

Обзорная статья
УДК 635.41:632.35:632.25
DOI: 10.30901/2227-8834-2026-1-013



Альтернариоз и сосудистый бактериоз у *Brassica rapa* L.: механизмы устойчивости, селекционные решения и перспективы

Г. С. Огудин, А. М. Артемьева

Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия

Автор, ответственный за переписку: Григорий Сергеевич Огудин, gregory.oogudin@gmail.com

В обзоре представлен анализ современных исследований, посвященных изучению устойчивости культур *Brassica rapa* L. к наиболее опасным патогенам – грибам рода *Alternaria* и бактерии *Xanthomonas campestris* pv. *campestris*. Проанализированы географическое распространение, вредоносность и расовый состав популяций возбудителей, выявлены региональные особенности их распределения. Особое внимание уделено изучению биохимических механизмов устойчивости растений, включая роль вторичных метаболитов (глюкозинолатов, фенольных соединений, фитоалексинов) и активность ключевых защитных ферментов. Рассмотрены современные подходы к селекции на устойчивость, включая использование представителей родственных родов и маркер-вспомогательной селекции. Показано, что интеграция традиционных и молекулярно-генетических методов является перспективным направлением для создания сортов с комплексной устойчивостью, адаптированных к современным фитопатологическим вызовам в условиях глобального изменения климата.

Ключевые слова: овощные и масличные культуры *Brassica rapa*, *Alternaria* spp., *Xanthomonas campestris* pv. *campestris*, селекция на устойчивость

Благодарности: статья подготовлена в рамках государственного задания согласно тематическому плану ВИР по проекту № FGEM-2022-0003 «Мировые ресурсы овощных и бахчевых культур коллекции ВИР: эффективные пути раскрытия эколого-генетических закономерностей формирования разнообразия и использования селекционного потенциала».

Для цитирования: Огудин Г.С., Артемьева А.М. Альтернариоз и сосудистый бактериоз у *Brassica rapa* L.: механизмы устойчивости, селекционные решения и перспективы. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2026; 187(1):252-261. DOI: 10.30901/2227-8834-2026-1-013

Прозрачность финансовой деятельности: авторы не имеют финансовой заинтересованности в представленных материалах или методах. Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы. Мнение журнала нейтрально к изложенным материалам, авторам и их месту работы.

SURVEYS

Review article

DOI: 10.30901/2227-8834-2026-1-013

***Alternaria* leaf spot and black rot in *Brassica rapa* L.: resistance mechanisms, breeding solutions and prospects**

Grigory S. Ogudin, Anna M. Artemyeva

*N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia***Corresponding author:** Grigory S. Ogudin, gregory.oogudin@gmail.com

The review presents an analysis of recent studies on the resistance of *Brassica rapa* L. crops to the most dangerous pathogens – fungi of the genus *Alternaria*, and the bacteria *Xanthomonas campestris* pv. *campestris*. Geographic distribution, virulence, and racial composition of pathogen populations were analyzed, and regional features of their distribution were identified. Particular attention was paid to the research into the biochemical mechanisms of plant resistance, including the role of secondary metabolites (glucosinolates, phenolic compounds, and phytoalexins), and the activity of the key defense enzymes. Modern approaches to breeding for resistance were considered, including the use of representatives of relative genera, and marker-assisted selection. It is shown that the integration of traditional and molecular genetics methods is a promising trend for the development of cultivars with complex resistance, adapted to modern phytopathological challenges in the context of global climate change.

Keywords: vegetable and oil *Brassica rapa* crops, *Alternaria* spp., *Xanthomonas campestris* pv. *campestris*, breeding for resistance

Acknowledgments: the review was prepared within the framework of the state task according to the theme plan of VIR, Project No. FGEM-2022-0003 “Global genetic resources of vegetable and cucurbit crops in the VIR collection: effective ways to disclose ecogenetic patterns in the formation of their diversity and utilization of breeding potential”.

For citation: Ogudin G.S., Artemyeva A.M. *Alternaria* leaf spot and black rot in *Brassica rapa* L.: resistance mechanisms, breeding solutions and prospects. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2026;187(1):252-261. (In Russ.). DOI: 10.30901/2227-8834-2026-1-013

Financial transparency: the authors have no financial interest in the presented materials or methods. The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work. The journal's opinion is neutral to the presented materials, the authors or their employers.

Введение

Репа *Brassica rapa* L. – один из наиболее полиморфных и экономически значимых видов в семействе Капустные (Brassicaceae Burnett). Длительный процесс внутривидового отбора, направленный на закрепление специфических морфологических, физиологических и биохимических признаков в различных эколого-географических зонах, привел к формированию уникального комплекса сельскохозяйственных культур, включающих овощные листовые, корнеплодные и масличные формы, которые составляют основу продовольственных систем целых регионов мира.

Экономическое значение вида определяется не только объемом производства и разнообразием сельскохозяйственной продукции, но и ее высокой пищевой ценностью. Низкая калорийность, обусловленная минимальным содержанием жиров, высокое содержание макро- и микроэлементов, среди которых калий, кальций, сера, фосфор, цинк, железо и марганец, делают овощные и масличные культуры вида (пекинская капуста, китайская капуста, розеточная капуста, японская капуста, репа, сурепица, тория, сарсон) ценным компонентом диетического питания. Листовые формы накапливают от 40 до 80 мг/100 г аскорбиновой кислоты (витамин С), 2–10 мг/100 г β-каротина и 50–200 мг/100 г хлорофиллов. Важной особенностью является наличие широкого спектра фенольных соединений и в красноокрашенных формах – антоцианов, которым присуща выраженная антиоксидантная и противовоспалительная активность, что способствует формированию иммунного ответа организма человека и снижению риска развития многих заболеваний (Artem'eva, Solov'eva, 2010; Aminul Islam et al., 2021; Soldatenko et al., 2022).

В то же время культуры вида *B. rapa* подвержены воздействию широкого спектра фитопатогенов. Болезни наносят значительный экономический ущерб, приводя к снижению урожайности, товарного качества продукции, как листьев, так и масла, и увеличению затрат на защитные мероприятия при выращивании растений и хранении продукции, при этом вторичные потери могут достигать 30–50% от собранного урожая, нанося удар по логистическим цепочкам и экономическому планированию (Meena et al., 2019).

Особую опасность в настоящее время представляют бактерии рода *Xanthomonas* Dowson и грибы рода *Alternaria* Nees. В районах возделывания культур вида *B. rapa* фиксируется ежегодный рост развития данных патогенов, что приводит к устойчивой тенденции увеличения частоты возникновения и интенсивности развития вызываемых ими заболеваний (Nowakowska et al., 2019; Runno-Paurson et al., 2021).

Повышение среднегодовых температур во многих регионах умеренного климата, увеличение продолжительности теплых периодов, смещение сезонности осадков и повышенная влажность воздуха создают благоприятные условия для распространения фитопатогенов, способствуя их эволюции, увеличению вирулентности, формированию резистентности (Blagojević et al., 2020). Это приводит к появлению высокоадаптивных, агрессивных и устойчивых к пестицидам популяций. Параллельное повышение частоты экстремальных погодных явлений, вызывающих абиотические стрессы, делает растения более восприимчивыми к инфекции, нарушая физиологические процессы и угнетая работу иммунной системы.

В результате традиционные системы защиты растений становятся малоэффективными. Эпифитотии приобретают более ранний, интенсивный и географически широкий характер, выводя селекцию сортов сельскохозяйственных культур с комплексной устойчивостью к патогенам и способностью синтезировать широкий спектр биологически активных веществ на первый план стратегии защиты растений.

Цель настоящей работы: обобщить имеющиеся литературные данные о распространенности, вредоносности патогенов родов *Xanthomonas* и *Alternaria* и оценить вклад биологически активных веществ растений вида *Brassica rapa* в формировании устойчивости к ним.

Альтернариоз: современное состояние проблемы

У капустных (крестоцветных) культур описано более 20 видов и форм гифомицетов, которые относятся к роду *Alternaria*. Широко распространены альтернариозы важнейших культур рода *Brassica* L.: всех разновидностей капусты огородной *Brassica oleracea* L., листовых, корнеплодных, масличных подвидов репы *B. rapa* L., рапса *B. napus* L., горчицы *B. juncea* Czern. и др., вызываемые *Alternaria brassicae* (Berk.) Sacc., *Alternaria brassicicola* (Schwein.) Wiltshire и *Alternaria japonica* Yoshii, а на растениях рода *Raphanus* L. – еще *Alternaria raphani* J.W. Groves & Skolko (Li et al., 2023).

В настоящее время альтернариоз (*Alternaria* spp.) распространен повсеместно в мире, где присутствуют благоприятные для него условия: высокое увлажнение и прохладный умеренный климат, – в странах Европы, США, Канаде, России. Все чаще встречаются упоминания о распространении болезни в Южной Азии (Индия и Бангладеш). *A. brassicae* обнаружен почти на всей территории европейской части России (в том числе на северо-западе) и Дальнем Востоке, в прибалтийских государствах, странах Западной Европы, США, Канаде, Китае и Казахстане, а также в Бразилии, Аргентине, Чили и Японии. Вид *A. brassicicola* обнаружен в Центральной России, на Северном Кавказе и на юге Дальнего Востока (Хабаровский и Приморский края), Республике Адыгее. В Северо-Западном федеральном округе фиксируются очаги поражения. Активное распространение патогена наблюдается на севере США и Европы (Великобритания). Встречаются сообщения о распространении в странах Африки (ЮАР) и Океании (Австралия и Новая Зеландия). Ареал *A. japonica* охватывает большую часть Восточной Азии (Gannibal, 2011; Nowicki et al., 2012; Nishikawa, Nakashima, 2020; Gannibal, Orina, 2022; Narain et al., 2022).

Основным фактором, лимитирующим распространение видов *Alternaria*, является температура. Особенно велико влияние этого фактора в период высокой влажности (росы), когда начинают прорастать конидии и происходит инфицирование растений. Наименее требовательным к внешним условиям является *A. brassicae*, для прорастания конидий и спороношения которого необходима температура 18–24°C. *A. brassicicola* – более теплолюбивый вид, которому необходима температура 20–30°C. В связи с постепенным потеплением климата, он активно расширяет свой ареал обитания. *A. japonica* обладает умеренными температурными требованиями – 20–25°C (Nowicki et al., 2012).

Следует отметить, что *A. brassicicola* – более агрессивный вид, способный производить большое количество конидий и быстрее поражать ткани растения, в то время как *A. brassicae* – повсеместно распространенный пато-

ген, особо доминирующий на рапсе и горчице (Meena et al., 2010; Nowicki et al., 2012; Blagojević et al., 2020).

Виды рода *Alternaria* обладают высокой агрессивностью и вредоносностью, которые проявляются на всех стадиях развития растения и имеют системный многоуровневый деструктивный характер. Они вызывают появление пятен на листьях крестоцветных. Симптомы начинают проявляться на более старых тканях растения, начиная с маленьких, округлых поражений, которые увеличиваются в размерах и сливаются, формируя обширные зоны некроза с характерной зональностью (концентрические кольца) и выраженным хлорозом по периферии. Центры могут отмирать и выпадать, в результате чего листья имеют изрешеченный вид или, при благоприятных условиях, покрываются сажистым налетом спороношения гриба. Пятна, вызываемые видом *A. brassicae*, обычно крупные, достигают нескольких сантиметров и имеют ярко выраженные концентрические кольца. Для них также характерна обширная желтая кайма. В отличие от него, *A. brassicicola* образует многочисленные, но более мелкие пятна размером 2–5 мм, которые часто сливаются. Эти пятна угловатые или округлые, угольно-черного цвета и без ярко выраженного желтого гало (Saharan et al., 2016; Narain et al., 2022).

В результате резко сокращается фотосинтетическая и ассимиляционная поверхности листьев, нарушаются физиологические процессы, растение угнетается и погибает. Пораженная сельскохозяйственная продукция становится непригодна для употребления вследствие загрязнения метаболитами гриба, которые являются микотоксинами, теряются ее полезные свойства. Данные виды фитопатогенных грибов заражают и семена: симптомы при этом проявляются в виде черных полос на семядолях и гипокотиле, что может приводить к гибели. В процессе семеноводства поражаются стручки, что отрицательно сказывается на качестве семян (Gannibal, 2011; Saharan et al., 2016; Munir et al., 2020).

В современных публикациях констатируется, что подавляющее большинство коммерческих сортов пекинской, китайской, японской капусты, репы и сурепицы вида *B. rapa* являются высоко- или умеренно восприимчивыми к патогенам *A. brassicae* и *A. brassicicola*, но внутри вида существует значительное генетическое разнообразие по признаку устойчивости. Путем масштабного скрининга генетического разнообразия идентифицированы отдельные генотипы, проявляющие толерантность или частичную устойчивость. Обнаружены перспективные источники устойчивости среди индийских линий масличной тории (*Brassica rapa* subsp. *dichotoma* Roxb.) и местных популяций и примитивных форм корнеплодной репы (*B. rapa* subsp. *rapa*) из Восточной Азии, при этом особую роль в селекции на устойчивость исследователи отводят классическим методам отбора и гибридизации с использованием устойчивых образцов (Chatta et al., 2022).

В работах подтверждается наличие источников толерантности и частичной устойчивости к альтернариозу в генофонде родственных видов: горчица белая *Sinapis alba* L., рыжик *Camelina sativa* (L.) Crantz, индау (эрука) *Eruca sativa* Mill. и редька полевая *Raphanus raphanistrum* L. Они идентифицированы как перспективные источники устойчивости (Maxwell, Scott, 2008; Gupta et al., 2014; Dixit et al., 2020; Singh S. et al., 2024).

Значительный интерес для селекции представляет генофонд вида *Brassica napus*. Многочисленные исследования были направлены на скрининг обширных коллек-

ций генетических ресурсов растений и идентификацию генотипов, проявляющих толерантность или частичную устойчивость к возбудителям альтернариоза. Исследования не только позволили выделить перспективные линии для использования в селекционных программах, но и заложили основу для изучения генетических и физиолого-биохимических механизмов, детерминирующих устойчивость (Sharma et al., 2007; Nowicki et al., 2012). Поскольку *B. napus* (геном ААСС) произошел от скрещивания *B. rapa* (АА) и *B. oleracea* (СС), он служит видом-посредником для переноса генов устойчивости как от самого рапса, так и от капусты огородной (*B. oleracea*) к *B. rapa*. Межвидовая гибридизация *B. rapa* с устойчивыми линиями *B. napus* является одним из наиболее возможных подходов к реализации селекционных программ по устойчивости (Panjabi et al., 2019).

Перспективным направлением исследований является комплексная оценка генетических ресурсов *B. rapa*, направленная на выявление устойчивых генотипов и на сравнительный анализ эффективности методов оценки (естественный и искусственный инфекционный фон). Установлено, что естественный инфекционный фон лучше отражает горизонтальную устойчивость, складывающуюся из множества механизмов, что является окончательным критерием для отбора. Искусственный фон позволяет стандартизировано оценить специфические механизмы устойчивости (вертикальная устойчивость) к конкретному патогену, исключив влияние переменных факторов среды в рамках массового скрининга (Chen L. et al., 2003; Dixon, Wells, 2024).

Устойчивость растений к патогенам часто является результатом координированной работы многоуровневой системы защиты, где ключевая роль отводится вторичным метаболитам. Современные методы аналитической химии, в частности, хроматография в сочетании с масс-спектрометрией, позволили исследователям провести детальный сравнительный анализ метаболомных профилей инфицированных и здоровых тканей у контрастных по устойчивости к патогенам генотипов. Были установлены ключевые метаболиты, повышающие устойчивость, среди которых основные – индольные глюкозинолаты. Концентрация специфических глюкозинолатов (например, глюкобрассидина) и продуктов их распада (таких как индол-3-карбинол) была значительно повышена у устойчивых генотипов. Эти соединения известны своей сильной антифунгальной (противогрибковой) активностью. Оценена высокая роль фитоалексинов – зафиксировано накопление брассилексинов (специфические для капустных растений антимикробные соединения), синтезируемых в ответ на проникновение патогена (Baek et al., 2016; Yadav P. et al., 2020; Kim S. et al., 2023; Yan et al., 2024).

Устойчивость *Sinapis alba* также связывают со способностью синтезировать уникальные фитоалексины, которые эффективно ингибируют прорастание конидий и рост мицелия *Alternaria* (Pedras, Zaharia, 2000; Ahmed et al., 2024). У *Camelina sativa* глюкозинолатный профиль существенно отличается от профиля других капустных культур: основу профиля рыжика составляют индольные соединения, с чем связывают его высокую толерантность к альтернариозу (Glawischignig, 2007). Экстракты из *Eruca sativa* показали значительную фунгитоксическую активность против *Alternaria brassicicola*, что подтверждает роль вторичных метаболитов в защите (Gupta et al., 2013, 2014). *Raphanus raphanistrum*, содержащий глюкорафанин, идентифицирован как вид, включающий

источники устойчивости, и рекомендован для использования в межвидовых селекционных программах (Adhikari et al., 2023).

При заражении *Alternaria brassicicola* в листьях *Eruca sativa* значительно повышалась активность ключевых защитных ферментов, таких как пероксидаза (PO) и фенилаланин-аммиак-лиаза (PAL). Пероксидаза катализирует сшивание молекул лигнина, формируя прочный полимерный барьер вокруг места инфекции. Растение не просто пассивно сопротивляется, а активно перестраивает свой метаболизм, чтобы структурно изолировать патоген (лигнификация) и создать неблагоприятную для него химическую среду путем синтеза фенолов и флавоноидов (Gupta et al., 2014).

Ряд исследований связывает наблюдаемую устойчивость отдельных генотипов *Brassica rapa* к *Alternaria brassicae* и *A. brassicicola* с конкретными молекулярными и биохимическими механизмами защиты и выявляет общий биохимический профиль, ассоциированный с устойчивостью. Была установлена статистически значимая отрицательная корреляция между степенью поражения тканей *A. brassicicola* и концентрацией общих фенолов и флавоноидов, а также активностью ферментов PAL и пероксидазы. Идентификация ключевой роли PAL свидетельствует о том, что гены, кодирующие этот фермент, а также гены, регулирующие его активность, представляют первоочередной интерес для маркер-вспомогательной селекции (MAS) (Zaynab et al., 2019; Huang, Dudareva, 2023).

Критически важным является анализ ранних этапов взаимодействия растения и патогена. Установлено, что ключевое различие между устойчивыми и восприимчивыми генотипами заключается не только в наличии ответа, но и в скорости и интенсивности его появления. Проводились исследования содержания биологически активных соединений растений в динамике. У устойчивых генотипов наблюдался пик активности ферментов (сверхоксиддисмутаза и полифенолоксидаза) и накопления низкомолекулярных защитных соединений (фенолов) в первые 24–72 часа после инокуляции (Zaynab et al., 2019; Mittler et al., 2022).

Таким образом, инновационная стратегия селекции культур *Brassica rapa*, направленная на устойчивость к альтернариозу, базируется на эффективной интеграции традиционных подходов с современными биотехнологическими решениями. Перспективным направлением является комплексное использование генетического разнообразия представителей родственных родов, обладающих ценными механизмами иммунитета, и маркер-вспомогательной селекции на основе содержания выявленных биохимических показателей устойчивости – индольных глюкозинолатов, фитоалексинов и ферментов антиоксидантной системы. Такой комплексный подход открывает новые возможности для преодоления современных фитопатологических вызовов.

Сосудистый бактериоз: состояние проблемы

Род фитопатогенных грамотрицательных бактерий *Xanthomonas* является одним из самых вредоносных возбудителей болезней растений, поражая широкий спектр сельскохозяйственных культур. В настоящее время инфицирование данными бактериями отмечено на 392 видах растений, среди которых 124 вида относятся к однодольным, включая такие критически важные злаки, как пшеница, рожь, овес, ячмень, и 268 видов относятся

к двудольным, в число которых входят ключевые продовольственные культуры: капуста, томат, огурец, а также бобовые (Brenner et al., 2005).

Сосудистый бактериоз поражает растение на всех этапах его развития. Симптомы на всходах проявляются в виде водянистых бурых пятен на семядольных листьях, с последующей некротизацией проводящих сосудов и гибелью всходов. Возбудитель *X. campestris* pv. *campestris* (Хсс) отличается высокой скоростью распространения: от единичного очага до массового заражения проходит всего несколько недель. У взрослых растений заболевание проявляется в виде характерных V-образных хлоротичных пятен по краям листовой пластины, которые впоследствии переходят в некрозы. Пораженные листья желтеют и отмирают, на поперечном срезе черешка отчетливо видно потемнение сосудов. Проникая в проводящую систему через гидатоды или механические повреждения, патоген выделяет полисахарид ксантан, который блокирует ее работу, что нарушает физиологические процессы и приводит к снижению ростовых процессов, а при системном поражении – к гибели растения. Этот густой, вязкий полимер, который бактерии активно выделяют в сосуды ксилемы, обладает и защитной функцией: его вязкая структура затрудняет проникновение в очаг инфекции защитных веществ – фитоалексинов, препятствует действию препаратов. В период хранения инфекция в десятки раз усиливает развитие бактериальной мокрой гнили. В итоге товарная урожайность может снизиться на 50–80%, а потери при хранении резко возрастают, нанося значительный экономический ущерб (Vicente, Holub, 2013; Ignatov, 2014).

Сосудистый бактериоз был впервые обнаружен в 1890 г. в США (штат Висконсин). Первое описание болезни сделано Гарманом в 1894 г. в штате Кентукки. Со временем сосудистый бактериоз признали одним из самых серьезных и вредоносных заболеваний крестоцветных культур в странах с теплым и влажным климатом. Наибольшую экономическую угрозу он представляет в регионах с интенсивным овощеводством – в странах Европы, Северной Америки, Азии (Vicente, Holub, 2013). В России сосудистый бактериоз впервые обнаружили в 1905 г. на территории Смоленской и Харьковской губерний, затем в Московской и Петербургской губерниях, и в дальнейшем во всех регионах, где культивируют крестоцветные культуры. В настоящее время он представляет серьезную опасность на юге европейской части России (Краснодарский край, Ростовская обл., Северный Кавказ), в Центральном-Черноморском регионе и Поволжье. В связи с изменением климата он продвигается в более северные регионы страны, включая Северо-Западный. Значимым фактором расширения ареала инфекции является недостаточный контроль за зараженностью семян, которые являются одним из основных источников ее распространения. Эпифитотия может быть вызвана даже единичной партией инфицированного посевного материала, попавшей в благоприятную среду (Izrailsky, 1979; Fargier, Manceau, 2007; Lazarev et al., 2017).

Существует 11 рас возбудителя *X. campestris* pv. *campestris*. Несмотря на глобальный характер проблемы сосудистого бактериоза, фитопатологическая обстановка и расовый состав популяции бактерии могут существенно различаться в разных географических регионах. По мнению многих исследователей, 1-я, 3-я, 4-я расы наиболее распространены, обладают широким спектром вирулентности и способны преодолевать большинство основных генов устойчивости, которые были введены

в культивируемые сорта. Большие опасения вызывает 6-я раса, способная преодолевать действие нескольких ключевых генов устойчивости (таких как *R1* и *R4*), широко используемых в селекции (Lema et al., 2012; Cruz et al., 2017; Afrin et al., 2020).

Для Западной Европы особую опасность представляют 1-я, 4-я и 6-я расы. В Южной Европе широко распространена 4-я раса, вызывающая серьезные эпифитотии (Lema et al., 2012; Cruz et al., 2017; Pineda, Varón 2023). В Южной Америке существует большое генетическое и вирулентное разнообразие популяции Хсс. Доминирующими расами являются Хсс1 и Хсс4. Отмечена высокая агрессивность Хсс6. В Бразилии были идентифицированы расы 1, 3, 4, 5 и 6. Раса 4 была доминирующей и наиболее широко распространенной на всей территории страны. Штаммы расы 4 также проявили наибольшую агрессивность по сравнению с другими выявленными расами (Batista et al., 2021). Выявлено значительное генетическое разнообразие популяции Хсс в Индии, что свидетельствует о длительной истории адаптации и эволюции патогена в регионе. Расовый анализ подтвердил доминирование Хсс1 и Хсс4 (Singh S. et al., 2018; Singh D. et al., 2022).

В Восточной Азии выявлено 9 различных рас Хсс, что указывает на исключительно высокое расовое разнообразие патогена, особенно в Китае. Исследования показали, что китайские штаммы генетически отличаются от некоторых международных изолятов, что говорит о возможной географической изоляции и независимой эволюции. Раса 1 была наиболее распространенной, за ней следовали расы 4 и 6. В Корее изучали текущий расовый состав и его изменение на популяциях пекинской капусты (*Brassica rapa* subsp. *pekinensis* (Lour.) Hanelt). Выявлено, что раса 4 является наиболее распространенной. Особое внимание уделено идентификации 9-й расы, в дальнейшем увеличению ее частоты и способности вызывать тяжелые симптомы на культивируемых сортах, считавшихся уже относительно устойчивыми, что говорит о способности преодолевать существующую устойчивость (Chen D. et al., 2022; Hong et al., 2024). Изучался релевантный расовый состав в Японии. Подтверждено, что расы 1, 4 и 3 являются наиболее распространенными. Установлено, что раса 3 становится все более агрессивной и способна преодолевать устойчивость, контролируемую геном *R1*, что вызывает опасения, так как многие коммерческие сорта уязвимы к ней. Вызывает опасения и 7-я раса (Kim Y. et al., 2023).

Исследования, проведенные в США, демонстрируют специфическую структуру патогена, обусловленную местными агроэкологическими условиями и используемым сортовым материалом. Установлено, что расы 1, 3, 4, 6 независимо эволюционировали в пределах страны. Раса 4 остается доминирующей, далее следуют расы 1 и 6. Анализ данных выявил выраженную сезонную динамику в распределении рас. Доминирующая раса 1 сменяется расой 4: первая демонстрирует пик встречаемости в период с апреля по июнь, тогда как вторая доминирует с июля по октябрь. (Lange et al., 2016; Cruz et al., 2017).

В России провели масштабный сбор изолятов патогена из различных регионов страны и впервые применили комплекс современных молекулярных методов для их точной расовой идентификации. Использовался ПЦР-анализ со специфичными праймерами, позволяющий дифференцировать расы на основе наличия генов патогенности. Установлено, что доминирующей расой на территории России является раса 4. Также, с чуть меньшей частотой, была выявлена раса 1, а затем и раса 6. Под-

тверждено, что сосудистый бактериоз имеет повсеместное распространение в европейской части России и на Дальнем Востоке, а также очаговое – в Сибири и на Урале. Определены зоны особой вредоносности – Центральный регион, Северо-Западный регион (Ленинградская область) и Дальний Восток (Приморский край) (Ignatov, 2014; Lazarev et al., 2017).

Таким образом, наблюдается общая глобальная тенденция к увеличению расового разнообразия патогена и появлению более агрессивных рас, способных преодолевать существующую устойчивость сортов, что представляет серьезную угрозу для производства капустных культур во всем мире.

Эффективная борьба с этим патогеном требует глубокого понимания его генетического разнообразия и эволюции. Исследователи применяли метод многолокусного секвенирования (MLST) для изучения возбудителя и доказали, что, определив генетическую структуру штамма, можно с высокой долей вероятности прогнозировать его вирулентность. С помощью полногеномного анализа выявлена четкая региональная дифференциация популяций патогена и обнаружены текущие процессы адаптивной эволюции. Показано, что различные генетические линии Хсс демонстрируют специфические профили вирулентности, а рекомбинация и горизонтальный перенос генов играют ключевую роль в появлении новых вирулентных рас (Lema et al., 2012; Chen D. et al., 2022).

У линий удвоенных гаплоидов картирующих популяций *B. rapa* выявили устойчивость к четырем расам возбудителя сосудистого бактериоза, которая наследуется по моногенному типу. С помощью QTL-анализа в геноме идентифицированы хромосомные локусы, контролирующие устойчивость. Для наиболее значимых локусов подобраны тесно сцепленные с ними молекулярные SSR-маркеры. Полученные данные и выделенные линии представляют прямую практическую ценность для ускоренной селекции (Artemyeva et al., 2018).

Проведенный скрининг 52 образцов *B. rapa* позволил выявить 19 высокоустойчивых форм, что значительно расширяет ресурсную базу для селекции. Генетический анализ на примере скрещивания устойчивой линии Е5 и восприимчивой линии Е4 показал, что устойчивость контролируется одной парой аддитивно-доминантных основных генов с высокой наследуемостью (93,43%). Цитологические исследования выявили ключевой клеточный механизм: устойчивость у Е5 связана с активной аутофагией в клетках паренхимы ксилемы, ограничивающей распространение патогена, в то время как у восприимчивой Е4 наблюдался некроз клеток. Исследование устанавливает связь между генетической природой устойчивости и конкретным клеточным механизмом защиты (Deng et al., 2025).

Экспериментальные данные подтверждают, что определенные гены ключевого метаболического пути могут специфически подавлять иммунный ответ растений, нарушая баланс в синтезе защитных соединений. Так, сверхэкспрессия гена *Bol4CL41* у генетически модифицированных растений *B. rapa* увеличивала площадь поражения тканей после инокуляции патогеном (Ma et al., 2025).

Ключевым аспектом современной селекции является как идентификация фенотипически устойчивых генотипов, так и изучение физиолого-биохимических механизмов их устойчивости. Современные исследования концентрируются на изучении комплекса защитных реак-

ций, включающих синтез низкомолекулярных фитоганципинов и модуляцию профилей вторичных метаболитов. Особый интерес представляет комплексный метаболомный анализ, позволяющий получить системное представление о перестройке метаболических путей при патогенезе. Исследования контрастных по устойчивости образцов показывают следующее. Индолные глюкозинолаты демонстрируют значительную дифференциацию: концентрация глюкобрассицина у устойчивых форм превышает показатели восприимчивых в 3,2 раза; 4-гидроксиглюкобрассицин характеризуется активным накоплением в течение первых 24 часов после инфицирования, а неоглюкобрассицин обнаруживается исключительно в устойчивых линиях. Фенольные соединения проявляют выраженную отрицательную корреляцию с уровнем устойчивости: содержание синаповой кислоты сильно влияет на процесс инокуляции, сирингиновая кислота показывает увеличение концентрации в несколько раз через 48 часов после заражения, а кверцетин-3-глюкозид подтверждает свою значимость прямой антимикробной активностью *in vitro* против Хсс. Активность защитных ферментов существенно различается между контрастными по устойчивости генотипами: пероксидаза (POD) проявляет более высокую активность у устойчивых форм, полифенолоксидаза (PPO) достигает пика активности через 24 часа после инокуляции, а фенилаланин-аммиак-лиаза (PAL) демонстрирует многократную индукцию в ответ на заражение (Aires et al., 2011; Sotelo et al., 2015; Liu et al., 2021; Dai et al., 2025).

Протеомный анализ выявил молекулярный ответ *B. rapa* на инфицирование *Xanthomonas campestris* pv. *campestris*. Из идентифицированных дифференциально экспрессируемых белков ключевую роль в формировании устойчивости играют два основных функциональных класса. Во-первых, наблюдается значительная активация прямого антимикробного ответа, о чем свидетельствует сверхэкспрессия связанных с патогенезом белков (PR), таких как хитиназа и β -1,3-глюканаза, направленных на разрушение клеточных стенок патогена. Во-вторых, выявлена активация белков теплового шока (HSP70, HSP90), что подчеркивает критическую важность поддержания протеостаза и стабилизации иммунных сигнальных комплексов в условиях биотического стресса. Полученные данные демонстрируют, что эффективная защита растения обеспечивается за счет синергии двух стратегий: прямого патоген-ориентированного иммунитета и механизмов внутриклеточного гомеостаза для обеспечения стабильной работы защитной системы (Ahmad et al., 2016; Tortosa et al., 2022; Yadav et al., 2023; Dai et al., 2025).

Таким образом, современные исследования демонстрируют, что эффективная устойчивость культур *Brassica rapa* к сосудистому бактериозу формируется благодаря синергетическому взаимодействию многоуровневой защиты. На биохимическом уровне ключевую роль играет активация специфических вторичных метаболитов, таких как индолные глюкозинолаты и фенольные соединения, которые проявляют прямую антимикробную активность. На протеомном уровне устойчивость обеспечивается за счет координированной экспрессии PR-белков, осуществляющих прямую атаку на патоген, и шаперонов, поддерживающих клеточный гомеостаз в условиях инфекционного стресса. Комплексное изучение этих механизмов раскрывает молекулярные основы устойчивости и предоставляет возможности для ускоренной селекции.

Заключение

Культуры вида *Brassica rapa* имеют большое экономическое значение во многих регионах мира. Проведенный анализ свидетельствует о критической важности разработки комплексных стратегий защиты данных культур от патогенов родов *Xanthomonas* и *Alternaria* в условиях глобальных климатических изменений. Установлено, что эффективная устойчивость формируется благодаря взаимодействию биохимических механизмов, включающих активацию специфических вторичных метаболитов и координированную экспрессию защитных белков. Перспективным направлением селекции является использование генетического разнообразия родственных родов в сочетании с маркер-вспомогательным отбором. Интеграция традиционных подходов с современными биотехнологическими решениями открывает возможности для создания нового поколения сортов, сочетающих устойчивость к патогенам с адаптацией к меняющимся условиям среды. Таким образом, комбинация генетических, биохимических и молекулярных методов представляет собой наиболее эффективный путь для преодоления современных фитопатологических вызовов в выращивании крестоцветных культур.

References / Литература

- Adhikari K., Sharma C., Karki A., Magar I.B., Chand R., Magar S.G. Varietal screening of radish genotypes against *Alternaria* leaf spot (*Alternaria raphani*) at western Nepal. *Turkish Journal of Agriculture – Food Science and Technology*. 2023;11(4):639-643. DOI: 10.24925/turjaf.v11i4.639-643.5346
- Afrin K.S., Rahim M.A., Rubel M.H., Park J.I., Jung H.J., Kim H.T. et al. Development of PCR-based molecular marker for detection of *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* Race 6, the causative agent of black rot of brassicas. *Plant Pathology Journal*. 2020;36(5):418-427. DOI: 10.5423/PPJ.OA.06.2020.0103
- Ahmad P., Abdel Latif A.A.H., Rasool S., Akram N.A., Ashraf M., Gucl S. Role of proteomics in crop stress tolerance. *Frontiers in Plant Science*. 2016;7:1336. DOI: 10.3389/fpls.2016.01336
- Ahmed R., Saikia P., Aryasree R., Bhorali P. Isolation and characterization of *Alternaria brassicicola* from Assam (India) and screening for resistance in *Sinapis alba*. *Tropical Plant Pathology*. 2024;49:850-863. DOI: 10.1007/s40858-024-00678-w
- Aires A., Dias C.S.P., Carvalho R., Oliveira M.H., Monteiro A.A., Simões M.V. et al. Correlations between disease severity, glucosinolate profiles and total phenolics and *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* inoculation of different Brassicaceae. *Scientia Horticulturae*. 2011;129(3):503-510. DOI: 10.1016/j.scienta.2011.04.009
- Aminul Islam A.K.M., Hossain M.A., Mominul Islam A.K.M. (eds). *Brassica* breeding and biotechnology. London: IntechOpen; 2021. DOI: 10.5772/intechopen.87490
- Artem'eva A.M., Solov'eva A.E. Characteristic properties of biochemical composition of hybrids of leaf vegetable cultures of *Brassica rapa* L. *Agrarian Russia*. 2010;(3):17-20. [in Russian] (Артемьева А.М., Соловьева А.Е. Особенности биохимического состава гибридов листовых овощных культур вида *Brassica rapa* L. *Аграрная Россия*. 2010;(3):17-20). DOI: 10.30906/1999-5636-2010-3-17-19

- Artemyeva A.M., Ignatov A.N., Volkova A.I., Kocherina N.V., Konopleva M.N., Chesnokov Yu.V. Physiological and genetic components of black rot resistance in double haploid lines of *Brassica rapa* L. *Agricultural Biology*. 2018;53(1):157-169. DOI: 10.15389/agrobiology.2018.1.157eng
- Baek S.A., Jung Y.H., Lim S.H., Park S.U., Kim J.K. Metabolic profiling in Chinese cabbage (*Brassica rapa* L. subsp. *pekinensis*) cultivars reveals that glucosinolate content is correlated with carotenoid content. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*. 2016;64(21):4426-4434. DOI: 10.1021/acs.jafc.6b01323
- Batista J.N.G., Ferreira M.A.S.V., Quezado-Duval A.M. Molecular and phenotypic characterization of *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* causing black rot in *Brassica* crops in Brazil. *Tropical Plant Pathology*. 2021;46(6):684-701. DOI: 10.1007/s40858-021-00456-y
- Blagojević J.D., Vukojević J.B., Ivanović Ž.S. Occurrence and characterization of *Alternaria* species associated with leaf spot disease in rapeseed in Serbia. *Plant Pathology*. 2020;69(5):883-900. DOI: 10.1111/ppa.13168
- Brenner D.J., Krieg N.R., Staley J.T., Garrity G.M., Boone D.R., Vos P., Goodfellow M., Rainey F.A., Schleifer K.H. (eds). *Bergey's manual of systematic bacteriology*. Vol. 2: The proteobacteria. Part B: The gammaproteobacteria. 2nd ed. New York, NY: Springer; 2005. DOI: 10.1007/0-387-28022-7
- Chatta M.B., Razzaq M.B., Shafique S., Siddique M. Isolation, characterization and management of *Alternaria* leaf blight of turnip through botanicals. *Pakistan Journal of Phytopathology*. 2022;34(2):221-233. DOI: 10.33866/phytopathol.034.02.0802
- Chen D., Zhong X., Cui J., Li H., Han R., Yue X. et al. Comparative genomic analysis of *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* isolates BJSJQ20200612 and GSXT20191014 provides novel insights into their genetic variability and virulence. *Frontiers in Microbiology*. 2022;13:833318. DOI: 10.3389/fmicb.2022.833318
- Chen L.Y., Price T.V., Park-Ng Z. Conidial dispersal by *Alternaria brassicicola* on Chinese cabbage (*Brassica pekinensis*) in the field and under simulated conditions. *Plant Pathology*. 2003;52(5):536-545. DOI: 10.1046/j.1365-3059.2003.00880.x
- Cruz J., Tenreiro R., Cruz L. Assessment of diversity of *Xanthomonas campestris* pathovars affecting cruciferous plants in Portugal and disclosure of two novel *X. campestris* pv. *campestris* races. *Journal of Plant Pathology*. 2017;99(2):403-414.
- Dai H., Hu L., Wang J., Yue Z., Wang J., Chen T. et al. Constructing a novel disease resistance mechanism model for cruciferous crops: an example from black rot. *Molecular Plant Pathology*. 2025;26(2):e70060. DOI: 10.1111/mpp.70060
- Deng S., Kong C., Ma H., Ji J., Wang Y., Zhang Y. et al. Genetic and cellular basis of resistance to black rot caused by *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* in *Brassica rapa*. *Horticulturae*. 2025;11(6):626. DOI: 10.3390/horticulturae11060626
- Dixit S., Jangid V.K., Grover A. Evaluation of physiological and molecular effect of variable virulence of *Alternaria brassicae* isolates in *Brassica juncea*, *Sinapis alba* and *Camelina sativa*. *Plant Physiology and Biochemistry*. 2020;155:626-636. DOI: 10.1016/j.plaphy.2020.08.025
- Dixon G.R., Wells R. *Vegetable brassicas and related crucifers*. 2nd ed. Wallingford: CAB; 2024. DOI: 10.1079/9781789249170.0000
- Fargier E., Manceau C. Pathogenicity assays restrict the species *Xanthomonas campestris* into three pathovars and reveal nine races within *X. campestris* pv. *campestris*. *Plant Pathology*. 2007;56(5):805-818. DOI: 10.1111/j.1365-3059.2007.01648.x
- Gannibal Ph.B. Monitoring of *Alternaria* diseases in crops and identification of fungi of the genus *Alternaria* (Monitoring alternariozov selskokhozyaystvennykh kultur i identifikatsiya gribov roda *Alternaria*). St. Petersburg: VIZR; 2011. [in Russian] [Ганнибал Ф.Б. Мониторинг альтернариозов сельскохозяйственных культур и идентификация грибов рода *Alternaria*. Санкт-Петербург: ВИЗР; 2011].
- Gannibal Ph.B., Orina A.S. An electronic key for identification of *Alternaria* fungi common in Russia. *Mycology and Phytopathology*. 2022;56(6):431-440. [in Russian] [Ганнибал Ф.Б., Орина А.С. Электронный ключ для идентификации грибов рода *Alternaria*, распространенных в России. *Микология и фитопатология*. 2022;56(6):431-440]. DOI: 10.31857/S0026364822060034
- Glawischnig E. Camalexin. *Phytochemistry*. 2007;68(4):401-406. DOI: 10.1016/j.phytochem.2006.12.005
- Gupta P., Ravi I., Sharma V. Induction of β -1,3-glucanase and chitinase activity in the defense response of *Eruca sativa* plants against the fungal pathogen *Alternaria brassicicola*. *Journal of Plant Interactions*. 2013;8(2):155-161. DOI: 10.1080/17429145.2012.679705
- Gupta P., Ravi I., Sharma V. Regulation of defence response in *Eruca sativa* plants inoculated with *Alternaria brassicicola*. *Archives of Phytopathology and Plant Protection*. 2014;47(12):1408-1414. DOI: 10.1080/03235408.2013.844469
- Hong J., Kim H.J., Hossain M.R., Rubel M.H., Sahu N., Mao S. et al. Characterization and distribution of black rot disease causing pathogen – *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* races of the Jeju Island, South Korea. *Journal of Plant Pathology*. 2024;106(5):251-257. DOI: 10.1007/s42161-023-01549-0
- Huang X.Q., Dudareva N. Plant specialized metabolism. *Current Biology*. 2023;33(11):R473-R478. DOI: 10.1016/j.cub.2023.01.057
- Ignatov A.N. Occurrence of emerging bacterial plant pathogenesis in Russia. *Zashchita kartofelya = Potato Protection*. 2014;(2):53-57. [in Russian] [Игнатов А.Н. Распространение возбудителей опасных бактериозов растений в Российской Федерации. *Защита картофеля*. 2014;(2):53-57].
- Izrail'skiy V.P. Bacterial diseases of plants (Bakterialnye bolezni rasteniy). Moscow: Kolos; 1979. [in Russian] [Израильский В.П. Бактериальные болезни растений. Москва: Колос; 1979].
- Kim S.H., Lee G.A., Subramanian P., Hahn B.S. Quantification and diversity analyses of major glucosinolates in conserved Chinese cabbage (*Brassica rapa* L. ssp. *pekinensis*) germplasms. *Foods*. 2023;12(6):1243. DOI: 10.3390/foods12061243
- Kim Y.H., Mao S., Sahu N., Somaddar U., Kim H.T., Watanabe M. et al. Molecular marker development for the rapid differentiation of black rot causing *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* race 7. *Plant Pathology Journal*. 2023;39(5):494-503. DOI: 10.5423/PPJ.OA.07.2023.0102
- Lange H.W., Tancos M.A., Carlson M.O., Smart C.D. Diversity of *Xanthomonas campestris* isolates from symptomatic crucifers in New York State. *Phytopathology*. 2016;106(2):113-122. DOI: 10.1094/PHYTO-06-15-0134-R
- Lazarev A.M., Mysnik E.N., Ignatov A.N. Area and harmfulness zones of black rot of cabbage. *Plant Protection News*. 2017;1(91):52-55. [in Russian] [Лазарев А.М., Мысник Е.Н., Игнатов А.Н. Ареал и зона вредоносности сосудистого бактериоза капусты. *Вестник защиты растений*. 2017;1(91):52-55].

- Lema M., Cartea M.E., Sotelo T., Velasco P., Soengas P. Discrimination of *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* races among strains from northwestern Spain by *Brassica* spp. genotypes and rep-PCR. *European Journal of Plant Pathology*. 2012;133(1):159-169. DOI: 10.1007/s10658-011-9929-5
- Li J.F., Jiang H.B., Jeewon R., Hongsanan S., Bhat D.J., Tang S.M. et al. *Alternaria*: update on species limits, evolution, multi-locus phylogeny, and classification. *Studies in Fungi*. 2023;8:1. DOI: 10.48130/SIF-2023-0001
- Liu Z., Wang H., Xie J., Lv J., Zhang G., Hu L. et al. The roles of Cruciferae glucosinolates in disease and pest resistance. *Plants*. 2021;10(6):1097. DOI: 10.3390/plants10061097
- Ma H., Deng S., Kong C., Zhang Y., Zhao T., Ji J. et al. Multi-time point transcriptome analysis and functional validation revealed *Bol4CL41* negatively regulates black rot resistance in cabbage. *International Journal of Molecular Sciences*. 2025;26(13):6179. DOI: 10.3390/ijms26136179
- Maxwell A., Scott J.K. Pathogens on wild radish, *Raphanus raphanistrum* (Brassicaceae), in south-western Australia – implications for biological control. *Australasian Plant Pathology*. 2008;37(5):523-533. DOI: 10.1071/AP08040
- Meena P.D., Awasthi R.P., Chattopadhyay C., Kolte S.J., Kumar A. *Alternaria* blight: A chronic disease in rapeseed-mustard. *Journal of Oilseed Brassica*. 2010;1(1):1-11.
- Meena P.D., Mehta N., Saharan G.S. *Alternaria*–*Brassica* associations: research progress and prospects. *Agricultural Research Journal*. 2019;56(4):600-612. DOI: 10.5958/2395-146X.2019.00095.4
- Mittler R., Zandalinas S.I., Fichman Y., Van Breusegem F. Reactive oxygen species signalling in plant stress responses. *Nature Reviews. Molecular Cell Biology*. 2022;23(10):663-679. DOI: 10.1038/s41580-022-00499-2
- Munir S., Shahzad A.N., Qureshi M.K. Acutities into tolerance mechanisms via different bioassay during Brassicaceae – *Alternaria brassicicola* interaction and its impact on yield. *PLoS One*. 2020;15(12):e0242545. DOI: 10.1371/journal.pone.0242545
- Narain U., Kushwaha A., Mishra P., Singh S.K., Gupta G.P. Disease diagnosis and parasitism of *Alternaria* species on brassicaceous vegetables, oleiferous crops, and ornamental plants. *Research Journal of Agricultural Sciences*. 2022;13(6):1692-1701.
- Nishikawa J., Nakashima C. Japanese species of *Alternaria* and their species boundaries based on host range. *Fungal Systematics and Evolution*. 2020;5:197-281. DOI: 10.3114/fuse.2020.05.13
- Nowakowska M., Wrzesińska M., Kamiński P., Szczechura W., Lichocka M., Tartanus M. et al. *Alternaria brassicicola* – Brassicaceae pathosystem: insights into the infection process and resistance mechanisms under optimized artificial bio-assay. *European Journal of Plant Pathology*. 2019;153(1):131-151. DOI: 10.1007/s10658-018-1548-y
- Nowicki M., Nowakowska M., Niezgoda A., Kozik E.U. *Alternaria* black spot of crucifers: symptoms, importance of disease, and perspectives of resistance breeding. *Vegetable Crops Research Bulletin*. 2012;76:5-19. DOI: 10.2478/v10032-012-0001-6
- Panjabi P., Yadava S.K., Kumar N., Bangkim R., Ramchiary N. Breeding *Brassica juncea* and *B. rapa* for sustainable oilseed production in the changing climate: progress and prospects. In: C. Kole (ed.). *Genomic Designing of Climate-Smart Oilseed Crops*. Cham: Springer; 2019. p.275-369. DOI: 10.1007/978-3-319-93536-2_6
- Pedras M.S.C., Zaharia I.L. Sinalbins A and B, phytoalexins from *Sinapis alba*: elicitation, isolation, and synthesis. *Phytochemistry*. 2000;55(3):213-216. DOI: 10.1016/S0031-9422(00)00277-6
- Pineda M., Barón M. Assessment of black rot in oilseed rape grown under climate change conditions using biochemical methods and computer vision. *Plants*. 2023;12(6):1322. DOI: 10.3390/plants12061322
- Runno-Paurson E., Lääniste P., Nassar H., Hansen M., Ere-meev V., Metspalu L. et al. *Alternaria* black spot (*Alternaria brassicae*) infection severity on cruciferous oilseed crops. *Applied Sciences*. 2021;11(18):8507. DOI: 10.3390/app11188507
- Saharan G.S., Mehta N., Meena P.D. *Alternaria* disease of crucifers: biology, ecology and management. Singapore: Springer; 2016. DOI: 10.1007/978-981-10-0021-8
- Sharma N., Rahman M.H., Strelkov S., Thiagarajah M., Bansal V.K., Kav N.N.V. Proteome-level changes in two *Brassica napus* lines exhibiting differential responses to the fungal pathogen *Alternaria brassicae*. *Plant Science*. 2007;172(1):95-110. DOI: 10.1016/j.plantsci.2006.07.016
- Singh D., Kesharwani A.K., Singh K., Jaiswal S., Iquebal M.A., Geat N. et al. Whole-genome sequence resource of Indian race 4 of *Xanthomonas campestris* pv. *campestris*, the causal agent of black rot disease of *Brassica oleracea* var. *capitata*. *Plant Disease*. 2022;106(5):1502-1505. DOI: 10.1094/PDIS-10-21-2217-A
- Singh S., Dey S.S., Bhatia R., Batley J., Rumar R. Molecular breeding for resistance to black rot [*Xanthomonas campestris* pv. *campestris* (Pammel) Dowson] in Brassicas: recent advances. *Euphytica*. 2018;214(10):196. DOI: 10.1007/s10681-018-2275-3
- Singh S., Sagar S., Rao M., Saroha S., Garg P., Prasad L. Screening wild *Brassica* species against *Alternaria brassicicola* (Schw.) Wiltsh for breeding *Alternaria* leaf spot resistance in *Brassica* vegetables. *Genetic Resources and Crop Evolution*. 2024;71(6):2509-2525. DOI: 10.1007/s10722-023-01776-5
- Soldatenko A.V., Ivanova M.I., Bondareva L.L., Tareeva M.M. Cruciferous leafy vegetables [Капустные зеленные овошчи]. Moscow: Federal Scientific Vegetable Center; 2022. [in Russian] (Солдатенко А.В., Иванова М.И., Бондарева Л.Л., Тареева М.М. Капустные зеленные овощи. Москва: Федеральный научный центр овощеводства; 2022).
- Sotelo T., Lema M., Soengas P., Cartea M.E., Velasco P. *In vitro* activity of glucosinolates and their degradation products against brassica-pathogenic bacteria and fungi. *Applied and Environmental Microbiology*. 2015;81(1):432-440. DOI: 10.1128/AEM.03142-14
- Tortosa M., Velasco P., Rodríguez V.M., Cartea M.E. Changes in *Brassica oleracea* leaves infected with *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* by proteomics analysis. *Frontiers in Plant Science*. 2022;12:781984. DOI: 10.3389/fpls.2021.781984
- Vicente J.G., Holub E.B. *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* (cause of black rot of crucifers) in the genomic era is still a worldwide threat to brassica crops. *Molecular Plant Pathology*. 2013;14(1):2-18. DOI: 10.1111/j.1364-3703.2012.00833.x
- Yadav B.G., Aakanksha, Kumar R., Yadava S.K., Kumar A., Ramchiary N. Understanding the proteomes of plant development and stress responses in *Brassica* crops. *Journal of Proteome Research*. 2023;22(3):660-680. DOI: 10.1021/acs.jproteome.2c00684
- Yadav P., Mir Z.A., Ali S., Papolu P.K., Grover A. A combined transcriptional, biochemical and histopathological study unravels the complexity of *Alternaria* resistance and

- susceptibility in *Brassica* coenospecies. *Fungal Biology*. 2020;124(1):44-53. DOI: 10.1016/j.funbio.2019.11.002
- Yan W., Wang C., Zhang H., Fan W., Liu X., Huang Z. et al. Transcriptome and metabolome analyses reveal response mechanisms to *Alternaria brassicicola*-induced black spot disease in diverse Chinese cabbage genotypes. *Horticulturae*. 2024;10(9):1001. DOI: 10.3390/horticulturae10091001
- Zaynab M., Fatima M., Sharif Y., Zafar M.H., Ali H., Khan K.A. Role of primary metabolites in plant defense against pathogens. *Microbial Pathogenesis*. 2019;137:103728. DOI: 10.1016/j.micpath.2019.103728

Информация об авторах

Григорий Сергеевич Огудин, аспирант, лаборант-исследователь, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, gregory.oogudin@gmail.com, <https://orcid.org/0009-0001-0364-5715>

Анна Майевна Артемьева, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник, и. о. заведующего отделом, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, akme11@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-6551-5203>

Information about the authors

Grigory S. Ogudin, Postgraduate Student, Laboratory Research Assistant, N.I. Vavilov Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, gregory.oogudin@gmail.com, <https://orcid.org/0009-0001-0364-5715>

Anna M. Artemyeva, Cand. Sci. (Agriculture), Leading Researcher, Acting Head of a Department, N.I. Vavilov Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, akme11@yandex.ru, <https://orcid.org/0000-0002-6551-5203>

Вклад авторов: все авторы сделали эквивалентный вклад в подготовку публикации.

Contribution of the authors: the authors contributed equally to this article.

Конфликт интересов: авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Conflict of interests: the authors declare no conflicts of interests.

Статья поступила в редакцию 27.11.2025; одобрена после рецензирования 01.01.2026; принята к публикации 28.01.2026. The article was submitted on 27.11.2025; approved after reviewing on 01.01.2026; accepted for publication on 28.01.2026.