

ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ИССЛЕДОВАНИЯ ГРИБОВ – ВОЗБУДИТЕЛЕЙ БОЛЕЗНЕЙ ЗЕРНОВЫХ КУЛЬТУР

М.М. Левитин*, О.С. Афанасенко, Т.Ю. Гагкаева, Ф.Б. Ганнибал,
Е.И. Гультяева, Н.В. Мироненко

Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, Санкт-Петербург

*ответственный за переписку, e-mail: mark_levitin@rambler.ru

Нашим коллегам Людмиле Александровне Михайловой
и Андрею Петровичу Дмитриеву посвящается

Более 40 лет в ВИЗР проводятся популяционные исследования фитопатогенных грибов. За эти годы накоплен обширный материал, защищены не одна кандидатские и докторские диссертации, опубликовано большое количество печатных работ. В этой статье кратко обсуждаются основные результаты этих исследований и обосновывается значимость популяционных исследований в фитопатологии. На основе собственных исследований авторов статьи рассматриваются методы популяционных исследований, особенности в анализе структуры и установления ареалов популяций грибов с учетом специализации к растениям-хозяевам, особенности жизненных циклов, трофности, систем размножения, миграционных и рекомбинационных возможностей, обсуждаются механизмы изменчивости популяций. Знания структуры популяции того или иного патогена, ареала, занимаемого популяцией, закономерностей изменчивости популяций важны для управления популяциями в агроценозах, для создания болезнеустойчивых сортов, и в целом, агротехнологий нового поколения.

Ключевые слова: популяции, фитопатогенные грибы, бурая ржавчина пшеницы, пиренофороз пшеницы, сетчатая пятнистость ячменя, темно-бурая пятнистость злаков, фузариоз, альтернариоз

Поступила в редакцию: 25.08.2019

Принята к печати: 02.12.2019

Введение

Популяции фитопатогенных грибов отличаются от популяций других эукариотических организмов тем, что на их структуре отразилась длительная коэволюция паразита и хозяина. В этой сопряженной эволюции грибы влияли на генетическую структуру растительных популяций, а последние оказывали влияние на генетическую структуру патогенов. Таким образом, получается двоякая направленность – действия растений отражаются на соотношении генотипов в популяции паразита, а возбудители болезней выступают как регуляторы популяционного разнообразия растений в центрах их происхождения. Растения и грибы находятся в одной целостной системе, где каждый может быть причиной эволюционной сегрегации ее членов.

В ВИЗР исследования взаимоотношений в системах хозяин - паразит были начаты в 30-е годы идентификацией физиологических рас у патогенных грибов (Федотова, 1936).

В начале 70-х годов в лаборатории иммунитета растений к болезням ВИЗР была сформирована генетическая группа, которая начала заниматься непосредственно популяционно-генетическими исследованиями

с возбудителями бурой ржавчины пшеницы и сетчатой пятнистости ячменя (Михайлова Л. А, Левитин М.М., Афанасенко О.С.). Появились аспиранты, новые молодые исследователи, новые объекты исследований.

В данной статье мы попытались кратко обобщить многолетние работы, проводимые в ВИЗР, и на их основе представить современное состояние и направления популяционных исследований фитопатогенных грибов.

Объектами исследований служили вредоносные для злаков виды грибов: *Puccinia triticina* Erikss. – возбудитель бурой ржавчины пшеницы, *Pyrenophora tritici-repentis* (Died.) Drechsler – возбудитель пиренофороза пшеницы, *Pyrenophora teres* f. *teres* Drechsler – возбудитель сетчатой пятнистости ячменя, *Bipolaris sorokiniana* Shoemaker – возбудитель темно-бурой пятнистости злаков, виды родов *Fusarium* Link и *Alternaria* Nees. Грибы различались не только по специализации к определенным растениям-хозяевам, но и по жизненным циклам, трофности, системам размножения, миграционным и рекомбинационным возможностям.

Методы популяционных исследований фитопатогенных грибов

Популяционные исследования фитопатогенных грибов стали развиваться после разработки американским фитопатологом Э. Стекменом методики анализа вирулентности ржавчинных грибов (Стекман, Харрар, 1969). Им был создан набор сортов-дифференциаторов, позволяющий тестировать расы возбудителя стеблевой ржавчины пшеницы. Появилась возможность изучать структуру и

изменчивость популяций ржавчинных грибов по признаку вирулентности.

В 50-х годах прошлого столетия были разработаны методы анализа генетической дифференциации популяций фитопатогенных грибов, основанные на концепции взаимоотношений в патосистемах «ген-на-ген» (Flor, 1942). В 80-х годах в практику популяционного анализа был включен метод электрофореза белков (Левонтин, 1974).

Результаты электрофоретического анализа позволяли определять генетические расстояния между популяциями, аллельное разнообразие, гетерозиготность и т.д.

Непосредственно генетический анализ структуры популяций стал интенсивно развиваться после разработки методов генотипирования изолятов грибов с помощью УП-ПЦР (ПЦР с универсальными праймерами) (Булат, Мироненко, 1996).

В настоящее время арсенал методов для популяционных исследований значительно расширился и включает новые типы молекулярных маркеров, например, AFLP, SNP и SSR, возможности скоростного секвенирования и, что очень важно, современные биоинформационные технологии.

Достижения в методах секвенирования ДНК и «аналитических подходах» значительно увеличили точность и достоверность параметров, характеризующих генетическую структуру популяции организма.

Структура популяций фитопатогенных грибов

Природные популяции фитопатогенных грибов состоят из клонов, имеющих общее происхождение и занимающих определенную территорию. Популяции полиморфны по морфолого-физиологическим и биохимическим признакам, по генам вегетативной совместимости, по вирулентности, агрессивности и другим признакам. Для фитопатогенных грибов одним из основных признаков является вирулентность. В наших популяционных исследованиях этому признаку уделялось особое внимание.

В 80-е годы Л.А. Михайловой было начато изучение структуры популяций *Puccinia triticina*. Установлено существование европейской популяции возбудителя, западно-азиатской и кавказской (Михайлова, Васильев, 1985). В каждой популяции был определен фенотипический состав, который менялся в связи с введением в производство новых сортов пшеницы. Так, на Кавказе в 1988, 1989, 1990 гг. доминировал фенотип 322, в 1991 г. он был замещен фенотипом 722. В эти же годы в европейском регионе доминировал фенотип 430, но в 1991–1993 гг. доминирующим стал фенотип 772.

В 2000 годах эти исследования были продолжены Е.И. Гульяевой (2018). За период 2001–2018 гг. изучено свыше 5000 изолятов, собранных в разных регионах России и определено 329 фенотипов, 105 из которых были представлены в двух и более регионах, а остальные были оригинальными и отмечались единично. Проведенный анализ выявил изменение внутривидовой структуры региональных популяций по фенотипическому составу в 2010 годах, по сравнению с предыдущим десятилетием. До 2010 г. во всех российских популяциях были широко распространены фенотипы групп F-, B-, C-, D- у которых наблюдалась ассоциация авирулентности к TcLr1 с авирулентностью к TcLr2a (P1P2a). Частоты этих фенотипов были выше в дагестанской, северокавказских и центрально-европейских популяциях. В 2008–2011 гг. отмечается резкое снижение частот этих фенотипов. На смену им во всех регионах приходят фенотипы групп P-, M-, L-, N-, вирулентные к Lr1 и авирулентные к Lr2a (p1P2a). Распределение этих фенотипов в регионах РФ было сходным с фенотипами P1P2a. Наиболее распространенными во

Количество различных генотипов изолятов в популяции и частоты аллелей взятых в анализ генов (или анонимных локусов) – параметры, по которым оценивают генетическое разнообразие популяций и, в частности, вклад полового и бесполого типов размножения в структуру популяции патогена (Мироненко, 2004).

При анализе популяций оценивается также клональная фракция, коэффициент генетической дифференциации, генный поток (Дьяков, 1998).

Особый интерес представляют результаты генотипирования анаморфных видов грибов. Выявляемое для некоторых видов большое генетическое разнообразие внутри популяций позволяет выдвинуть гипотезу о существовании половой стадии у грибов данного вида. Современные молекулярно-генетические и статистические методы анализа популяций позволяют «определить их структуру, установить ареалы популяций, выявить пути миграции возбудителей болезней и предложить стратегию размещения генов устойчивости» (Левитин, Мироненко, 2016).

все годы исследований были фенотипы групп TH- и TG-. При этом их представленность по регионам существенно различалась. Частоты их были выше в Западной Сибири и на Урале, чем в европейской части РФ. Фенотипы вирулентные к Lr19 были выше представлены в Поволжье, на Урале и Западной Сибири, где возделываются сорта с этим геном. С 2010 года в Западной Сибири и на Урале в наших исследованиях отмечается появление и нарастание фенотипов вирулентных к Lr9. Именно в этих регионах, начиная с 2000-х годов, стали широко выращивать сорта с этим геном. В 2013 году выявлено расширение ареала этих изолятов. Они выявлены в ЦЧР и Поволжье, где также начали возделывать сорта с Lr9.

Несмотря на произошедшие изменения в составе региональных популяций *P. triticina* по вирулентности, дагестанские и западно-азиатские образцы популяций достоверно отличались от европейских и волжских, т.е. структура распределения популяций в 2001–2017 гг. соответствовала ранее определенной Л.А. Михайловой (1996).

Особый интерес представляют многолетние исследования вирулентности дагестанской популяции ДОС ВИР. Они начаты Л.А. Михайловой и А.П. Дмитриевым в 1970 годах (Михайлова, 1972; Дмитриев и др., 1976). Общими для всех лет исследований при анализе дагестанской популяции были сорта или линии с 9 генами устойчивости (Lr1, Lr2a, Lr3a, TcLr10, TcLr14, TcLr16, TcLr17, TcLr18, Lr26), что позволяет оценить динамику вирулентности дагестанской популяции патогена в ретроспективе (47 лет). Основные изменения дагестанской популяции преимущественно затрагивали частоты вирулентности к линиям с генами Lr1, Lr2a и Lr26. С 1970 по 1974 г. наблюдалось плавное нарастание численности клонов, вирулентных к Lr1 и Lr2a (p1p2a). С 1980 г. наблюдался процесс плавного снижения их численности до практически полного отсутствия вирулентных клонов в периоды 1986–1989 и 1991–1993 гг. В 1985 и 1990 гг. наблюдалось скачкообразное увеличение численности клонов, авирулентных к Lr1, Lr2a (P1P2a), затем следовали периоды низкой их численности. В 1994–1995 гг. численность клонов P1, P2 несколько выросла, но оставалась относительно стабильной

до 2011 г. С 2011 г. наблюдается резкое изменение популяции. До 2011 г. наблюдали ассоциацию аллелей p1p2a или P1P2a, т. е. изоляты, авирулентные (вирулентные) к TcLr1, были также авирулентны (вирулентны) к TcLr2a. С 2011 г. в дагестанской популяции, как и в других российских, наблюдается повышение частот вирулентности к гену *Lr1*, при отсутствии изменений в частотах к гену *Lr2a*. Вирулентность к гену *Lr26* нарастала скачкообразно с 2001 г. по 2010 г. и спонтанно варьировала в последующий период. Частоты вирулентности патогена к линиям TcLr3a, TcLr10, TcLr14a, TcLr16, TcLr18 были стабильно высокими во все годы исследований (от 70 до 100%). Вирулентность к TcLr17 варьировала от 32 до 100% в 1970–1982 гг. и достигла 100% в 1983–2017 гг.

Определенную стабильность дагестанской популяции можно объяснить высоким генетическим разнообразием растений-хозяев на данной территории и отсутствием целенаправленного селективного отбора со стороны генетически однородных сортов (Гульязева и др., 2018). Основная ее изменчивость была связана с вирулентностью к линиям с малоэффективными генами *Lr1*, *Lr2a*, *Lr2b*, *Lr15* и *Lr26*. При этом, длительный «срок полезной жизни» сохраняется для генов *Lr9* и *Lr19*, несмотря на то, что их эффективность утрачена в других регионах России. Вероятно, это обусловлено слабым генным потоком между европейскими образцами популяций и дагестанской.

Возбудитель желтой пятнистости листьев пшеницы (пиренофороз) *Pyrenophora tritici-repentis* распространен практически по всей территории России. Структура популяций этого гриба изучалась по ряду признаков, но основными следует считать признак вирулентности и токсинообразования. В ВИЗРе Л.А. Михайловой с сотрудниками (2002) были разработаны методы культивирования этого гриба и создан набор сортов дифференциаторов для характеристики вирулентности изолятов из различных по географическому происхождению популяций гриба (Михайлова и др., 2007, 2010). Из 8 известных рас, выявляемых на сортах дифференциаторах, некоторые расы встречались только в отдельных географических зонах (Михайлова и др., 2007; Мироненко и др., 2019а). Так, в северо-кавказской популяции присутствовали раса 1 и 2, а в северо-западной 1 и 8. Раса 7 отсутствовала на северо-западе, в Краснодарском крае, в Челябинской и Омской областях, а раса 6 вообще не обнаружена в России (выявлена в Финляндии). Южные популяции были более разнообразны по расовому составу, а северные популяции оказались более вирулентными к сортам-дифференциаторам.

Известно, что гриб *P. tritici-repentis* продуцирует хозяин-специфичные токсины, которые индуцируют симптомы некроза или хлороза при взаимодействии с соответствующими им генами восприимчивости. В настоящее время описаны токсины Ptr ToxA, Ptr ToxB и Ptr ToxC, которые взаимодействуют с генами восприимчивости *Tsn1*, *Tsc2* и *Tsc1*, соответственно (Ciuffetti et al., 2010). При анализе популяций по частоте встречаемости генов, контролирующих токсинообразование, показано, что в «южных» популяциях 100% изолятов содержат ген *ToxA*, в «северных» и западносибирских – от 5.5 до 66%, ген *ToxB* отсутствует в популяциях гриба на территории России (Мироненко и др., 2015, 2019а).

Генетическая структура популяций гриба *P. tritici-repentis* изучена с помощью RAPD (Mironenko et al., 2007) и микросателлитных (SSR) маркеров (Мироненко и др. 2016а). Анализ популяций сделан по 9 наиболее полиморфным SSR локусам, для которых выявлено 75 аллелей. Большинство изолятов в популяциях были представлены уникальными гаплотипами. Внутрипопуляционная изменчивость изолятов по молекулярным маркерам составила 86.4%. Популяции *P. tritici-repentis* обладали низким генным разнообразием и наличием более высокой доли клональной фракции в северо-кавказской популяции в сравнении с популяцией северо-запада.

Анализ результатов многолетних исследований структуры географических популяций *P. teres f. teres* с использованием международного набора сортов-дифференциаторов (Afanasenko et al., 2009) позволил выявить высокую гетерогенность популяций по признаку вирулентности, которая может быть связана с наличием половой рекомбинации (Afanasenko, 2001; Afanasenko et al., 2009). В 44 изученных популяциях из России (Северо-Западный, Северный, Центрально-Черноземный и Северо-Кавказский регионы), Белоруссии, Чехии, Дании, Швеции, Канады и Сирии выявлено 153 расы на девяти сортах-дифференциаторах. Самое высокое разнообразие по расовому составу выявлено в образцах популяций из Северо-западного региона РФ, самое низкое – в популяциях из Чехии. Отмечены популяции, для которых характерно наличие «уникальных» рас, что, по-видимому, является результатом постоянного расообразовательного процесса, который в большей степени связан с наличием половой рекомбинации (Анисимова и др., 2017).

Гриб *F. graminearum* является опасным патогеном, вызывающим экономически значимые заболевания зерновых культур. До недавнего времени гриб *F. graminearum* рассматривался как единый вид, распространенный во всем мире. Однако мультилокусный молекулярный анализ штаммов гриба различного географического происхождения выявил как минимум 15 морфологически сходных, но филогенетически различающихся линий, получивших ранг видов, называемых видами комплекса *F. graminearum* (FGSC), таких как: *F. austroamericanum* (линия *F.gr.1*), *F. meridionale* (линия *F.gr.2*), *F. boothii* (линия *F.gr.3*), *F. mesoamericanum* (линия *F.gr.4*), *F. acaciae-mearnsii* (линия *F.gr.5*), *F. asiaticum* (линия *F.gr.6*), *F. graminearum sensu stricto* (линия *F.gr.7*), *F. cortaderiae* (линия *F.gr.8*), *F. brasiliense* (линия *F.gr.9*) и другие (O'Donnell et al 2000, 2004; Starkey et al 2007). Согласно исследованиям, эти филогенетические виды имеют биогеографическую приуроченность, например, *F. graminearum sensu stricto* (линия *F.gr.7*) доминирует в Европе и на Севере Америки, в то же время как на территории Китая в основном встречается *F. asiaticum* (линия *F.gr.6*) (O'Donnell et al., 2000, 2004, Láday et al., 2004; Gale et al., 2002). Известно, что *F. graminearum* продуцирует трихотеценовые микотоксины группы В, которые могут быть разделены на дезоксиниваленол (ДОН) и ниваленол (НИВ) хемотипы. Продукты ДОН подразделяются на 3-ацетат ДОН или 15-ацетат ДОН (3-Ац ДОН и 15-Ац ДОН) хемотипы, в зависимости от того, какая из ацетильных производных в процессе биосинтеза накапливается в больших количествах (Jennings et al., 2004; Kimura et al., 2007). Показано, что хемотипы гриба с различной

частотой встречаются в различных регионах (Pasquali et al., 2016).

Проведенный анализ морфолого-культуральных, физиологических, биохимических и молекулярно-генетических маркеров штаммов *F. graminearum* различного географического происхождения с включением штаммов с территории России показал значительную их изменчивость. На основании полиморфизма анализированных маркеров было показано, что дальневосточная популяция значительно более гетерогенна по сравнению с европейской популяцией гриба и что уровень дивергенции между ними достаточно высок (Gagkaeva, Yli-Mattila, 2004).

Дальнейшие исследования, основанные на мультилокусном анализе ДНК штаммов гриба, показали доминирование на территории страны вида *F. graminearum sensu stricto* (линия *F.gr.7*) и позволили выявить на дальнем Востоке еще два других вида из FGSC, филогенетически близких к азиатской группе видов – новый для территории России вид *Fusarium vorosii* B. Tóth, Varga, Starkey, O'Donnell, H. Suga & T. Aoki и новый для науки

вид *Fusarium ussurianum* T. Aoki, Gagkaeva, Yli-Mattila, Kistler & O'Donnell (Yli-Mattila et al., 2009). Сравнительный анализ кластеров генов ответственных за биосинтез трихотеценовых токсинов у гриба *F. graminearum*, выявил, что все штаммы российского происхождения относятся к ДОН хемотипу, но при этом отмечены различия в частоте встречаемости 3-Ац ДОН и 15-Ац ДОН в популяциях гриба *F. graminearum* на территории России. Все штаммы из северо-кавказского региона относятся к 15-Ац ДОН хемотипу, штаммы гриба с северо-западной территории характеризуются как 3-Ац ДОН хемотип, в тоже время как среди штаммов гриба дальневосточного происхождения и из ЦЧР выявлены оба хемотипа (Гагкаева, Ули-Маттила, 2007; Yli-Mattila, Gagkaeva, 2010).

Признак вирулентности является важнейшим показателем при анализе структуры популяций фитопатогенных грибов. Поэтому мониторинг структуры популяции по вирулентности и анализ изменчивости этого признака является первоочередной задачей фитопатолога.

Ареалы популяций

Первые исследования по установлению ареалов популяций возбудителя бурой ржавчины пшеницы были проведены Л.А. Михайловой в 80-е годы прошлого столетия. Образцы популяций были собраны в 5 географических точках Северного Кавказа, 24 точках европейской части и в 8 точках азиатской части России. На основании многолетнего анализа фенотипического состава образцов популяций *Puccinia triticina* сделано заключение, что на территории Европы, как западной, так и восточной, существует единая популяция патогена. На западно-азиатской территории СССР-СНГ (Урал, западная Сибирь, северный Кавказ) обитает популяция независимая от европейской популяции. Наряду с этими двумя популяциями существуют локальные популяции гриба, обитающие на территориях Дальнего Востока, Средней Азии и Кавказа. Показано, что популяции патогена различались по темпу изменчивости: азиатская популяция была более стабильна, чем закавказская и европейская (Михайлова, 2006).

В середине 2000-х годов для анализа популяции бурой ржавчины были подобраны микросателлитные маркеры. С их использованием была изучена обширная коллекция изолятов бурой ржавчины (226 изолятов). Данная коллекция отобрана по принципу представленности максимального разнообразия по фенотипическому составу региональных российских популяций гриба, определенного в результате анализа вирулентности в 2007–2014 гг. Дополнительно в анализ включили 18 изолятов из Казахстана, которые были представлены фенотипами, широко распространенными в российских популяциях. Результаты микросателлитного анализа указывали на высокое сходство между западносибирскими, уральскими и казахстанскими коллекциями изолятов; между волжскими, центрально-европейскими и северо-западными. Северокавказские и дагестанские образцы популяций также объединились в близкородственную группу. При этом они по-разному дифференцировались с другими российскими популяциями. Дагестанская популяция характеризовалась более высокими различиями со всеми европейскими, чем другие северокавказские. В дагестанской коллекции *P. triticina*

определено самое высокое число уникальных генотипов (75%), что указывает на ее определенную изоляцию. В целом SSR анализ подтвердил сведения о наличии на территории РФ нескольких групп популяций возбудителя бурой ржавчины (Гультяева, 2018). Таким образом, с использованием микросателлитных маркеров подтверждена дифференциация популяций (Гультяева и др., 2019)

Большой цикл исследований по установлению ареалов популяций были проведен с возбудителем желтой пятнистости листьев пшеницы. Определены три географических популяции патогена: северокавказская, северо-западная и западносибирская (Михайлова и др., 2014; Мироненко и др., 2016а). Установлено, что северо-западная популяция отличается от северокавказской большим разнообразием фенотипов вирулентности и более высокой частотой вирулентных клонов (Михайлова и др., 2014). Определена частота встречаемости гена *ToxA* в этих популяциях (Мироненко и др., 2015, 2019а).

Широким ареалом популяций отличается возбудитель темно-бурой пятнистости злаков – гриб *Cochliobolus sativus*. Не выявлено достоверных отличий по вирулентности в образцах популяций, собранных в разных районах Ленинградской области. Однако достоверные отличия между популяциями из Литвы, Эстонии и Псковской области по числу вирулентных изолятов к набору дифференцирующих сортов, по-видимому, являются следствием различного сортимента ячменя, характерного для каждого региона (Левитин и др., 1985).

Популяции *Pyrenophora teres* демонстрируют, наоборот, хорошо выраженную узколокальную изоляцию (Левитин, Афанасенко, 1980). Она обусловлена слабой подвижностью конидий гриба (Левитин, Афанасенко, 1980; Afanasenko, 2001). С использованием молекулярных маркеров особенно значимые различия выявлены между популяциями патогена с различных континентов (Serenius et al., 2007).

Почвенные виды *Fusarium* обладают слабой миграционной подвижностью и их популяции являются узколокальными. Примером может служить возбудитель

фузариоза льна – гриб *Fusarium oxysporum* f. *lini* (Bolley) W.C. Snyder & H.N. Hansen. Различия имелись даже между выборками, взятыми из очагов на одном и том же поле (Портянкин и др., 1988). Молекулярными исследованиями подтверждено, что популяции *F. oxysporum* представляют собой мозаику генетически изолированных штаммов (Булат и др., 1995). Узлокальное распределение в пространстве популяций возбудителей болезней требует иного подхода в использовании генов устойчивости, чем для популяций, охватывающих широкий ареал.

Однако, у некоторых видов *Fusarium* отсутствует дифференциация популяций на протяжении сотен километров (Zeller et al., 2004). В частности, ранее нами было показано, что в России существовали две локальные популяции *F. graminearum* (северо-кавказская и дальневосточная) расположенные на расстоянии более 6000 км (Gagkaeva, Levitin, 1997; Гагкаева и др., 2014; Yli-Mattila, Gagkaeva, 2010). Однако в последние годы наблюдается расширение ареала этого патогена на территории, где ранее этот гриб не встречался (Waalwijk et al., 2003). Например, *F. graminearum* начал фиксироваться на северо-западе России с 2003 г. (Гаврилова и др., 2009; Гаврилова, Гагкаева, 2010; Гагкаева, Гаврилова, 2017). Мониторинг зараженности зерна, с включением данных количественного выявления ДНК грибов и образуемых ими микотоксинов, проводимый в последние годы, выявил значительное присутствие *F. graminearum* и ДОН в урожае, полученном в Сибирском и Уральском регионах (Gagkaeva et al., 2019).

Механизмы изменчивости популяций

Источниками изменчивости популяций грибов могут быть мутации, половая и соматическая рекомбинации, миграции, генетический дрейф и естественный отбор (Дьяков, 1998).

Мутации являются основным источником новых аллелей в популяции патогена, что приводит к появлению клонов с новыми генотипами. Причем большие по размеру популяции имеют больше мутантов, чем небольшие локальные, а, следовательно, обладают более высоким эволюционным потенциалом (Burdon, 1993; McDonald, Linde, 2002).

Рекомбинации увеличивают генетическую изменчивость популяции. Помимо мейотической рекомбинации, грибам присущи соматическая гибридизация – гетерокариоз и парасексуальный процесс. Кроме того, контактирующие сети гиф предоставляют возможность для переноса генов от одних клонов к другим, так называемый горизонтальный перенос генов.

Возбудитель бурой ржавчины развивается по неполному или полному циклу. Озимая пшеница является источником возобновления бурой ржавчины при неполном цикле развития. При наличии промежуточного хозяина (виды василистника, легица дымянквидная) и полном цикле развития рекомбиногенные процессы, происходящие при половом размножении, могут приводить к возникновению более широкого спектра рас и большого числа новых генотипов.

На примере другой ржавчины – возбудителя стеблевой ржавчины пшеницы *P. graminis* показано, что в тех регионах, где распространён промежуточный хозяин барбарис,

возможно, отмечаемое потепление климата, особенно в зимние месяцы, способствует выживанию *F. graminearum* на новых территориях или же происходит адаптация гриба к более холодным условиям обитания (Левитин, 2012, 2015).

Ареал российских популяций *Alternaria tenuissima* (Kunze) Wiltshire изучался на изолятах, выделенных из семян пшеницы, ячменя и некоторых других растений, культивируемых в Ленинградской области, Краснодарском и Приморском краях (Gannibal et al., 2007). Расстояние между Ленинградской областью и Краснодарским краем составляет приблизительно 2500 км, а между этими регионами и Приморским краем более 6500 км. С помощью мультилокусного анализа генома (AFLP) изолятов была установлена степень дифференциации популяций, уровень изоляции, генное и генотипическое разнообразие. Установлены существенные генетические различия между всеми тремя популяциями. Однако между Ленинградской и Краснодарской популяциями был низкий уровень изоляции. По-видимому, существует миграция клонов между этими популяциями. Это может быть обусловлено перемещением конидий гриба с воздушными потоками и при обмене семенным материалом. К тому же широкая специализация гриба позволяет ему легко адаптироваться в новых экологических условиях. Более высоким был уровень изолированности дальневосточной популяции от европейских. Видимо, это связано с географической удалённостью регионов друг от друга.

генетическое разнообразие популяций выше, чем в районах, где он отсутствует (Berlin, 2012).

В жизненном цикле гриба *P. tritici-repentis* имеется половая стадия, которая приводит к сохранению и распространению в популяциях патогена клонов с геном *ToxA* (Мироненко и др., 2019б).

Наличие редких рас у гриба *P. teres* f. *teres*, выявляемых при анализе географических популяций возбудителя (Анисимова и др., 2017), является, по-видимому, результатом постоянного расообразовательного процесса, который в большей степени связан с половой рекомбинацией. Доказательство наличия половой стадии в цикле развития патогена приведены во многих работах (Bogacki et al., 2010; Lehmensiek et al., 2010; McLean et al., 2014; Akhavan et al., 2015). В РФ сумчатая стадия патогена была выявлена в Северо-западном регионе РФ и Краснодарском крае (Афанасенко, 1996). Наличие в популяциях паразита изолятов с различными типами спаривания MAT1 и MAT2 в соотношении 1:1 (популяции из Волосовского района Ленинградской обл. РФ, Хойникского района Гомельской области республики Беларусь) также свидетельствует о регулярной половой рекомбинации (Serenius et al., 2005; Мироненко и др., 2016б). Показано также, что средняя вирулентность популяций *P. teres* коррелирует с процентным содержанием изолятов разного типа спаривания. При увеличении в популяции доли изолятов MAT1-1 типа спаривания возрастает средняя вирулентность популяции, но она падает при возрастании доли изолятов с идиоморфой MAT1-2 (Мироненко и др., 2016б).

При отсутствии полового процесса гриб *P. teres* осуществляет комбинативную изменчивость за счет

гетерокариоза и парасексуального процесса (Левитин, Коновалова 1994). Поскольку у гриба мицелий многоядерный, гетерокариотичный мицелий может возникать не только в результате гифовых слияний, но и при возникновении мутаций в одном из ядер многоядерного мицелия.

Гриб *F. graminearum* является анаморфной стадией гомоталлического аскомицета *Gibberella zeae* (Schwein.) Petch. Наличие половой стадии способствует увеличению генетического разнообразия популяций патогена. Высокое генетическое разнообразие выявлено в популяциях США, что по мнению авторов исследований связано с половым процессом присущим *F. graminearum* (Goswami, Kistler, 2004; Zeller et al., 2004). Половая рекомбинация существенно отразилась на популяции *F. graminearum* в Бразилии (Astolfi et al., 2019). В субтропической зоне Бразилии половая стадия гриба формируется круглый год и высвобождающиеся из перитециев аскоспоры переносятся по воздуху и заражают пшеницу в любое время года.

Существенный ДНК полиморфизм был обнаружен между изолятами из пяти популяций *Alternaria brassicicola* (Schwein.) Wiltshire, паразитирующих на морской горчице вдоль побережья Нового Южного Уэльса в Австралии (Bock et al., 2005). Разнообразие генотипов объясняется существованием половой стадии у этого гриба, хотя до сих пор она не была обнаружена.

Особое влияние на генетическое разнообразие популяций оказывает миграция спор грибов (Левитин и др., 2011; Левитин, Мироненко, 2016; Дьяков, Левитин, 2018). Патогены, пропагулы которых переносятся на большие расстояния, обычно формируют крупные по величине популяции. При распространении пропагул на небольшие расстояния формируются узлокальные популяции, охватывающие зачастую одно поле сельскохозяйственной культуры.

Урединиоспоры гриба *P. triticina* легко переносятся ветром на большие расстояния. В Австралии в 1984 г. впервые были обнаружены расы, вирулентные к генам *Lr16*, *Lr27* и *Lr31*. Высказано предположение об интродукции этих рас с другого континента (Park et al., 1995). Расы, вирулентные к генам *Lr17*, *Lr3bg* и *Lrb*, в регионы Великих Равнин США были занесены воздушными потоками из Мексики и северо-западного побережья Тихого океана (Kolmer, 2001). На территорию Северного Кавказа споры могут попадать с Балканского полуострова и Малой Азии (Санин, 2012). По результатам синоптического анализа (Павлова, Михайлова, 1997) выявлено, что на протяжении 13-летнего периода (1972–1984 гг.) только в течение шести суток воздушные потоки могли проникнуть из Северного Кавказа за Урал и достигнуть посевов пшеницы в Северном Казахстане.

Возбудитель сетчатой пятнистости ячменя гриб *P. teres* распространяется в течение вегетационного периода конидиями. Они довольно крупные, обычно с 4–6 перегородками. Подвижность конидий слабая. Имеются данные, что симптомы болезни появляются на расстоянии 4–7 м от источника инфекции (Piening, 1968). С использованием маркированных по цвету конидий нами было показано, что они распространяются не далее, чем на 15–20 м (Левитин, Афанасенко, 1980; Афанасенко, 2001). Слабая подвижность конидий ограничивает размеры популяции. Отсюда и слабый поток генов между популяциями. Например,

различия между популяциями из Беларуси и Северо-Запада РФ, как по усредненным показателям, таким как средняя вирулентность популяций и индекс генетической дифференциации между популяциями по SSR маркерам, так и по частоте отдельных генов вирулентности и SSR аллелей свидетельствовали об отсутствии, или наличии слабого потока генов между популяциями (Мироненко и др., 2017).

Популяции *P. teres* демонстрируют хорошо выраженную локальную изоляцию (Левитин, Афанасенко, 1980; Афанасенко, et al., 2007). Однако, следует иметь в виду, что международный и межрегиональный обмен посевным материалом делает возможным распространение патогена на довольно большие расстояния. В посевах сортов ярового и озимого ячменя, интродуцированных из Западной Европы и возделываемых в Белоруссии, также была обнаружена форма *P. teres* f. *maculata* (Мироненко и др., 2016б). Она выявлена на посевах, выращиваемых из семян, интродуцированных из Западной Европы, где эта форма считается высоко вредоносной. Высказывается предположение, что она попала в Белоруссию из Польши, поскольку впервые была обнаружена в Брестской области.

В России желтая пятнистость впервые была обнаружена в 1985 г. в Краснодарском крае (Гранин и др., 1989). По данным Михайловой с соавторами (2012) миграционные возможности гриба ограничены. Конидии разносятся ветром на расстояние от 2 до 200 м. Тем не менее, в последние годы желтая пятнистость распространилась по многим регионам России – от Дагестана до Западной Сибири.

При изучении изолятов гриба *P. tritici-repentis*, собранных на 5 континентах произрастания пшеницы, был установлен высокий уровень генного разнообразия в пределах каждой популяции (Gurung et al., 2013). Авторы исследований считают, что основной поток генов происходил между Европой и Америкой, Европой и Австралией. Европейские популяции являются основным источником иммигрантов для Северной и Южной Америки, Австралии и Азии. С исторической точки зрения это вполне реально, поскольку в Европе пшеница стала выращиваться 4000 лет тому назад, 500 лет тому назад она была привезена из Британии в Северную Америку и в течение 18 века она поставлялась Британией в Австралию. Последние 50–100 лет страны Нового Света стали экспортировать пшеницу в Европу.

Популяции грибов р. *Alternaria* характеризуются высоким генетическим разнообразием, что, с одной стороны, связано с миграционными возможностями конидий гриба, с другой – человеческой деятельностью. В атмосферном воздухе практически всегда можно обнаружить конидии *Alternaria*. Конидии *Alternaria* способны к миграции на большие расстояния (Rotem, 1994).

Генетический дрейф может привести к изменению в структуре популяций путем фиксации отдельных генотипов и снижая, тем самым, уровень генетической вариации. Существенное влияние на соотношение генотипов в популяциях оказывают факторы окружающей среды. Поэтому в разных экологических зонах будут формироваться популяции с разными морфолого-культуральными и физиолого-биохимическими признаками. Окружающая среда может влиять на скорость размножения грибов, а, следовательно, и на темп мутационного процесса, интенсивность

генетических обменов и т.п. Поэтому, в благоприятных условиях, обеспечивающих высокую численность популяций, генетическое разнообразие выше, чем в неблагоприятных. Большое влияние оказывает общая гетерогенность условий существования. Чем выше гетерогенность среды, тем выше гетерогенность популяций (Дьяков, 2004). Например, большая гетерогенность сортообразцов на госсортоучастках приводит к более высокому внутривидовому разнообразию популяций патогена по сравнению с материалом, собранным на производственных посевах (Мироненко и др., 2017; Гультяева, 2018). При анализе популяций *P. teres* с производственных посевов ячменя отмечен факт элиминации «лишних» генов вирулентности и обеднение аллельного состава SSR локусов по сравнению с популяциями патогена на госсортоучастках (Анисимова и др., 2017; Мироненко и др., 2017).

Особое влияние на изменчивость популяций фитопатогенных грибов оказывают взаимоотношения патогена с растениями. В естественных ценозах коэволюция патогенов и их растений-хозяев отражается на генетической дивергенции возбудителей болезней. С использованием методов ДНК фингерпринтинга изучали генетическое разнообразие популяций *Bipolaris sorokiniana*, выделенных с культурного и дикорастущего ячменя, с мягкой и твердой пшеницы (Булат, Мироненко, 1993; Mironenko, Bulat, 2001). Популяция, выделенная с мягкой пшеницы, достоверно отличалась от «ячменных» популяций. Популяция, выделенная с твердой пшеницы, не отличалась по коэффициенту генетической дивергенции от «ячменных» популяций. Дивергенция популяций наблюдалась также при анализе клонов *P. triticea*, выделенных с тетраплоидных и гексаплоидных видов пшеницы (Гультяева и др., 2017а, 2017б). Большое число «уникальных» рас было выделено

из сирийских образцов *P. teres* (Анисимова и др., 2017), что может быть связано, как с особенностями климатических условий, так и с набором возделываемых сортов и наличием большого числа диких видов ячменя. Известно, что большинство диких видов ячменя поражаются возбудителем сетчатой пятнистости и, следовательно, могут быть резервуарами инфекции и средой для формообразовательных процессов (Shipton, 1966, Abdel-Hak et al., 1968, Khan, 1973, Brown et al., 1993, Афанасенко, 1996).

Коэволюция как таковая не происходит в агросистемах; скорее селекционер выступает как направляющая сила эволюции патогена. При введении селекционером новых сортов с новыми генами устойчивости изменяется и структура популяции патогена.

Практической задачей популяционных исследований в фитопатологии является разработка принципов управления популяциями фитопатогенных микроорганизмов в агроценозах для эффективной защиты растений с наименьшей опасностью для окружающей среды и здоровья человека. Управление популяциями может осуществляться ротацией генов устойчивости. При этом будут задерживаться микроэволюционные процессы, происходящие в популяции патогена и увеличится продолжительность жизни генов устойчивости растения.

В настоящее время наука о патологии растений вступает в новую эру – эру популяционной геномики (Grünwald et al., 2016). Эта область включает подробный генетический анализ природных популяций фитопатогенных организмов, генотипирование и фенотипирование популяций, анализ генетических взаимодействий в системе паразит-хозяин. За этими исследованиями будущее фитопатологии.

Библиографический список (References)

- Анисимова АВ, Новикова ЛЮ, Новакази Ф, Копанке Д и др (2017) Полиморфизм по признаку вирулентности и особенности микроэволюции в популяциях возбудителя сетчатой пятнистости ячменя *Pyrenophora teres* f. *teres*. *Микология и фитопатология* 51(4):229–240
- Афанасенко ОС (1996) Закономерности изменчивости популяций возбудителей гельминтоспориозных пятнистостей ячменя и генетический контроль устойчивости к *Pyrenophora teres* Drechs. *Автореф. дисс. ... д.б.н.* СПб. 44 с.
- Афанасенко ОС, Мироненко НВ, Филатова ОА, Серениус М (2007) Структура популяций *Pyrenophora teres* f. *teres* из Ленинградской области и Финляндии по признаку вирулентности. *Микология и фитопатология* 41(3):261–268
- Булат СА, Мироненко НВ (1993) Генетическая дифференциация фитопатогенного гриба *Cochliobolus sativus* (Ito and Kurib.) Drechsl. ex Dastur (*Bipolaris sorokiniana*) Shoem.), выявляемая методом полимеразной цепной реакции с универсальными праймерами (УП-ПЦР): корреляция с хозяин-специфичностью. *Генетика* 29(8):1295–1301
- Булат СА, Мироненко НВ (1996) Идентификация грибов и анализ их генетической изменчивости методом полимеразной цепной реакции (ПЦР) с геноспецифичными и неспецифичными праймерами. *Генетика* 32(2):165–183
- Булат СА, Мироненко НВ, Жолкевич ЮГ (1995) Генетическая структура почвенной популяции *Fusarium oxysporum* Schlecht.: молекулярная рендентификация вида и генетическая дифференциация изолятов методом полимеразно-цепной реакции с универсальными праймерами (УП-ПЦР). *Генетика* 31:315–323
- Гаврилова ОП, Гагкаева ТЮ, Буркин АА, Кононенко ГП (2009) Фузариоз зерновых культур на Волосовском государственном сортоучастке в Ленинградской области. *Вестник защиты растений* 4:37–43
- Гаврилова ОП, Гагкаева ТЮ (2010) Фузариоз зерна на севере Нечерноземья и в Калининградской области в 2007–2008 годах. *Защита и карантин растений* 2:23–25
- Гагкаева ТЮ, Ули-Маттила Т (2007) Молекулярная идентификация хемотипов *Fusarium graminearum*. *Лаборатория микологии и фитопатологии им. А.А. Ячевского ВИЗР. История и современность. Под ред. А.П.Дмитриева.* СПб. ВИЗР: 60–67
- Гагкаева ТЮ, Гаврилова ОП (2017) Фузариозная инфекция и контаминация микотоксинами зерна сортов ярового ячменя. *Вестник защиты растений* 3:39–43
- Гагкаева ТЮ, Гаврилова ОП, Левитин ММ (2014) Биоразнообразия и ареалы основных токсинопродуцирующих грибов рода *Fusarium*. *Биосфера* 6:36–45
- Гранин ЕФ, Монастырская ЭМ, Краева ГА, Кочубей КЮ (1989) Пиренофороз озимой пшеницы на Северном Кавказе. *Защита растений* 12:21

- Гульятеева ЕИ (2018) Генетическая структура популяций *Puccinia triticina* в России и ее изменчивость под влиянием растения-хозяина. *Автореф. дисс. ... д.б.н.* СПб. 42 с.
- Гульятеева ЕИ, Шайдаюк ЕЛ, Казарцев ИА (2017а) Структура популяций *Puccinia triticina* на тетраплоидных видах пшеницы. *Микология и фитопатология* 51(5):299–304
- Гульятеева ЕИ, Аристова МК, Шайдаюк ЕЛ, Мироненко НВ и др (2017б) Генетическая дифференциация *Puccinia triticina* Erikss. на территории России. *Генетика* 53(9):1053–1060. <http://www.doi.org/10.7868/S0016675817070037>
- Гульятеева ЕИ, Шайдаюк ЕЛ, Абдуллаев КМ (2018) Популяционно-генетическое исследование возбудителя бурой ржавчины пшеницы *Puccinia triticina* в Дагестане. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции* 179(2):140–150. <http://www.doi.org/10.30901/2227-8834-2018-2-140-150>
- Гульятеева ЕИ, Казарцев ИА, Шайдаюк ЕЛ (2019) Молекулярно-генетический полиморфизм *Puccinia triticina* в южном Дагестане – центре совместной эволюции возбудителя бурой ржавчины и пшеницы. *Генетика* 55(4):390–397. <http://www.doi.org/10.1134/S0016675819040040>
- Дмитриев АП, Михайлова Л А, Шеломова ЛФ, Деревянкин АИ (1976) Исследование расового и генотипического состава дербентской популяции *Puccinia recondita* Rob.ex Desm.f.sp.tritici в 1972–1973 гг. *Микология и фитопатология* 10(4):305–308
- Дьяков ЮТ (1998) Популяционная биология фитопатогенных грибов. М. «Муравей». 384 с.
- Дьяков ЮТ (2004) Популяционная биология и эволюция грибов *Бюл. Моск. О-ва испытателей природы* 109(6):106–111
- Дьяков ЮТ, Левитин ММ (2018) Инвазии фитопатогенных грибов. М. «URSS». 260 с
- Левитин ММ (2012) Изменение климата и прогноз развития болезней растений. *Микология и фитопатология* 46:14–19
- Левитин ММ (2015) Микроорганизмы в условиях глобального изменения климата. *Сельскохозяйственная биология* 50(5):641–647. <http://www.doi.org/10.15389/agrobiology.2015.5.641rus>
- Левитин ММ, Афанасенко ОС (1980) Структура популяций возбудителя сетчатой пятнистости ячменя по признаку вирулентности. III. Локальность популяций. *Микология и фитопатология* 14(2):130–132
- Левитин ММ, Коновалова ГС (1994) Соматическая гибридизация и изменчивость грибов *Успехи современной генетики* 19:49–66
- Левитин ММ, Петрова АН, Афанасенко ОС (1985) Сравнительное изучение популяций *Vipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoem. по признаку вирулентности. *Микология и фитопатология* 19 (2):154–158
- Левитин ММ, Новожилов КВ, Афанасенко ОС, Михайлова ЛА и др (2011) Миграция фитопатогенных грибов и ареалы популяций. *Микология сегодня* 2:261–274
- Левитин ММ, Мироненко НВ (2016) Структура и ареалы популяций фитопатогенных грибов. *Биосфера* 8(2):216–225
- Левонтин Р (1974) Генетические основы эволюции. М.: Мир. 351 с.
- Мироненко НВ (2004) Современные достижения в изучении генетической структуры популяций фитопатогенных грибов. *Успехи современной биологии* 124:234–245
- Мироненко НВ, Баранова ОА, Коваленко НМ, Михайлова ЛА (2015) Частота гена *ToxA* в популяциях *Pyrenophora tritici-repentis* на Северном Кавказе и северо-западе России. *Микология и фитопатология* 49(5):325–329
- Мироненко НВ, Баранова ОА, Коваленко НМ, Михайлова ЛА и др (2016а) Генетическая структура популяций *Pyrenophora tritici-repentis*, существующих на территории России, по микросателлитным маркерам *Генетика* 52(8):885–894 <http://www.doi.org/10.7868/S0016675816080099>
- Мироненко НВ, Анисимова АВ, Баранова ОА, Зубкович АА и др (2016б) Внутривидовой состав и структура популяций *Pyrenophora teres* в Северо-Западном регионе России и Беларуси по вирулентности и локусам типа спаривания. *Микология и фитопатология* 50(3):185–194
- Мироненко НВ, Анисимова АВ, Баранова ОА, Зубкович АА и др (2017) Анализ структуры популяций *Pyrenophora teres* f. *teres* по признакам вирулентности и SSR маркерам. *Микология и фитопатология* 51(5):305–313
- Мироненко НВ, Баранова ОА, Коваленко НМ (2019а) Роль полового процесса в сохранении чужеродной транслокации гена *ToxA* в геноме *Pyrenophora tritici-repentis*. *Микология и фитопатология* 53(2):115–123. <http://www.doi.org/10.1134/S0026364819020077>
- Мироненко НВ, Коваленко НМ, Баранова ОА (2019б) Характеристика географически отдаленных популяций *Pyrenophora tritici-repentis* по вирулентности и генам токсинообразования *ToxA* и *ToxB*. *Вестник защиты растений* 1(99):24–29
- Михайлова ЛА (1972) Анализ Дербентской популяции *Puccinia triticina* Erikss. по признаку вирулентности к сортам пшеницы Аврора и Кавказ. *Микология и фитопатология* 6(1):61–62
- Михайлова ЛА (1995) Структура популяций возбудителя бурой ржавчины пшеницы на территории СНГ. IV. Оценка степени сходства популяций на территории СНГ в 1988–1990 гг. *Микология и фитопатология* 30(3):84–90.
- Михайлова ЛА (1996) Структура популяций возбудителя бурой ржавчины пшеницы на территории СНГ. V. Ареалы популяций и направления миграции спор. *Микология и фитопатология* 30(3):84–90
- Михайлова ЛА, Васильев СВ (1985) Ареалы популяций возбудителя листовой ржавчины пшеницы. *Микология и фитопатология* 19(2):158–163
- Михайлова ЛА, Гульятеева ЕИ, Кокорина НМ (2002) Лабораторные методы культивирования возбудителя желтой пятнистости пшеницы *Pyrenophora tritici-repentis*. *Микология и фитопатология* 36(1):63–67
- Михайлова ЛА, Тернюк ИГ, Мироненко НВ (2007) Структура популяций *Pyrenophora tritici-repentis* из европейской части России по признаку вирулентности. *Микология и фитопатология* 41(3):269–275
- Михайлова ЛА, Тернюк ИГ, Мироненко НВ (2010) Характеристика популяций *Pyrenophora tritici-repentis* по признаку вирулентности. *Микология и фитопатология* 44(3):263–272
- Михайлова ЛА, Мироненко НВ, Коваленко НМ (2012) Желтая пятнистость пшеницы. СПб.: 56 с.

- Михайлова ЛА, Мироненко НВ, Коваленко НМ (2014) Популяции *Pyrenophora tritici-repentis* на северном Кавказе и северо-западе России: расовый состав и динамика вирулентности. *Микология и фитопатология* 48(6):393–400
- Павлова ТВ, Михайлова ЛА (1997) Роль миграции спор *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. tritici в формировании популяций и развития эпифитотий. *Микология и фитопатология* 31(5):60–66
- Портянкин ДЕ, Терехова ВА, Левитин ММ (1988) Изучение популяционной изменчивости возбудителя фузариозного увядания льна в Белоруссии. *Микология и фитопатология* 22(4):362–368
- Санин СС (2012) Эпифитотии болезней зерновых культур: теория и практика. М.: НИПКЦ Восход-А. 451 с.
- Стегман Э, Харрар Дж (1969) Основы патологии растений. М.: Ин. Лит. 540 с.
- Федотова ТИ (1936) Влияние расового состава и специализации паразитов с разработкой методов определения сортоустойчивости растений. В кн.: Итоги н.-и. работ ВИЗР за 1935 г. Л.: 484–485
- Abdel-Hak TE, Gebrial E, Shata HM, Hammouda AM (1968) Sources of resistance to net blotch *H. teres* (Sacc.) in U.A.R. *Tech Bull* 10:1–7
- Afanasenko O (2001) Investigations on populations of *Pyrenophora teres* f. *teres*, the cause of net blotch of barley. *J. Russian Phytopathol. Soc.* 2:9–18
- Afanasenko O, Jalli M, Pinnschmidt H, Filatova O et al (2009) Development of an international standard set of barley differential genotypes for *Pyrenophora teres* f. *teres*. *Plant Pathology* 58:665–676
- Akhavan A, Turkington TK, Kebede B, Tekauz A et al (2015) Prevalence of mating type idiomorphs in *Pyrenophora teres* f. *teres* and *P. teres* f. *maculata* populations from the Canadian prairies. *Can J Plant Pathol* 37:52–60
- Astolfi P, Reynoso MM, Ramirez ML, Chulze SN et al (2019) Genetic population structure and trichothecene genotypes of *Fusarium graminearum* isolated from wheat in southern Brazil. *Plant Pathology* 68 (2):205–408
- Berlin A (2012) Population biology of *Puccinia graminis*. Doctor thesis. Uppsala. 66 p.
- Bock CH, Thrall PH, Burdon JJ (2005) Genetic structure of populations of *Alternaria brassicicola* suggest the occurrence of sexual recombination. *Mycol Res* 109 (2):227–236. <http://www.doi.org/10.1017/S0953756204001674>.
- Bogacki P, Keiper FJ, Oldach KH (2010) Genetic structure of South Australian *Pyrenophora teres* populations as revealed by microsatellite analyses. *Fungal Biology* 114:834–841
- Brown MP, Steffenson BJ, Webster RK (1993) Host range of *Pyrenophora teres* f. *teres* isolates from California. *Plant Dis* 77(9):942–947
- Burdon JJ (1993) The structure of pathogen populations in natural plant communities. *Ann Rev Phytopathol* 31:305–323
- Ciuffetti LM, Manning VF, Pandelova I, Betts MF et al (2010) Host-selective toxins, Ptr ToxA and Ptr ToxB, as necrotrophic effectors in the *Pyrenophora tritici-repentis* – wheat interaction. *New Phytol* 187(9):11-919. <http://www.doi.org/10.1111/j.14698137.2010.03362.x>
- Flor HH (1942) Inheritance of pathogenicity in *Melampsora lini*. *Phytopathology* 32:653–669
- Gagkaeva TYu, Levitin M (1997) Composition of *Fusarium graminearum* Schwabe populations collected from different regions of Russia. *Cereal Res Commun* 24 (3/2):591–593
- Gagkaeva TYu, Yli-Mattila T (2004) Genetic diversity of *Fusarium graminearum* in Europe and Asia. *J Plant Pathology* 110:551–562
- Gagkaeva T, Gavrilova O, Orina A, Lebedin Y et al (2019) Analysis of toxigenic *Fusarium* species associated with wheat grain from three regions of Russia: Volga, Ural, and West Siberia. *Toxins* 11:252. <http://www.doi.org/10.3390/toxins11050252>
- Gale LR, Chen LF, Hernick CA, Takamura K et al (2002) Population analysis of *Fusarium graminearum* from wheat fields in eastern China. *Phytopathology* 92:1315–1322. <http://www.doi.org/10.1094/PHYTO.2002.92.12.1315>
- Gannibal PhB, Klemsdal SS, Levitin MM (2007) AFLP analysis of Russian *Alternaria tenuissima* populations from wheat kernels and other hosts. *Eur J Plant Pathol* 119:175–182
- Goswami RS, Kistler HC (2004) Heading for disaster: *Fusarium graminearum* on cereal crops. *Molecular plant pathology* 5 (6):515–525
- Grünwald NJ, McDonald BA, Milgroom MG (2016) Population genomics of fungal and oomycete pathogens. *Ann Rev of Phytopathology* 54:323–346
- Gurung S, Short DPG, Adhikari TB (2013) Global population structure and migration patterns suggest significant population differentiation among isolates of *Pyrenophora tritici-repentis*. *Fungal Genetics and Biology* 52:32–41
- Khan TN (1973) Host specialization by Western Australian isolates causing net blotch symptoms on *Hordeum*. *Trans Br Mycol Soc* 61 (1):215–220
- Kolmer JA (2001) Molecular polymorphism and virulence phenotypes of the wheat leaf rust fungus *Puccinia triticina* in Canada. *Can J Bot* 79:917–926
- Láday M, Juhász Á, Mulè G, Moretti A et al (2004) Mitochondria DNA diversity and lineage determination of European isolates of *Fusarium graminearum* (*Gibberella zeae*). *Eur J Plant Pathol* 110:545–550. <http://www.doi.org/10.1023/B:EJPP.0000032394.39130.2c>
- Lehmensiek A, Bester AE, Sutherland MW, Platz G et al (2010) Population structure of South African and Australian *Pyrenophora teres* isolates. *Plant Pathol* 59:504–515
- McDonald BA, Linde C (2002) Pathogen population genetics, evolutionary potential and durable resistance. *Annual Review Phytopathology* 40:349–379
- McDonald BA, Linde C (2002) The population genetics of plant pathogens and breeding strategies for durable resistance. *Euphytica* 124:163–180
- McLean MS, Martin A, Gupta S, Sutherland MW et al (2014). Validation of a new spot form of net blotch differential set and evidence for hybridisation between the spot and net forms of net blotch in Australia. *Australasian Plant Pathology* 43:223–233
- Mironenko NV, Bulat SA (2001) Genetic structure of *Cochliobolus sativus* (*Bipolaris sorokiniana*) populations isolated from different hosts as revealed by UP-PCR (RAPD-like) technique. *J Russian Phytopathol Soc* 2:25–30
- Mironenko NV, Timopheeva EN, Mikhailova LA, Kopahnke D et al (2007) Intraspecific genetic diversity of *Pyrenophora tritici-repentis* (Died.) Drechs. (*Drechslera tritici-repentis* [Died.] Shoem.) detected by random amplified polymorphic

- DNA assays. *Archives of Phytopathology and Plant Protection* 40 (6):431–440
- O'Donnell K, Kistler HC, Tacke BK, Casper HH (2000) Gene genealogies reveal global phylogeographic structure and reproductive isolation among lineages of *Fusarium graminearum*, the fungus causing wheat scab. *Proc Nat Acad Sci* 97:7905–7910. <http://www.doi.org/10.1073/pnas.130193297>
- O'Donnell K, Ward TJ, Geiser DM, Kistler HC et al (2004) Genealogical concordance between mating type locus and seven other nuclear genes supports formal recognition of nine phylogenetically distinct species within the *Fusarium graminearum* clade. *Fungal Genet Biol* 41:600–623. <http://www.doi.org/10.1016/j.fgb.2004.03.003>
- Park RF, Burdon JJ, McIntosh RA (1995) Studies of the origin, spread, and evolution of an important group of *Puccinia recondita* f.sp.*tritici* pathotypes in Australia. *Eur Plant Pathol* 101:613–622
- Pasquali M, Beyer M, Logrieco A, Audenaert K et al (2016) European database of *Fusarium graminearum* and *F. culmorum* trichothecene genotypes. *Frontiers in Microbiology* <http://www.doi.org/10.3389/fmicb.2016.00406>
- Piening, L (1968) Development of barley net blotch from infested straw and seed. *Canadian Journal of Plant Science* 48:623–625
- Rotem J (1994) The genus *Alternaria*. St.Paul.: 326 p.
- Shipton WA (1966) Effect of net blotch infection of barley on grain yield and quality. *Austr J Exper Agric and Animal Husbandry* 6 (23):437–440
- Serenius M, Manninen O, Wallwork H, Williams K (2007) Genetic differentiation in *Pyrenophora teres* populations measured with AFLP markers. *Mycological Research* 111:213–223
- Serenius M, Mironenko N, Manninen O (2005) Genetic variation, occurrence of mating types and different forms of *Pyrenophora teres* causing net blotch of barley in Finland. *Mycol Res* 109 (7):809–817 <http://doi:10.1017/S0953756205002856>
- Starkey DE, Ward TJ, Aoki T, Gale LR et al (2007) Global molecular surveillance reveals novel *Fusarium* head blight species and trichothecene toxin diversity. *Fungal Genet Biol* 44:1191–1204. <http://www.doi.org/10.1016/j.fgb.2007.03.001>
- Waalwijk C, Kastelein P, de Vries I, Kerényi Z et al. (2003) Major changes in *Fusarium spp.* in wheat in the Netherlands. *Eur J Plant Pathol* 109:743–754. <http://www.doi.org/10.1023/A:1026086510156>
- Yli-Mattila T, Gagkaeva T, Ward TJ, Aoki T et al (2009) A novel Asian clade within the *Fusarium graminearum* species complex includes a newly discovered cereal head blight pathogen from the Far East of Russia. *Mycologia* 101:841–852. <http://www.doi.org/10.3852/08-217>
- Yli-Mattila T, Gagkaeva T (2010) Molecular chemotyping of *Fusarium graminearum*, *F. culmorum*, and *F. cerealis* isolates from Finland and Russia. In book: *Molecular Identification of Fungi*. Ed. by Y. Gherbawy and K. Voigt. Springer Berlin Heidelberg:159–177
- Zeller KA, Bowden RL, Leslie JF (2004) Population differentiation and recombination in wheat scab populations of *Gibberella zeae* from the United States. *Mol Ecol* 13:563–571. <http://www.doi.org/10.1046/j.1365-294X.2004.02098.x>

Translation of Russian References

- Anisimova AV, Novikova L YU, Novakazi F, Kopanke D et al (2017) [Polymorphism of virulence and specificity of microevolution processes in populations of causal agent of barley net blotch *Pyrenophora teres* f. *teres*]. *Mikologiya i fitopatologiya* 51(4):229–240 (In Russian)
- Afanasenko OS (1996) [Zakonomernosti izmenchivosti populyacij vzbuditelej gel'mintosporioznyh pyatnistostej yachmenya i geneticheskij kontrol' ustojchivosti k *Pyrenophora teres* Drechs]. *Abstr. Dr. Biol. Thesis*. St. Petersburg. 44 p. (In Russian)
- Afanasenko OS, Mironenko NV, Filatova OA, Serenius M (2007) [Structure of *Pyrenophora teres* f. *teres* populations from Leningrad region and Finland by virulence]. *Mikologiya i fitopatologiya* 41(3):261–268 (In Russian)
- Bulat SA, Mironenko NV (1993) [Genetic differentiation of phytopathogenic fungus *Cochliobolus sativus* (Ito and Kurib.) Drechsl. ex Dastur (*Bipolaris sorokiniana* (Sacc.: Sorok.) Shoem.), revealed by a universally primed polymerase chain reaction UP-PCR technique: correlation with host-specificity]. *Genetika* 29(8):1295–1301 (in Russian)
- Bulat SA, Mironenko NV, Zolkevich YuG (1995) [Genetic structure of the soil population of fungus *Fusarium oxysporum* Schlechtend.: Fr.: molecular reidentification of the species and genetic differentiation of isolates by using polymerase chain reaction technique with universal primers (UP-PCR)]. *Genetika* 31:315–323 (in Russian)
- Bulat SA, Mironenko NV (1996) [Identification of fungi and analysis of their genetic variability by polymerase chain reaction (PCR) with gene-specific and nonspecific primers]. *Genetika* 32(2):165–183 (in Russian)
- Gavrilova OP, Gagkaeva TYu, Burkin AA, Kononenko GP (2009) [Fusarium head blight of small grain cereals harvested in Volosovo state experimental station located in Leningrad region]. *Vestnik zashchity rasteniy* 4:37–43 (in Russian)
- Gavrilova OP, Gagkaeva TYu (2010) [Fusarium wilt disease of grain in the North of the Non-black earth and Kaliningrad region in 2007–2008]. *Zashchita i karantin rasteniy* 2:23–25 (in Russian)
- Gagkaeva TYu, Uli-Mattila T (2007) Molecular identification of chemotypes in *Fusarium graminearum*. *Laboratoriya mikologii i fitopatologii im. A.A. Yachevskogo VIZR. Istoriya i sovremennost'*. Pod red. A.P. Dmitrieva. St. Petersburg. VIZR: 60–67 (in Russian)
- Gagkaeva TYu, Gavrilova OP (2017) [Fusarium infection and mycotoxins contamination in grain of spring barley cultivars]. *Vestnik zashchity rasteniy* 3:39–43 (in Russian)
- Gagkaeva TYu, Gavrilova, Levitin MM (2014) [Biodiversity and distribution of main toxigenic *Fusarium* fungi]. *Biosfera* 6:36–45 (in Russian)
- Granin EF, Monastic EM, Kraeva HA, Kochubey KYu (1989) [Pyrenophoros on winter wheat in the North Caucasus]. *Zashchita rasteniy* 12: 21 (in Russian)
- Gulyaeva EI (2018) [Genetic structure of populations of *Puccinia triticina* in Russia and its variability under the influence of host plant]. *Abstr. Dr. Biol. Thesis* St. Petersburg. 42 p. (in Russian)

- Gulyaeva EI, Shaydayuk ATE, Kazartsev IA, Aristova MK (2015) [Structure of Russian populations of *Puccinia triticina*]. *Vestnik zashchity rasteniy* 3:5–10 (in Russian)
- Gulyaeva EI, Shaydayuk EL, Kazartsev IA (2017a) [Structure of *Puccinia triticina* populations on tetraploid wheat species]. *Mikologiya i fitopatologiya* 51(5):299–304 (in Russian)
- Gulyaeva EI, Aristova MK, Shaydayuk EL, Mironenko NV et al (2017b) [Genetic differentiation of *Puccinia triticina* Erikss. in Russia]. *Genetika* 53(9):1053–1060 (in Russian) <http://www.doi.org/10.1134/S1022795417070031>
- Gulyaeva EI, Shaydayuk EL, Abdullayev KM (2018) [Population genetics study of the wheat leaf rust agent *Puccinia triticina* in Dagestan]. *Proceedings on applied botany, genetics and breeding* 179(2):140–150 (in Russian) <http://www.doi.org/10.30901/2227-8834-2018-2-140-150>
- Gulyaeva EI, Kazartsev IA, Shaydayuk EL (2019) [Molecular-genetic polymorphism of *Puccinia triticina* in Southern Dagestan relating to the center of the common evolution of agent causing leaf rust and wheat]. *Genetika* 55(4):390–397 (in Russian) <https://doi.org/10.1134/S1022795419040045>
- Dmitriev A, Mikhailova LA, Shelomova LF, Dereviankin AI (1976) [Investigations on the race and genotypical composition of the Derbent population of *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. in 1972–1973]. *Mikologiya i fitopatologiya* 10(4):305–308 (in Russian)
- Dyakov YuT (1998) [Population biology of pathogenic fungi]. Moscow: Muravey. 384 p. (in Russian)
- Dyakov YuT (2004) [Population biology and evolution of fungi]. *Byul Mosk. O-va ispytatelej prirody* 109(6):106–111 (in Russian)
- Dyakov YuT, Levitin MM (2018) [Invasions of phytopathogenic fungi]. Moscow: URSS. 260 p. (in Russian)
- Levitin MM (2012) [Climate change and the forecast of plant diseases]. *Mikologiya i fitopatologiya* 46:14–19 (in Russian)
- Levitin MM, Afanasenko OS (1980) [Population structure of the causative agent of barley net blotch on the basis of virulence. III. Locality of populations]. *Mikologiya i fitopatologiya* 14 (2):130–132 (in Russian)
- Levitin MM, Konovalova GS (1994) [Somatic hybridization and variability of fungi]. *Uspekhi sovremennoy genetiki* 19:49–66 (in Russian)
- Levitin MM, Petrova AN, Afanasenko OS (1985) [Comparative study of populations of *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoem. by virulence]. *Mikologiya i fitopatologiya* 19(2):154–158 (in Russian)
- Levitin MM, Novozhilov KV, Afanasenko OS, Mikhailova LA et al (2011) [Migration of phytopathogenic fungi and population areals]. *Mikologiya segodnya* 2:261–274 (in Russian)
- Levitin MM, Mironenko NV (2016) [The structures and areals of populations of phytopathogenic fungi]. *Biosfera* 8 (2):216–225 (in Russian)
- Levonti R (1974) Genetic background of evolution. Moscow: Mir. 384 p. (in Russian)
- Mikhailova LA (1972) [Testing Derbent population of *Puccinia triticina* Eriks. in relation to its virulence to the wheat varieties Aurora and Caucasus] *Mikologiya i fitopatologiya* 6(1):61–62 (in Russian)
- Mikhailova LA (1995) [Population structure of brown rust agent. IV. Estimation of populations similarity degree on the territory of CES in 1991–1993]. *Mikologiya i fitopatologiya* 29(4):48–52 (in Russian)
- Mikhailova LA (1996) [Population structure of the causative agent of brown rust on wheat in the CES. V. Population areals and spore migration directions]. *Mikologiya i fitopatologiya* 30(3):84–90 (in Russian)
- Mikhailova LA, Vasiliev SV (1985) [Areal of populations of the causative agent of wheat leaf rust]. *Mikologiya i fitopatologiya* 19(2):158–163 (in Russian)
- Mikhailova LA, Gulyaeva EI, Kokorina NM (2002) [Laboratory methods for cultivating the pathogen of wheat yellow spot *Pyrenophora tritici-repentis*]. *Mikologiya i fitopatologiya* 36(1):63–67 (in Russian)
- Mikhailova LA, Ternuk IG, Mironenko NV (2007) [Population structure of *Pyrenophora tritici-repentis* from the European part of Russia based on virulence]. *Mikologiya i fitopatologiya* 41(3):269–275 (in Russian)
- Mikhailova LA, Ternuk IG, Mironenko NV (2010) [Characteristic of *Pyrenophora tritici-repentis* populations by their virulence]. *Mikologiya i fitopatologiya* 44(3):262–272 (in Russian)
- Mikhailova LA, Mironenko NV, Kovalenko NM (2012) [Yellow spot of wheat]. St. Petersburg: VIZR. 56 p. (in Russian)
- Mikhailova LA, Mironenko NV, Kovalenko NM (2014) [Populations of *Pyrenophora tritici-repentis* in the north Caucasus and north-west Russia: the racial composition and dynamics of virulence]. *Mikologiya i fitopatologiya* 48(6):393–400 (in Russian)
- Mironenko NV (2004) [Recent advances in the study of the genetic structure of populations of pathogenic fungi]. *Uspekhi sovremennoy biologii* 124:234–245 (in Russian)
- Mironenko NV, Baranova OA, Kovalenko NM, Mikhailova LA (2015) [Frequency of *ToxA* gene in North Caucasian and North-West Russian populations of *Pyrenophora tritici-repentis*]. *Mikologiya i fitopatologiya* 49(5):325–329 (in Russian)
- Mironenko NV, Baranova OA, Kovalenko NM, Mikhailova LA et al (2016a) [Genetic structure of the Russian populations of *Pyrenophora tritici-repentis*, determined by using microsatellite markers]. *Genetika* 52(8):885–894 (in Russian) <http://www.doi.org/10.7868/S0016675816080099>
- Mironenko NV, Anisimova AV, Baranova OA, Zubkovich AA et al (2016b) [Intraspecific composition and structure of *Pyrenophora teres* populations in the North-West region of Russia and Belarus based on mating-type loci and virulence]. *Mikologiya i fitopatologiya* 50(3):185–194 (in Russian)
- Mironenko NV, Anisimova AV, Baranova OA, Zubkovich AA et al (2017) [Analysis of *Pyrenophora teres* f. *teres* population structure by virulence and SSR-markers]. *Mikologiya i fitopatologiya* 51(5):305–313 (in Russian)
- Mironenko NV, Baranova OA, Kovalenko NM (2019a) [The role of the sexual process in preserving the alien translocation of the *ToxA* gene in the genome of *Pyrenophora tritici-repentis*]. *Mikologiya i fitopatologiya* 53(2):115–123 (in Russian) <http://www.doi.org/10.1134/S0026364819020077>
- Mironenko NV, Kovalenko NM, Baranova OA (2019b) [Characteristics of the geographically distant populations of *Pyrenophora tritici-repentis* in terms of virulence and

- ToxA* and *ToxB* toxin-forming genes]. *Vestnik zashchity rastenij* 1(99):24–29 (in Russian) [http://www.doi.org/10.31993/2308-6459-2019-1\(99\)-24-29](http://www.doi.org/10.31993/2308-6459-2019-1(99)-24-29)
- Pavlova TV, Mikhailova LA (1997) [The role of *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici* spore migration in the formation of populations and the development of epiphytotic]. *Mikologiya i fitopatologiya* 31(5):60–66 (in Russian)
- Portyankin DE, Terekhova VA, Levitin MM (1988) [Study of the population variability of the causative agent of *Fusarium* wilting of flax in Belarus]. *Mikologiya i fitopatologiya* 22(4):362–368
- Sanin SS (2012) [Epiphytotic diseases of cereal crops: theory and practice]. Moscow: NIPKC Voskhod-A. 451 p. (in Russian)
- Stekman E, Harrar J (1969) [Fundamentals of plant pathology]. Moscow: In. Lit. 540 p. (in Russian)
- Fedotova TI (1936) [Influence of the racial composition and specialization of parasites with the development of methods for determining the resistance of plants to plants]. *V kn.: Itogi n.-i. rabot VIZR za 1935 g.*». Leningrad. 484–485 p. (in Russian)

Plant Protection News, 2019, 4(102), p. 5–16

OECD+WoS: 1.06+RQ (Mycology)

<http://doi.org/10.31993/2308-6459-2019-4-102-5-16>

Full-text article

POPULATION STUDIES OF FUNGI CAUSING THE DISEASES OF GRAIN CROPS

M.M. Levitin*, O.S. Afanasenko, T.Yu. Gagkaeva, F.B. Gannibal,
E.I. Gulyaeva, N.V. Mironenko

All-Russian Institute of Plant Protection, St. Petersburg, Russia

* responsible for the correspondence, e-mail: mark_levitin@rambler.ru

**To our colleagues Ludmila Alexandrovna Mikhailova
and Andrei Petrovitch Dmitriev is dedicated**

For more than 40 years, population studies of phytopathogenic fungi have been carried out in the VIZR. Over the years, extensive material has been accumulated, several doctoral dissertations have been successfully accomplished, and a large number of scientific works have been published. This article briefly discusses the main results of these studies and substantiates the importance of population studies in phytopathology. Based on their own research, the authors of the article consider methods of population research, features in the analysis of the structure and studying the fungi populations distribution, taking into account specialization to host plants, life cycles peculiarities, breeding systems, migration and recombination opportunities, as well as the mechanisms of population variability. Knowledge on a pathogen population structure, the area occupied by the population, and patterns of population variability is important for population management in acrocyanosis for the creation of disease-resistant varieties, and for a new generation of agrotechnology in general.

Keywords: populations, phytopathogenic fungi, brown rust of wheat, tan spot of wheat, net spot of barley, dark brown spot of cereals, fusariosis, alternariosis

Received: 25.08.2019

Accepted: 02.12.2019