(31):13-26. (in Russian)]

Левитин М.М. Микроорганизмы в условиях глобального изменения климата. С.-х. биология. 2015;50(5):641-647. DOI 10.15389/agrobiology.2015.5.641rus.

[Levitin M.M. Microorganisms and global climate change. Selskokhozyaystvennaya Biologiya = Agricultural Biology. 2015;50(5): 641-647. DOI 10.15389/agrobiology.2015.5.641eng.]

Назарова Л.Н., Корнева Л.Г., Жохова Т.П., Полякова Т.М., Саннин С.С. Эпидемиологическая ситуация по септориозу на пшенице в 2001–2009 годах. Защита и карантин растений. 2010;10: 18-20.

[Nazarova L.N., Korneva L.G., Zhokhova T.P., Polyakova T.M., Sanin S.S. Epidemiological situation with *Septoria* disease on wheat in 2001–2009. Zashchita i Karantin Rasteniy = Plant Protection and Quarantine. 2010;10:18-20. (in Russian)]

Пахолкова Е.В. Скорость развития листостебельных инфекций зерновых культур. Защита и карантин растений. 2015;3:39-40.

[Pakholkova E.V. The rate of leaf-stem infections development on cereal crops. Zashchita i Karantin Rasteniy = Plant Protection and Quarantine. 2015;3:39-40. (in Russian)]

Пыжикова Г.В., Саннина А.А., Курахтанова Т.И. Септориоз зерновых культур. М., 1988.

[Pyzhikova G.V., Sanina A.A., Kurakhtanova T.I. Septoria Blotch on Cereal Crops. Moscow, 1988. (in Russian)]

Саннин С.С., Корнева Л.Г., Поляков Т.М. Прогноз риска развития эпифитотий септориоза листьев и колоса пшеницы. Защита и карантин растений. 2015;3:33-36.

[Sanin S.S., Korneva L.G., Polyakov T.M. Forecasting the risk of epiphytotic developing of *Septoria* leaf and ear on wheat. Zashchita i Karantin Rasteniy = Plant Protection and Quarantine. 2015;3: 33-36. (in Russian)]

Саннин С.С., Пахолкова Е.В., Карлова Л.В., Рулева О.М., Франчук Л.И. Влияние погодных факторов на представленность *S. tritici* и *S. nodorum* в популяции возбудителей септориоза озимой пшеницы. В: Эпидемии болезней растений: мониторинг, прогноз, контроль: сб. материалов междунар. конф. Большие Вяземы, 2017;1:81-84.

[Sanin S.S., Pakholkova E.V., Karlova L.V., Rulyova O.M., Franchuk L.I. Influence of weather factors on *S. tritici* and *S. nodorum* representation in a winter wheat *Septoria* blotch agent population. In: Epidemics of Plant Diseases: Monitoring, Prognosis, Control: Proc. of the Int. conf. Bolshie Vyazemy, 2017;1:81-84. (in Russian)]

Саннин С.С., Пахолкова Е.В., Саннина А.А., Карлова Л.В., Корнева Л.Г. Эпидемиология септориоза пшеницы: формирование инфекционных потенциалов возбудителей. Защита и карантин растений. 2018;5:25-29.

[Sanin S.S., Pakholkova E.V., Sanina A.A., Karlova L.V., Korneeva L.G. Epidemiology of wheat leaf blotch: formation of infectious potentials of pathogens. Zashchita i Karantin Rasteniy = Plant Protection and Quarantine. 2018;5:25-29. (in Russian)]

- Торопова Е.Ю. Экологические основы защиты растений от болезней в Сибири. Новосибирск, 2005.
[Toropova E.Yu. Ecological Fundamentals of Plant Protection Against Diseases in Siberia. Novosibirsk, 2005. (in Russian)]
- Торопова Е.Ю., Казакова О.А., Пискарев В.В., Порсев И.Н., Христов Ю.А. Роль сортов и фунгицидов в контроле септориоза яровой пшеницы. *Агрохимия*. 2019;5:66-75. DOI 10.1134/S0002188119050107.
[Toropova E.Yu., Kazakova O.A., Piskarev V.V., Porsev I.N., Khristov Yu.A. The role of varieties and fungicides in the control of spring wheat septorios. *Agrokhimiya = Agrochemistry*. 2019;5:66-75. DOI 10.1134/S0002188119050107. (in Russian)]
- Торопова Е.Ю., Казакова О.А., Селюк М.П. Мониторинг септориоза яровой пшеницы в лесостепи Западной Сибири. *Достижения науки и техники АПК*. 2016;30(12):33-35.
[Toropova E.Yu., Kazakova O.A., Selyuk M.P. Monitoring of *Septoria* blight on spring wheat in the forest-steppe of Western Siberia. *Dostizheniya Nauki i Tekhniki APK = Achievements of Science and Technology of AIC*. 2016;30(12):33-35. (in Russian)]
- Торопова Е.Ю., Казакова О.А., Селюк М.П., Инсебаева М.К., Кириченко А.А., Филипчук О.Д., Квитко А.В. Инфицированность семян пшеницы возбудителем септориоза *Parastagonospora nodorum* Berk. *Достижения науки и техники АПК*. 2018;32(12):15-19. DOI 10.24411/0235-2451-2018-11204.
[Toropova E.Yu., Kazakova O.A., Selyuk M.P., Insebaeva M.K., Kirichenko A.A., Filipchuk O.D., Kvitko A.V. Contamination of wheat seeds with *Parastagonospora nodorum* Berk. *Dostizheniya Nauki i Tekhniki APK = Achievements of Science and Technology of AIC*. 2018;32(12):15-19. DOI 10.24411/0235-2451-2018-11204. (in Russian)]
- Торопова Е.Ю., Стецов Г.Я., Чулкина В.А. Эпифитотологические основы систем защиты растений. Под ред. В.А. Чулкиной. Новосибирск, 2002.
[Toropova E.Yu., Stetsov G.Ya., Chulkina V.A. Epiphytological Grounds of Plant Protection Systems. Chulkina V.A. (Ed.). Novosibirsk, 2002. (in Russian)]
- Тырышкин Л.Г., Ершова М.А. Наследование устойчивости образца мягкой пшеницы MN81330 к септориозу. *Генетика*. 2004;40(4):565-568.
[Tyryshkin L.G., Ershova M.A. Inheritance of resistance to *Septoria* blotch in common wheat sample MN81330. *Russ. J. Genet*. 2004;40(4):454-457.]
- Чулкина В.А. Биологические основы эпифитотологии. М., 1991.
[Chulkina V.A. Biological Fundamentals of Plant Epidemiology. Moscow, 1991. (in Russian)]
- Чулкина В.А., Торопова Е.Ю., Стецов Г.Я., Кириченко А.А., Мармулева Е.Ю., Гришин В.М., Казакова О.А., Селюк М.П. Фитосанитарная диагностика агроэкосистем. Под ред. Е.Ю. Тороповой. Барнаул, 2017.
[Chulkina V.A., Toropova E.Yu., Stetsov G.Ya., Kirichenko A.A., Marmuleva E.Yu., Grishin V.M., Kazakova O.A., Selyuk M.P. Phytosanitary Diagnosis of Agroecosystems. Toropova E.Yu. (Ed.). Barnaul, 2017. (in Russian)]
- Adolf B., Schoff U., Verreet J.A. Effect of infection with *Septoria tritici* of different growth stages of wheat (GS 25 to GS 59) an dry matter production, nitrogen uptake and yield. *Meded. Jc. Landbauw wetensch.* 1993;53(3):1167-1174.
- Broennimann A. Contributions to genetics of tolerance towards *Septoria nodorum* Berk. in wheat (*Triticum aestivum* L.). *J. Plant Breed*. 1975;75:138-160.
- Cooke B.M., Jones D.G. The epidemiology of *S. tritici* and *S. nodorum*. II. Comparative studies of head infection by *S. tritici* and *S. nodorum* on spring wheat. *Trans. Br. Mycol. Soc.* 1970;56:121-125.
- Du C.G., Nelson L.R., McDaniel M.E. Diallel analysis of gene effects conditioning resistance to *Stagonospora nodorum* (Berk.) in wheat. *Crop Sci.* 1999;39(3):686-690.
- Eyal Z. The *Septoria tritici* and *Stagonospora nodorum* blotch diseases of wheat. *Eur. J. Plant Pathol.* 1999;105(7):629-641.
- Jenkins P.D., Jones D.G. The effect of dual inoculation of wheat cultivars with *S. tritici* and *S. nodorum*. *Phytopathologische Zeitschrift*. 1981;101(3):210-221.
- Mullaney E.J., Martin J.M., Scharen A.L. Generation mean analysis to identify and partition the components of genetic resistance to *Septoria nodorum* in wheat. *Euphytica*. 1981;31:539-545.
- Nolan S., Cooke B.M., Monahan F.J. Studies on the interaction between *Septoria tritici* and *Stagonospora nodorum* in wheat. *Eur. J. Plant Pathol.* 1999;105(9):917-925.
- Parker S.R., Welham S., Paveley N.D., Foulkes J., Scott R.K. Tolerance of *Septoria* leaf blotch in winter wheat. *Plant Pathol.* 2004;53(1):1-10.
- Robert C., Bancal M.-O., Nicolas P., Lannou Ch., Ney B. Analysis and modelling of effects of leaf rust and *Septoria tritici* blotch on wheat growth. *J. Exp. Bot.* 2004;55(399):1079-1094.
- Scharen A.L., Krupinsky J.M. Cultural and inoculation studies of *Septoria nodorum*, cause of glume blotch of wheat. *Phytopathology*. 1970;60(10):1480-1485.
- Simón M.R., Cordo C.A., Perelló A.E., Struik P.C. Influence of nitrogen supply on the susceptibility of wheat to *Septoria tritici*. *J. Phytopathol.* 2003;151(5):283-289.
- Van Ginkel M., Rajaram S. Breeding for resistance to the *Septoria/ Stagonospora* blights of wheat. In: Van Ginkel M., McNab A., Krupinsky J.M. (Eds.). *Septoria and Stagonospora Diseases of Cereals: a Compilation of Global Research: Proc. of the Fifth Int. Septorial Workshop*. Mexico, 1999:117-126.

ORCID ID

V.V. Piskarev orcid.org/0000-0001-9225-5227

Благодарности. Работа поддержана бюджетными проектами Всероссийского НИИ фитопатологии (0598-2015-0001) и ФИЦ ИЦиГ СО РАН (№ 0324-2019-0039).

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 16.07.2019. После доработки 18.01.2020. Принята к публикации 21.01.2020.