

ИММУНИТЕТ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ И ИХ ДИКИХ РОДИЧЕЙ

Научная статья
 УДК 632.4.01/08
 DOI: 10.30901/2227-8834-2023-3-196-206



Устойчивость сортов и линий яровой мягкой пшеницы к возбудителям септориозной, пиренофорозной и темно-бурой пятнистостей

Ю. В. Зеленева¹, В. П. Судникова², Н. М. Коваленко¹, И. В. Гусев²

¹ Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, Санкт-Петербург, Россия

² Федеральный научный центр имени И.В. Мичурина, Среднерусский филиал, Тамбовская область, Россия

Автор, ответственный за переписку: Юлия Витальевна Зеленева, zelenewa@mail.ru

Актуальность. Пятнистости зерновых культур – чрезвычайно вредоносные болезни в агроценозах Тамбовской области, существенно снижающие урожайность зерна. Цель работы – идентификация устойчивых к болезням сортов и линий яровой мягкой пшеницы, созданных в Среднерусском филиале ФНЦ имени И.В. Мичурина.

Материалы и методы. Материалом для исследования служили 3 сорта и 23 линии яровой мягкой пшеницы. Проростковую устойчивость образцов к болезням оценивали в лаборатории, взрослых растений – на естественном инфекционном фоне в 2020–2022 гг. С помощью молекулярного маркера Xfcr623 детектировали присутствие аллеля *Tsn1*, контролирующего чувствительность к токсину грибов PtrToxA.

Результаты и выводы. Выделили образцы, обладающие высокой устойчивостью к *Zymoseptoria tritici* (Л-8252, Л-82/60, Л-8107, Л-8078(23), Л-43-9, Л-43-1, Л-4, Stb-8/15, Stb-7/15, Stb-92); *Parastagonospora nodorum* (Stb-97, Stb-89, Stb-89(a), Stb-90, Stb-34, Rl-6-22); *P. pseudonodorum* (Л-8134, Л-8114, Л-82/60, Л-8107, Stb-10/15, Stb-9/15, Stb-8/15, Stb-7/15, Stb-97, Stb-89, Stb-89(a), Stb-90, Stb-34, Rl-6-22); *Pyrenophora tritici-repentis* (Л-8252, Л-8107, Л-43-9, Л-43-1, Л-4, Stb-10/15, Stb-9/15, Stb-97, Stb-92, Stb-92(a), Stb-89, Stb-89(a), Stb-34) и *Bipolaris sorokiniana* (Л-8114, Л-82/60, Л-43-9, Л-43-1, Л-4, Stb-90, Stb-34, Rl-6-22). Сорта и селекционные линии характеризовались групповой устойчивостью к двум (сорта 'Тамбовчанка', 'Памяти Плахотника'; линии Л-8252; Stb-92, Л-8114, Stb-10/15; Stb-9/15, Stb-8/15; Stb-7/15), трем (линии Л-82/60, Л-8107, Л-43-9; Л-43-1; Л-4, Stb-97; Stb-89; Stb-89(a), Stb-90; Rl-6-22; сорт 'Среднерусская') и четырем (линия Stb-34) патогенам. Линии Л-8252, Л-8134, Л-82/60, Л-8107, Л-8078 (23), Л-43-9, Л-43-1, Л-4, Stb-89, Stb-90, Stb-34, Л-33809-7-3 несут рецессивный аллель *tsn1* и следовательно защищены от токсина PtrToxA четырех грибов: *Parastagonospora nodorum*, *P. pseudonodorum*, *Pyrenophora tritici-repentis* и *Bipolaris sorokiniana*.

Ключевые слова: пшеница, генетический анализ, ПЦР, PtrToxA, PtrToxB, *Tsn1*

Благодарности: работа выполнена при поддержке Российского научного фонда, проект № 19-76-30005. Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Зеленева Ю.В., Судникова В.П., Коваленко Н.М., Гусев И.В. Устойчивость сортов и линий яровой мягкой пшеницы к возбудителям септориозной, пиренофорозной и темно-бурой пятнистостей. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2023;184(3):196-206. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-3-196-206

IMMUNITY OF CULTIVATED PLANTS AND THEIR WILD RELATIVES

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2023-3-196-206

Resistance of spring bread wheat cultivars and lines to *Septoria* leaf blotch, tan spot, and spot blotch pathogensYulia V. Zeleneva¹, Valentina P. Sudnikova², Nadezhda M. Kovalenko¹, Ivan V. Gusev²¹All-Russian Research Institute of Plant Protection, St. Petersburg, Russia²I.V. Michurin Federal Science Center, Middle-Russian Branch, Tambov Province, Russia**Corresponding author:** Yulia V. Zeleneva, zelenewa@mail.ru

Background. Leaf and stem diseases of cereal crops are among the most harmful in the agrocenoses of Tambov Province, significantly reducing grain yield and rapidly progressing in many regions of Russia. The aim of the study was to identify spring bread wheat lines and cultivars developed at the Middle-Russian Branch of the I.V. Michurin Federal Science Center that show resistance to leaf and stem diseases.

Materials and methods. The target material was represented by 3 cultivars and 23 breeding lines of spring bread wheat. Disease resistance in seedlings was assessed in the laboratory, while for adult plants the process was carried out in the field in 2020–2022. The presence of the *Tsn1* allele controlling susceptibility to the PtrToxA fungal toxin was detected using the Xfcp623 molecular marker.

Results and conclusions. Accessions with high levels of resistance to *Zymoseptoria tritici* were identified: L-8252, L-82/60, L-8107, L-8078(23), L-43-9, L-43-1, L-4, Stb-8/15, Stb-7/15, and Stb-92. Accessions Stb-97, Stb-89, Stb-89(a), Stb-90, Stb-34, and Rl-6-22 were resistant to *Parastagonospora nodorum*; L-8134, L-8114, L-82/60, L-8107, Stb-10/15, Stb-9/15, Stb-8/15, Stb-7/15, Stb-97, Stb-89, Stb-89(a), Stb-90, Stb-34, and Rl-6-22 to *P. pseudonodorum*; L-8252, L-8107, L-43-9, L-43-1, L-4, Stb-10/15, Stb-9/15, Stb-97, Stb-92, Stb-92(a), Stb-89, Stb-89(a), and Stb-34 to *Pyrenophora tritici-repentis*; and L-8114, L-82/60, L-43-9, L-43-1, L-4, Stb-90, Stb-34, and Rl-6-22 to *Bipolaris sorokiniana*. The cultivars and breeding lines showed group resistance to two, three or four pathogens. It was Lines L-8252, L-8134, L-82/60, L-8107, L-8078 (23), L-43-9, L-43-1, L-4, Stb-89, Stb-90, Stb-34, and L-33809-7-3 were observed to carry the recessive allele of the *tsn1* gene.

Keywords: wheat, seedling resistance, adult plant resistance, molecular genetics testing, PCR, PtrToxA, PtrToxB, *Tsn1*

Acknowledgements: the research was financially supported by the Russian Science Foundation, Project No. 19-76-30005. The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Zeleneva Yu.V., Sudnikova V.P., Kovalenko N.M., Gusev I.V. Resistance of spring bread wheat cultivars and lines to *Septoria* leaf blotch, tan spot, and spot blotch pathogens. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2023;184(3):196-206. DOI: 10.30901/2227-8834-2023-3-196-206

Введение

Производство зерна пшеницы является важным стратегическим ресурсом Российской Федерации, базовой отраслью сельскохозяйственного производства.

К одним из основных причин, вызывающих заметное варьирование показателей урожайности мягкой пшеницы по годам, относятся болезни. В Тамбовской области в последнее время наибольшую экономическую значимость приобретают септориозные и пиренофорозные пятнистости. Распространение их заметно варьирует в зависимости от погодных условий и сортовых особенностей культуры (Zeleneva et al., 2022; Kovalenko et al., 2023).

Септориоз является одним из самых распространенных заболеваний на посевах зерновых в большинстве стран мира с умеренным климатом. Болезнь вызывают грибы, принадлежащие к отряду Ascomycota, классу Ascomycetes, подклассу Dothideomycetidae. Доминирует *Zymoseptoria tritici* (Desm.) Quaedvl. & Crous (Zeleneva et al., 2022), относящийся к семейству Mucosphaerellaceae. Кроме пшеницы патоген паразитирует на листьях тритикале, ячменя, ржи (Sanin et al., 2018).

На территории Тамбовской области отмечаются два вида из рода *Parastagonospora*: *P. nodorum* (Berk.) Quaedvl., Verkley & Crous, и *P. pseudonodorum* (syn. *P. avenae* f. sp. *triticea*) (Zeleneva et al., 2022), которые вызывают септориоз листа и колоса пшеницы (Croll et al., 2021). Они относятся к семейству Phaeosphaeriaceae. *Parastagonospora nodorum*, как и *Zymoseptoria tritici*, не имеет строгой специализации к хозяину. *Parastagonospora pseudonodorum* в посевах зерновых регистрируют к концу вегетационного периода на листьях, стеблях и колосьях пшеницы. *Zymoseptoria tritici*, *Parastagonospora nodorum*, *P. pseudonodorum* – опасные патогены зерновых культур во всем мире, способные приводить к прямым потерям урожая до 30–40% (Sanin et al., 2018, Ficke et al., 2018).

Возбудитель желтой пятнистости, или пиренофороза, – гриб *Pyrenophora tritici-repentis* (Died.) Drechsler. Это одна из наиболее вредоносных болезней пшеницы, которая встречается во всех регионах возделывания культуры (Bankina et al., 2021; Kim, Volkova, 2020). *P. tritici-repentis* способен поражать всю вегетативную надземную часть растений, зерновки, но обычно наиболее заметен на листьях. Некрозы и хлорозы на тканях растений приводят к нарушению метаболизма хозяина, снижению качественных и количественных показателей урожайности. В годы эпифитотий потери урожая могут превышать 50% (Bankina et al., 2021).

Грибы *P. tritici-repentis*, *Parastagonospora nodorum* и *P. pseudonodorum* известны своей способностью синтезировать некротрофные эффекторы (necrotrophic effectors – NEs), в том числе специфичные к хозяину токсины (host selective toxins – HSTs), которые функционируют как факторы патогенности (Haugrud et al., 2022).

В патосистеме «*P. nodorum* – пшеница» взаимодействие продуктов генов вирулентности патогена (*SnTox*) с продуктами генов восприимчивости растения-хозяина (*Snn*) в основном следует «обратной» модели «ген-наген» (McDonald et al., 2018). Это явление известно как доминантная восприимчивость и было описано для нескольких патогенов, включая виды *Cochliobolus heterotrophus* (Drechsler) Drechsler, *Cochliobolus victoriae* R.R. Nelson, *Periconia circinata* (L. Mangin) Sacc. (Navathe et al., 2020).

На сегодняшний день идентифицировано взаимодействие продуктов девяти доминантных генов восприимчивости и некротрофных эффекторов в патосистеме «пшеница – *Parastagonospora nodorum*» (Haugrud et al., 2022). Показано, что гены, кодирующие белки *SnToxA*, *SnTox1*, *SnTox3*, присутствуют в генотипе *P. pseudonodorum* (Navathe et al., 2020).

К настоящему времени клонированы 3 гена хозяина, включая *Tsn1* (Faris et al., 2010), *Snn1* (Shi et al., 2016) и *Snn3-D1* (Zhang et al., 2021), а также 5 генов гриба, кодирующих белки-эффекторы: *SnToxA* (Friesen et al., 2006), *SnTox3* (Liu et al., 2009), *SnTox1* (Liu et al., 2012), *SnTox5* (Kariyawasam et al., 2022) и *SnTox267* (Richards et al., 2022).

У *Pyrenophora tritici-repentis* описаны 3 некротрофных эффектора: *PtrToxA*, *PtrToxB* и *PtrToxC* (Effertz et al., 2002). *PtrToxA* и *PtrToxB* – белки, *PtrToxC* – низкомолекулярное соединение небелковой природы (Effertz et al., 2002).

Известно, что *Parastagonospora nodorum* является донором гена *ToxA* для *Pyrenophora tritici-repentis*; оба вида имеют общий токсин (*PtrToxA* = *SnToxA*). Ген *ToxA* был привнесен в геном *P. tritici-repentis* путем горизонтального переноса из *Parastagonospora nodorum* (Friesen et al., 2018). Показано, что и *P. pseudonodorum* способен продуцировать данный токсин (Ciuffetti et al., 1997).

На сортах пшеницы, возделываемых на территории Тамбовской области, отмечаются такие болезни, как обыкновенная корневая гниль, «черный зародыш», темно-бурая листовая пятнистость, возбудителем которых является *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoemaker [телеоморфа *Cochliobolus sativus* (S. Ito & Kuribayashi) Drechsler ex Dastur]. Эти болезни являются одними из наиболее вредоносных в мире (Smurova, 2008 Chen et al., 2022). Недавно ген *ToxA* был идентифицирован у *B. sorokiniana* (Friesen et al., 2018).

Необходимо выстраивать стратегию защиты посевов пшеницы от болезней, основанную на интегрированном подходе, в котором устойчивость сорта является главным элементом.

Цель настоящей работы – идентификация устойчивых к болезням сортов и линий яровой мягкой пшеницы, созданных в Среднерусском филиале Федерального научного центра (ФНЦ) имени И.В. Мичурина.

Материалы и методы

В 2020–2022 гг. на стационарном участке Среднерусского филиала ФНЦ имени И.В. Мичурина изучили устойчивость 3 сортов и 23 селекционных линий пшеницы к септориозу и пиренофорозу (табл. 1). Образцы высевали на участке, размещенном в соответствии с требованиями Госкомиссии по сортоиспытанию сельскохозяйственных культур (Methodology for the state..., 2019). Селекционный участок расположен в северо-восточной части Центрально-Черноземного региона. Учетная площадь делянки – 10 м², повторность четырехкратная. В качестве контроля использовали сорт «Прохоровка», который высевали через каждые 20 образцов.

Для оценки устойчивости сортов и линий пшеницы к септориозу (*Zymoseptoria tritici*, *Parastagonospora nodorum*, *P. pseudonodorum*) и пиренофорозу (*Pyrenophora tritici-repentis*) в полевых условиях использовали модифицированную и дополненную шкалу Саари-Прескотта (Kolomiets et al., 2017). По данной методике все опытные образцы были разделены на 5 групп: RR – высокоустойчивые (поражаемость < 11%); R – устойчивые (поражаемость 11–20%); MS – умеренно восприимчивые (пора-

Таблица 1. Интенсивность поражения септориозом линий и сортов яровой мягкой пшеницы на опытном участке ФНЦ имени И.В. Мичурина
 Table 1. Septoria leaf blotch damage intensity among spring bread wheat lines and cultivars in the experimental plot of the I.V. Michurin Federal Science Center

Образец / Accession	Алельное состояние гена <i>Tsn1</i> / Allelic state of the <i>Tsn1</i> gene	Степень поражения растений в поле (2020–2022 гг.), % / The degree of damage to plants in the field (2020–2022), %		Степень поражения листовой пластины в лаборатории, % ± SD / Leaf plate damage degree in the laboratory, % ± SD					
		Среднее значение / Mean score ± SD	Фенотип / Phenotype	<i>Zymoseptoria tritici</i> Среднее значение / Mean score ± SD	Фенотип / Phenotype	<i>Parastagonospora nodorum</i> (ToxA, Tox1, Tox3) Среднее значение / Mean score ± SD	Фенотип / Phenotype	<i>Parastagonospora pseudo- nodorum</i> (ToxA, Tox1, Tox3) Среднее значение / Mean score ± SD	Фенотип / Phenotype
Тамбовчанка / Tambovchanka	<i>Tsn1</i>	17 ± 5,8	R	17 ± 5,5	R	18 ± 4,5	R	24 ± 5,5	MS
Памяти Плахотника / Pamyati Plakhotnika	<i>Tsn1</i>	17 ± 5,8	R	17 ± 2,2	R	16 ± 8,9	R	24 ± 5,5	MS
Среднерусская / Srednerusskaya	-	13 ± 5,8	R	15 ± 2,5	R	17 ± 8,9	R	20 ± 5,5	R
Л-8252	<i>tsn1</i>	20 ± 0,0	R	20 ± 0,0	R	46 ± 5,5	S	26 ± 5,5	MS
Л-8134	<i>tsn1</i>	20 ± 0,0	R	24 ± 5,5	MS	36 ± 8,9	MS	10 ± 0,0	RR
Л-8114	<i>Tsn1</i>	23 ± 5,8	MS	26 ± 8,9	MS	54 ± 5,5	S	14 ± 5,5	R
Л-82/60	<i>tsn1</i>	20 ± 0,0	R	20 ± 0,0	R	50 ± 0,0	S	12 ± 4,5	R
Л-8107	<i>tsn1</i>	13 ± 5,8	R	16 ± 5,5	R	32 ± 4,5	MS	16 ± 8,9	R
Л-8078(23)	<i>tsn1</i>	13 ± 5,8	R	14 ± 5,5	R	27 ± 4,5	MS	23 ± 6,7	MS
Л-43-9	<i>tsn1</i>	13 ± 5,8	R	14 ± 4,5	R	38 ± 4,5	MS	40 ± 0,0	MS
Л-43-1	<i>tsn1</i>	13 ± 5,8	R	14 ± 5,5	R	44 ± 5,5	S	40 ± 0,0	MS
Л-4	<i>tsn1</i>	20 ± 0,0	R	24 ± 5,5	R	46 ± 5,5	S	40 ± 0,0	MS

Таблица 1. Окончание
Table 1. The end

Образец / Accession	Алельное состояние гена <i>Tsn1</i> / Allelic state of the <i>Tsn1</i> gene		Степень поражения растений в поле (2020–2022 гг.), % / The degree of damage to plants in the field (2020–2022), %		Степень поражения листовой пластины в лаборатории, % ± SD / Leaf plate damage degree in the laboratory, % ± SD			
	Среднее значение / Mean score ± SD	Фенотип / Phenotype	Среднее значение / Mean score ± SD	Фенотип / Phenotype	Среднее значение / Mean score ± SD	Фенотип / Phenotype	Среднее значение / Mean score ± SD	Фенотип / Phenotype
Stb-10/15	17 ± 5,8	R	26 ± 5,5	MS	48 ± 4,5	S	12 ± 4,5	R
Stb-9/15	17 ± 5,8	R	28 ± 4,5	MS	50 ± 0,0	S	13 ± 4,5	R
Stb-8/15	13 ± 5,8	R	20 ± 0,0	R	44 ± 5,5	S	20 ± 0,0	R
Stb-7/15	20 ± 0	R	20 ± 0,0	R	36 ± 8,9	MS	20 ± 0,0	R
Stb-4	12 ± 2,9	R	26 ± 5,5	MS	60 ± 0,0	S	34 ± 5,5	MS
Stb-97	18 ± 2,9	R	28 ± 4,5	MS	12 ± 4,5	R	14 ± 5,5	R
Stb-92	17 ± 5,8	R	20 ± 0,0	R	22 ± 4,5	MS	32 ± 4,5	MS
Stb-92(a)	20 ± 0,0	R	30 ± 0,0	MS	22 ± 4,5	MS	34 ± 5,5	MS
Stb-89	18 ± 2,9	R	30 ± 0,0	MS	14 ± 5,5	R	10 ± 0,0	RR
Stb-89(a)	18 ± 2,9	R	30 ± 0,0	MS	14 ± 5,5	R	10 ± 0,0	RR
Stb-90	17 ± 5,8	R	30 ± 0,0	MS	2 ± 2,7	RR	12 ± 2,7	R
Stb-34	18 ± 2,9	R	30 ± 0,0	MS	20 ± 0,0	R	20 ± 6,1	R
RI-6-22	18 ± 2,9	R	22 ± 4,5	MS	3 ± 4,5	R	10 ± 0,0	RR
Л-33809-7-3	17 ± 5,8	R	22 ± 4,5	MS	34 ± 5,5	MS	26 ± 5,5	MS

жаемость 21–40%); S – восприимчивые (поражаемость 41–70%); HS – высоковосприимчивые (поражаемость 71–100%).

Сорта и линии пшеницы исследовали также в лабораторных условиях. Заражали листья возбудителями пиренофороза – *P. tritici-repentis* (Mikhailova et al., 2012), темно-бурой пятнистости – *Bipolaris sorokiniana* (Smurova, 2008), тремя возбудителями септориоза – *Zymoseptoria tritici*, *Parastagonospora nodorum* (*ToxA*, *Tox1*, *Tox3*), *P. pseudonodorum* (*ToxA*, *Tox1*, *Tox3*) (Kolomiets et al., 2017).

Инокулюм включал смесь изолятов гриба из коллекции Всероссийского научно-исследовательского института защиты растений (ВИЗР). Чистую культуру возбудителей болезней получали из растительного материала 2022 г., собранного в Тамбовской (1 изолят *Pyrenophora tritici-repentis* (*ToxA*); 4 изолята *Zymoseptoria tritici*; 3 изолята (*ToxA*, *Tox1*, *Tox3*) *Parastagonospora nodorum*; 3 изолята (*ToxA*, *Tox1*, *Tox3*) *P. pseudonodorum*) и Ленинградской (1 изолят *Bipolaris sorokiniana*) областях, а 1 изолят (*ToxB*) *Pyrenophora tritici-repentis* – из Казахстана.

Устойчивость образцов пшеницы к желтой пятнистости оценивали с помощью балловой шкалы (Mikhailova et al., 2012). Оценку проростковой устойчивости пшеницы к темно-бурой пятнистости, вызываемой *Bipolaris sorokiniana*, проводили по шкале, разработанной в ВИЗР (Smurova, 2008). Для оценки устойчивости образцов пшеницы к возбудителям септориоза в лабораторных условиях использовали шкалу Саари-Прескотта (Kolomiets et al., 2017).

Геномную ДНК выделяли из сегментов листьев пшеницы 7-дневного возраста стандартным СТАВ/хлороформ-методом (Doyle J.J., Doyle J.L., 1990).

Скрининг образцов на наличие гена *Tsn1* проводили при помощи пары праймеров Xfcr623(F)/Xfcr623(R). Праймер Xfcr623(F) имеет нуклеотидную последовательность (5'–3') СТАТТССГААТССГТГССТТССГ, праймер Xfcr623(R) – ССТТСТСТСАССГСТАТСТСАТС.

Аmplification геномной ДНК проводили в 25 мкл реакционной смеси: 2 мкл геномной ДНК (25 нг, допусти-

мо от 2 до 50 нг), 1 мкл каждого праймера (10 пМ/мкл («Евроген»)), 0,5 мкл смеси dNTPs mix (10 мМ, водный раствор dCTP, dGTP, dTTP и dATP) (TransGen), 0,55 мкл MgCl₂ (100 мМ), 0,5 мкл Bio Taq ДНК-полимераза (5U, 5 ед./мкл) («Диалат Лтд.», Россия), 2,5 мкл 10× ПЦР-буфера, 17 мкл ddH₂O. Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили в амплификаторе C1000 Touch Thermal Cycler Bio Rad. Условия ПЦР: 94°C в течение 3 мин, затем 45 циклов: 94°C в течение 30 с, 60°C – 30 с, 72°C – 1 мин, последний этап элонгации – 5 мин при 72°C. Размер ампликона составляет 380 пн (Faris et al., 2010).

Аmplified фрагменты разделяли методом электрофореза в 1,5-процентном агарозном геле, в 1×TBE-буфере (pH 8,2), гель окрашивали бромистым этидием. Для оценки размера фрагментов использовали ДНК-маркер Step100 plus («Биолабмикс»).

Наличие продукта амплификации маркера указывает на присутствие доминантного аллеля *Tsn1* (восприимчивость растения к белку-токсину гриба PtrToxA), отсутствие – наличие рецессивного аллеля *tsn1* (устойчивость растения к PtrToxA) (Faris et al., 2010).

Статистическую обработку данных проводили с использованием компьютерной программы STATISTICA 12. Рассчитывали среднее поражение листовой пластины септориозом при полевой оценке за период 2020–2022 гг., %; SD – стандартное отклонение (Std. Dev.). Для разделения изученных сортов пшеницы по устойчивости/восприимчивости к трем возбудителям септориоза использовали критерий Кохрена Q. Данный критерий применяли для проверки значимости различия между фитопатологическими оценками сортов пшеницы (Trukhacheva, 2017).

Результаты и обсуждение

У 11 линий пшеницы были выявлены фрагменты ожидаемого размера 380 пн после амплификации их ДНК с праймером Xfcr623 (48% от изученных) (табл. 1-2, рисунок), а 12 образцов (Л-8252, Л-8134, Л-82/60, Л-8107,

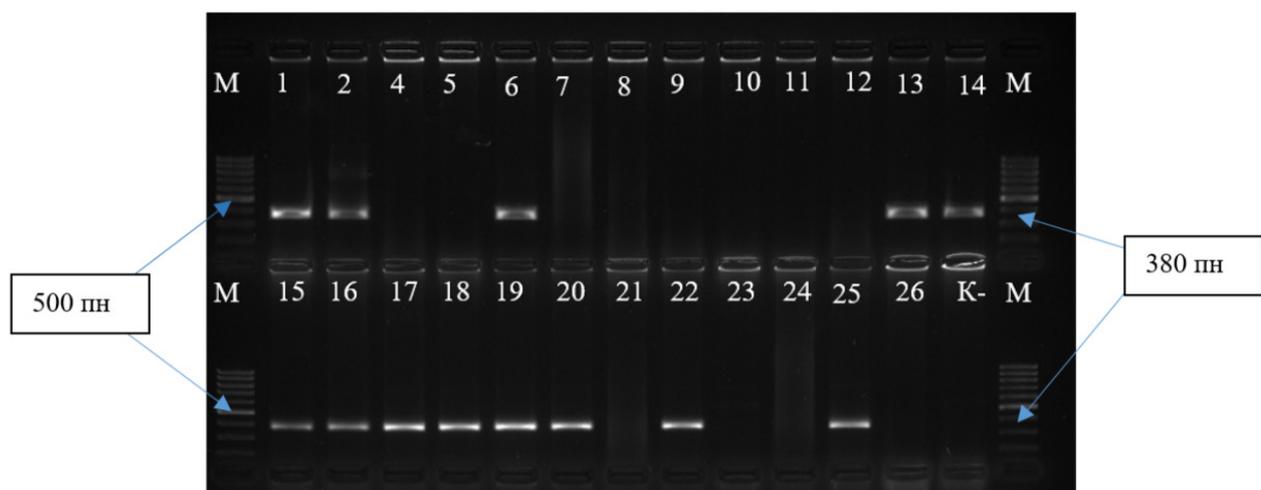


Рисунок. Электрофореграмма продуктов амплификации маркера Xfcr623 у сортов и линий яровой мягкой пшеницы (размер ампликона – 380 пн). Номера, указанные для образцов, соответствуют списку в таблице 1. Отрицательный контроль – линия 6B365; М – маркер молекулярной массы Step100 plus («Биолабмикс»)

Figure. The electrophoregram of amplification products with the Xfcr623 marker among spring bread wheat cultivars and lines (amplicon size is 380 bp). Numbers given to the accessions correlate with the list in Table 1. Line 6B365 is the negative control; M means the 100 bp DNA Ladder marker (Biolaabmix)

Таблица 2. Интенсивность поражения пиренофорозом и темно-бурой пятнистостью линий и сортов яровой мягкой пшеницы**Table 2. Tan spot and spot blotch damage intensity among spring bread wheat lines and cultivars**

Образец / Accession	Тип реакции на заражение изолятами / Type of the reaction to the infection caused by the isolates					
	<i>Pyrenophora tritici-repentis</i>				<i>Bipolaris sorokiniana</i>	
	(ToxA)		(ToxB)		Балл / Reaction type	Фенотип / Phenotype
	Балл / Reaction type	Фенотип / Phenotype	Балл / Reaction type	Фенотип / Phenotype		
Тамбовчанка / Tambovchanka	3/3	S	3/2	S	4	S
Памяти Плахотника / Pamyati Plakhotnika	2/3	MS	1/1	R	4	S
Среднерусская / Srednerusskaya	2/3	MS	1/1	R	4	S
Л-8252	2/2	MR	1/1	R	4	S
Л-8134	2/3	MS	2/2	MR	4	S
Л-8114	3/3	S	1/2	MR	2	MR
Л-82/60	3/3	S	1/1	R	2	MR
Л-8107	1/1	R	1/1	R	4	S
Л-8078(23)	3/3	S	1/1	R	4	S
Л-43-9	1/1	R	2/2	MR	2	MR
Л-43-1	1/1	R	2/2	R	2	MR
Л-4	1/1	R	1/1	R	2	MR
Stb-10/15	1/1	R	2/2	MR	4	S
Stb-9/15	2/2	MR	1/1	R	4	S
Stb-8/15	2/2	MR	1/3	MS	4	S
Stb-7/15	3/3	S	2/2	MR	4	S
Stb-4	3/3	S	2/3	MS	4	S
Stb-97	2/2	MR	2/1	MR	4	S
Stb-92	2/2	MR	2/2	MR	4	S
Stb-92(a)	2/2	MR	1/1	R	4	S
Stb-89	1/1	R	1/1	R	4	S
Stb-89(a)	1/1	R	1/1	R	4	S
Stb-90	2/3	MS	2/3	MS	2	MR
Stb-34	2/2	MR	1/1	R	2	MR
RI-6-22	3/2	S	2/3	MS	2	MR
Л-33809-7-3	2/3	MS	2/2	MR	4	S

Л-8078(23), Л-43-9, Л-43-1, Л-4, Stb-89, Stb-90, Stb-34, Л-33809-7-3) несут рецессивный аллель *tsn1*. Таким образом, селекционный материал имеет генетическую защиту от токсина PtrToxA четырех опасных фитопатогенов: *Pyrenophora tritici-repentis*, *Parastagonospora nodorum*, *P. pseudonodorum* и *Bipolaris sorokiniana* (см. рисунок).

Сорта 'Тамбовчанка', 'Памяти Плехотника', 'Среднерусская' и 23 селекционные линии были устойчивы к септориозу (комплекс грибов *Zymoseptoria tritici*, *Parastagonospora nodorum*, *P. pseudonodorum*) на естественном инфекционном фоне (поражаемость не превысила 23%) (см. табл. 1).

По результатам лабораторных испытаний к *Zymoseptoria tritici* устойчивы сорта 'Тамбовчанка', 'Памяти Плехотника', 'Среднерусская' и 10 селекционных линий – Л-8252(*tsn1*), Л-82/60 (*tsn1*), Л-8107 (*tsn1*), Л-8078(23) (*tsn1*), Л-43-9 (*tsn1*), Л-43-1 (*tsn1*), Л-4 (*tsn1*), Stb-8/15 (*Tsn1*), Stb-7/15 (*Tsn1*), Stb-92 (*Tsn1*). Их степень поражения в среднем не превышала 20%, что позволило отнести эти линии в группу устойчивых (R) (см. табл. 1).

К *Parastagonospora nodorum* устойчивы сорта 'Тамбовчанка', 'Памяти Плехотника', 'Среднерусская' и 6 селекционных линий – Stb-97 (*Tsn1*), Stb-89 (*tsn1*), Stb-89(a) (*Tsn1*), Stb-90 (*tsn1*), Stb-34 (*tsn1*), Rl-6-22 (*Tsn1*). Следует особо выделить линию Stb-90, обладающую высокой устойчивостью к фитопатогену (RR) (см. табл. 1).

Устойчивостью к *P. pseudonodorum* характеризовались сорт 'Среднерусская' и 14 селекционных линий – Л-8134 (*tsn1*), Л-8114 (*Tsn1*), Л-82/60 (*tsn1*), Л-8107 (*tsn1*), Stb-10/15 (*Tsn1*), Stb-9/15 (*Tsn1*), Stb-8/15 (*Tsn1*), Stb-7/15 (*Tsn1*), Stb-97 (*Tsn1*), Stb-89 (*tsn1*), Stb-89(a) (*Tsn1*), Stb-90 (*tsn1*), Stb-34 (*tsn1*), Rl-6-22 (*Tsn1*). Среди них 4 линии (Л-8134, Stb-89, Stb-89(a), Rl-6-22) обладают высокой устойчивостью к фитопатогену (RR) (см. табл. 1).

Отмечена прямая корреляция ($r = 0,5$) между показателями общей степени поражения септориозом листовой пластины в поле и степенью поражения образцов пшеницы *Zymoseptoria tritici* в лаборатории. Этот факт можно объяснить тем, что *Z. tritici* является самым распространенным и вредоносным в фитопатогенном комплексе септориозных пятнистостей в регионе. По нашим наблюдениям, *Parastagonospora nodorum* и *P. pseudonodorum* образуют некротические пятна с пикнидами на листьях, побегах, колосе, как правило, начиная с фазы колошения. Данные виды не представляют в настоящее время такой экономической значимости для региона, как *Zymoseptoria tritici*. Тем не менее селекционером и специалистом в области защиты растений необходимо помнить об опасности этих фитопатогенов, способных при благоприятных погодных условиях наносить существенный урон сельскохозяйственному производству.

Показатели степени поражения линий пшеницы *Z. tritici* в лаборатории отрицательно связаны со степенью поражения *Parastagonospora nodorum* ($r = -0,3$) и *P. pseudonodorum* ($r = -0,4$). Отмечена положительная корреляция между степенью поражения образцов *P. nodorum* и *P. pseudonodorum* ($r = 0,3$).

В ходе трехлетних испытаний на естественном инфекционном фоне сорта 'Тамбовчанка', 'Памяти Плехотника', 'Среднерусская' и 23 селекционные линии проявили устойчивость к пиренофорозу (степень поражения листьев < 10%). В лабораторных условиях при заражении образцов двумя изолятами, выделенными из тамбовской популяции (способными продуцировать PtrToxA) и из казахстанской популяции патогена (способными продуцировать PtrToxB), первый проявил бо-

лее широкий спектр вирулентности (см. табл. 2). В результате полевых и лабораторных испытаний устойчивую реакцию к *Pyrenophora tritici-repentis* проявили 14 селекционных линий: Л-8252, Л-8107, Л-43-9, Л-43-1, Л-4, Stb-10/15, Stb-9/15, Stb-8/15, Stb-97, Stb-92, Stb-92(a), Stb-89, Stb-89(a), Stb-34 (см. табл. 2).

Проростковой устойчивостью к *Bipolaris sorokiniana* обладали восемь селекционных линий: Л-8114, Л-82/60, Л-43-9, Л-43-1, Л-4, Stb-90, Stb-34, Rl-6-22 (см. табл. 2).

Достоверность разделения изученных сортов и селекционных линий по устойчивости к пяти фитопатогенам на 5 групп (1-я группа – восприимчивые образцы; 5-я группа – образцы, устойчивые к четырем патогенам) подтвердили с помощью критерия Кохрена Q. При использовании данного теста проверяли, значительно ли различие при сравнении сортов и линий, отличающихся по нескольким дихотомическим переменным (устойчивость/восприимчивость к *Zymoseptoria tritici*, *Parastagonospora nodorum*, *P. pseudonodorum*, *Pyrenophora tritici-repentis*, *Bipolaris sorokiniana* при искусственном заражении растений в лаборатории). Значение коэффициента $Q = 20,00$ при уровне значимости p меньше 0,05 ($p = 0,03$) говорит о том, что сформированные группы сортов достоверно различались между собой (табл. 3).

Таким образом, в условиях Тамбовской области изучили устойчивость сортов и линий пшеницы к возбудителям септориоза, темно-бурой и желтой пятнистостей, изучили аллельное состояние гена *Tsn1* у этих образцов.

По данным Организации Объединенных Наций, в связи с ростом численности людей на нашей планете и систематическим увеличением спроса на продовольствие к 2050 г. урожайность пшеницы необходимо будет увеличить примерно на 60% вместе с дополнительным ограничением пахотных земель (<https://www.un.org/ru/un75/shifting-demographics>). Патогены, вызывающие пятнистости, принадлежат к основным факторам, влияющим на урожай пшеницы (Haugrud et al., 2022).

Отличительные фитопатологи и селекционеры ведут постоянный поиск сортов и линий с высокими иммунологическими и другими селекционно ценными свойствами (Pakholkova et al., 2022; Sibikeev et al., 2022; Baranova et al., 2023). В производстве должны преимущественно возделываться сорта пшеницы с долговременной специфической устойчивостью (Kharina, Sheshegova, 2021).

В литературе отмечается, что чувствительность к некротрофным эффекторам не всегда приводит к восприимчивости пшеницы к возбудителю септориоза *Parastagonospora nodorum*, поскольку подобные взаимодействия генов хозяина и эффектора могут быть замаскированы или подавлены вследствие эпистаза или проявления генов-модификаторов (Virdi et al., 2016). В наших экспериментах образцы, имеющие аллель *Tsn1*, обладали устойчивостью к септориозу и пиренофорозу в условиях естественного инфекционного фона и при лабораторных испытаниях (например, линии Stb-97, Stb-89(a) и др.).

Полученные нами результаты будут способствовать переходу селекции пшеницы в Центрально-Черноземном регионе на новый научный уровень за счет комплексного применения молекулярно-генетических и фитопатологических методов. Представленные в статье сорта и линии пшеницы могут быть полезны фитопатоологам и селекционером. Будущую работу планируется сконцентрировать на изучении взаимодействия *SnTox* (ген патогена, кодирующий специфичные к хозяину токсины) и *Snn* (ген восприимчивости хозяина к белкам-эффекторам гриба) в свете современных научных достижений.

Таблица 3. Устойчивость образцов пшеницы к возбудителям пятнистостей**Table 3. Resistance of wheat accessions to blotch pathogens**

Образец / Accession		Патоген, к которому устойчив образец / The pathogen to which the accession is resistant
I	Stb-4, Л-33809-7-3	Восприимчивы к патогенам
II	Л-8134	<i>P. pseudonodorum</i>
	Л-8078(23)	<i>Z. tritici</i>
	Stb-92(a)	<i>P. tritici-repentis</i>
III	Тамбовчанка, Памяти Плахотника / Tambovchanka, Pamyati Plakhotnika	<i>Z. tritici</i> ; <i>P. nodorum</i>
	Л-8252; Stb-92	<i>Z. tritici</i> ; <i>P. tritici-repentis</i>
	Л-8114	<i>P. pseudonodorum</i> ; <i>B. sorokiniana</i>
	Stb-10/15; Stb-9/15	<i>P. pseudonodorum</i> ; <i>P. tritici-repentis</i>
	Stb-8/15; Stb-7/15	<i>Z. tritici</i> ; <i>P. pseudonodorum</i>
IV	Л-82/60	<i>Z. tritici</i> ; <i>P. pseudonodorum</i> ; <i>B. sorokiniana</i>
	Л-8107	<i>Z. tritici</i> ; <i>P. pseudonodorum</i> ; <i>P. tritici-repentis</i>
	Л-43-9; Л-43-1; Л-4	<i>Z. tritici</i> ; <i>P. tritici-repentis</i> ; <i>B. sorokiniana</i>
	Stb-97; Stb-89; Stb-89(a)	<i>P. nodorum</i> ; <i>P. pseudonodorum</i> ; <i>P. tritici-repentis</i>
	Stb-90; Rl-6-22	<i>P. nodorum</i> ; <i>P. pseudonodorum</i> ; <i>B. sorokiniana</i>
	Среднерусская / Srednerusskaya	<i>Z. tritici</i> ; <i>P. nodorum</i> ; <i>P. pseudonodorum</i>
V	Stb-34	<i>P. nodorum</i> ; <i>P. pseudonodorum</i> ; <i>P. tritici-repentis</i> ; <i>B. sorokiniana</i>

Примечание: *P. nodorum* – *Parastagonospora nodorum*; *P. pseudonodorum* – *Parastagonospora pseudonodorum*; *Z. tritici* – *Zymoseptoria tritici*; *B. sorokiniana* – *Bipolaris sorokiniana*

Note: *P. nodorum* – *Parastagonospora nodorum*; *P. pseudonodorum* – *Parastagonospora pseudonodorum*; *Z. tritici* – *Zymoseptoria tritici*; *B. sorokiniana* – *Bipolaris sorokiniana*

Заключение

В результате комплексной оценки устойчивости в фазе проростков и взрослых растений выделены сорта и селекционные линии пшеницы с высоким уровнем устойчивости к *Zymoseptoria tritici* (линия Л-8078(23)), *Parastagonospora pseudonodorum* (Л-8134) либо к *Pyrenophora tritici-repentis* (Stb-92(a)). Выявлены также образцы, обладающие групповой устойчивостью к двум (сорта 'Тамбовчанка', 'Памяти Плахотника'; линии Л-8252; Stb-92, Л-8114, Stb-10/15; Stb-9/15, Stb-8/15; Stb-7/15), трем (линии Л-82/60, Л-8107, Л-43-9; Л-43-1; Л-4, Stb-97; Stb-89; Stb-89(a), Stb-90; Rl-6-22; сорт 'Среднерусская') и четырем (линия Stb-34) опасным фитопатогенам. У сортов и линий изучено аллельное разнообразие гена *Tsn1*. Установлено, что 12 селекционных линий – Л-8252, Л-8134, Л-82/60, Л-8107, Л-8078 (23), Л-43-9, Л-43-1, Л-4, Stb-89, Stb-90, Stb-34, Л-33809-7-3 (52% от изученных) – несут рецессивный аллель *tsn1*. Носители аллеля *tsn1*, определяющего устойчивость к токсину PtrToxA *Pyrenophora tritici-repentis*, *Parastagonospora nodorum*, *P. pseudonodorum* и *Bipolaris sorokiniana*, могут быть использованы в селекционных программах по повышению устойчивости к опасным болезням пшеницы, вызываемым данными возбудителями.

References / Литература

- Bankina B., Bimšteine G., Arhipova I., Kaneps J., Darguža M. Impact of crop rotation and soil tillage on the severity of winter wheat leaf blotches. *Rural Sustainability Research*. 2021;45(340):21-27. DOI: 10.2478/plua-2021-0004
- Baranova O., Solyanikova V., Kyrova E., Kon'kova E., Gaponov S., Sergeev V. et al. Evaluation of resistance to stem rust and identification of *Sr* genes in Russian spring and winter wheat cultivars in the Volga Region. *Agriculture*. 2023;13(3):635. DOI: 10.3390/agriculture13030635
- Chen L., Yao Q., Wang F., Pang Y., Lang X., Sun D. et al. Pathotype identification and virulence variation in *Cochliobolus sativus* in China. *Plant Disease*. 2022;106(2):585-594. DOI: 10.1094/PDIS-06-21-1248-RE
- Ciuffetti L.M., Tuori R.P., Gaventa J.M. A single gene encodes a selective toxin causal to the development of tan spot of wheat. *The Plant Cell*. 1997;9(2):135-144. DOI: 10.1105/tpc.9.2.135
- Croll D., Crous P.W., Pereira D., Mordecai E.A., McDonald B.A., Brunner P.C. Genome-scale phylogenies reveal relationships among *Parastagonospora* species infecting domesticated and wild grasses. *Persoonia*. 2021;46:116-128. DOI: 10.3767/persoonia.2021.46.04

- Doyle J.J., Doyle J.L. Isolation of plant DNA from fresh tissue. *Focus*. 1990;12(1):13-15.
- Effertz R.J., Meinhardt S.W., Anderson J.A., Jordahl J.G., Francl L.J. Identification of a chlorosis-inducing toxin from *Pyrenophora tritici-repentis* and the chromosomal location of an insensitivity locus in wheat. *Phytopathology*. 2002;92(5):527-533. DOI: 10.1094/PHYTO.2002.92.5.527
- Faris J.D., Zhang Z., Lu H., Lu S., Reddy L., Cloutier S. et al. A unique wheat disease resistance-like gene governs effector-triggered susceptibility to necrotrophic pathogens. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 2010;107(30):13544-13549. DOI: 10.1073/pnas.1004090107
- Ficke A., Cowger C., Bergstrom G., Brodal G. Understanding yield loss and pathogen biology to improve disease management: *Septoria nodorum* blotch – a case study in wheat. *Plant Disease*. 2018;102(4):696-707. DOI: 10.1094/PDIS-09-17-1375-FE
- Friesen T.L., Holmes D.J., Bowden R.L., Faris J.D. *ToxA* is present in the U.S. *Bipolaris sorokiniana* population and is a significant virulence factor on wheat harboring *Tsn1*. *Plant Disease*. 2018;102(12):2446-2452. DOI: 10.1094/PDIS-03-18-0521-RE
- Friesen T.L., Stukenbrock E.H., Liu Z., Meinhardt S., Ling H., Faris J.D. et al. Emergence of a new disease as a result of interspecific virulence gene transfer. *Nature Genetics*. 2006;38(8):953-956. DOI: 10.1038/ng1839
- Haugrud A.R.P., Zhang Z., Friesen T.L., Faris J.D. Genetics of resistance to *Septoria nodorum* blotch in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*. 2022;135(11):3685-3707. DOI: 10.1007/s00122-022-04036-9
- Kariyawasam G.K., Richards J.K., Wyatt N.A., Running K.L.D., Xu S.S., Liu Z. et al. The *Parastagonospora nodorum* necrotrophic effector *SnTox5* targets the wheat gene *Snn5* and facilitates entry into the leaf mesophyll. *New Phytologist*. 2022;233(1):409-426. DOI: 10.1111/nph.17602
- Kharina A.V., Sheshhegova T.K. Search for the parent material of spring soft wheat resistant to *Septoria tritici* blotch and analysis of the trait inheritance. *Agricultural Science Euro-North-East*. 2021;22(2):212-222. [in Russian] (Харина А.В., Шешегова Т.К. Поиск устойчивого к септориозу исходного материала яровой мягкой пшеницы и анализ наследования признака. *Аграрная наука Евро-Северо-Востока*. 2021;22(2):212-222). DOI: 10.30766/2072-9081.2021.22.2.212-222
- Kim Y.S., Volkova G.V. Spackled yellows of wheat leaves: distribution, injuriousness, racial composition (review). *Vestnik of Ulyanovsk State Agricultural Academy*. 2020;2(50):105-116. [in Russian] (Ким Ю.С., Волкова Г.В. Желтая пятнистость листьев пшеницы: распространение, вредность, расовый состав (обзор). *Вестник Ульяновской государственной сельскохозяйственной академии*. 2020;2(50):105-116). DOI: 10.18286/1816-4501-2020-2-105-116
- Kolomiets T.M., Pakholkova E.V., Dubovaya L.P. Selection of the source material for the development of wheat cultivars with long-term resistance to *Septoria* (Отбор исходного материала для создания сортов пшеницы с длительной устойчивостью к септориозу). Moscow: Pechatnyy Gorod; 2017. [in Russian] (Коломиец Т.М., Пахолкова Е.В., Дубовая Л.П. Отбор исходного материала для создания сортов пшеницы с длительной устойчивостью к септориозу. Москва: Печатный город; 2017).
- Kovalenko N.M., Zeleneva Yu.V., Sudnikova V.P. Characterization of *Pyrenophora tritici-repentis*, *Parastagonospora nodorum* and *Parastagonospora pseudonodorum* populations based on the presence of effector genes in the Tambov Oblast territory. *Russian Agricultural Sciences*. 2023;(2):52-57. [in Russian] (Коваленко Н.М., Зеленева Ю.В., Судникова В.П. Характеристика популяций *Pyrenophora tritici-repentis*, *Parastagonospora nodorum* и *Parastagonospora pseudonodorum* на территории Тамбовской области по наличию генов-эффекторов. *Российская сельскохозяйственная наука*. 2023;(2):52-57). DOI: 10.31857/S2500262723020114
- Liu Z., Faris J.D., Oliver R.P., Tan K.C., Solomon P.S., McDonald M.C. et al. *SnTox3* acts in effector triggered susceptibility to induce disease on wheat carrying the *Snn3* gene. *PLoS Pathogens*. 2009;5(9):e1000581. DOI: 10.1371/journal.ppat.1000581
- Liu Z., Zhang Z., Faris J.D., Oliver R.P., Syme R., McDonald M.C. et al. The cysteine rich necrotrophic effector *SnTox1* produced by *Stagonospora nodorum* triggers susceptibility of wheat lines harboring *Snn1*. *PLoS Pathogens*. 2012;8(1):e1002467. DOI: 10.1371/journal.ppat.1002467
- McDonald M.C., Solomon P.S. Just the surface: advances in the discovery and characterization of necrotrophic wheat effectors. *Current Opinion in Microbiology*. 2018;46:14-18. DOI: 10.1016/j.mib.2018.01.019
- Methodology for the state variety trials of agricultural crops. First issue (Metodika gosudarstvennogo sortoispytaniya sel'skokhozyaystvennykh kultur. Vypusk pervy). Moscow: Gossortkommissiya; 2019. [in Russian] (Методика государственного сортоиспытания сельскохозяйственных культур. Выпуск первый. Москва: Госсортокмиссия; 2019).
- Mikhailova L.A., Mironenko N.V., Kovalenko N.M. Tan leaf spot of wheat: guidelines for studying the tan spot pathogen of *Pyrenophora tritici-repentis* and cultivar resistance (Zheltaya pyatnistost pshenitsy: metodicheskiye ukazaniya po izucheniyu vzbuditelya zheltogo pyatnistosti *Pyrenophora tritici-repentis* i ustoychivosti sortov). St. Petersburg: VIZR; 2012. [in Russian] (Михайлова Л.А., МIRONENKO Н.В., Коваленко Н.М. Желтая пятнистость пшеницы: методические указания по изучению возбудителя желтой пятнистости *Pyrenophora tritici-repentis* и устойчивости сортов. Санкт-Петербург: ВИЗР; 2012).
- Navathe S., Yadav P.S., Chand R., Mishra V.K., Vasistha N.K., Meher P.K. et al. *ToxA-Tsn1* interaction for spot blotch susceptibility in Indian wheat: an example of inverse gene-for-gene relationship. *Plant Disease*. 2020;104(1):71-81. DOI: 10.1094/PDIS-05-19-1066-RE
- Pakholkova Ye.V., Salnikova N.N., Pankratova L.F., Kolomiets T.M. Immunological assessment of Kasib spring wheat varieties for resistance to *Parastagonospora nodorum*, the causative agent of *Septoria nodorum* blotch (SNB). *Biosfera = Biosphere*. 2022;14(4):355-358. [in Russian] (Пахолкова Е.В., Сальникова Н.Н., Панкратова Л.Ф., Коломиец Т.М. Иммунологическая оценка сортов яровой пшеницы селекции Касиб на устойчивость к возбудителю септориоза колоса *Parastagonospora nodorum*. *Биосфера*. 2022;14(4):355-358).
- Richards J.K., Kariyawasam G.K., Seneviratne S., Wyatt N.A., Xu S.S., Liu Z. et al. A triple threat: the *Parastagonospora nodorum* *SnTox267* effector exploits three distinct host genetic factors to cause disease in wheat. *New Phytologist*. 2022;233(1):427-442. DOI: 10.1111/nph.17601
- Sanin S.S., Ibragimov T.Z., Strizhekozin Yu.A. Method for calculating wheat yield losses from diseases. *Journal of Plant Protection and Quarantine*. 2018;(1):11-15 [in Russian] (Санин С.С., Ибрагимов Т.З., Стрижекозин Ю.А. Метод

- расчета потерь урожая пшеницы от болезней. *Защита и карантин растений*. 2018;(1):11-15).
- Shi G., Zhang Z., Friesen T.L., Raats D., Fahima T., Brueggeman R.S. et al. The hijacking of a receptor kinase-driven pathway by a wheat fungal pathogen leads to disease. *Science Advances*. 2016;2(10):e1600822. DOI: 10.1126/sciadv.1600822
- Sibikeev S.N., Gulyaeva E.I., Druzhin A.E., Andreeva L.V. The effect of the 7DL-7Ae#1L·7Ae#1S translocation on the productivity and quality of spring bread wheat grain. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2022;26(6):537-543. DOI: 10.18699/VJGB-22-65
- Smurova S.G. New sources and donors of wheat resistance to *Cochliobolus sativus* Drechs. ex Dastur (Novye istochniki i donory ustoychivosti pshenitsy k *Cochliobolus sativus* Drechs. ex Dastur) [dissertation]. St. Petersburg: VIZR; 2008. [in Russian] (Смурова С.Г. Новые источники и доноры устойчивости пшеницы к *Cochliobolus sativus* Drechs. ex Dastur: дис. ... канд. биол. наук. Санкт-Петербург: ВИЗР; 2008).
- Trukhacheva N.V. Medical statistics: a manual (Meditsinskaya statistika: uchebnoye posobiye). Rostov-on-Don: Fenix; 2017. [in Russian] (Трухачева Н.В. Медицинская статистика: учебное пособие. Ростов-на-Дону: Феникс; 2017).
- United Nations: [website]. Available from: <https://www.un.org/en/un75/shifting-demographics> [accessed Mar. 15, 2023].
- Virdi S.K., Liu Z., Overlander M.E., Zhang Z., Xu S.S., Friesen T.L. et al. New insights into the roles of host gene-necrotrophic effector interactions in governing susceptibility of durum wheat to tan spot and *Septoria nodorum* blotch. *G3 (Bethesda, Md.)*. 2016;6(12):4139-4150. DOI: 10.1534/g3.116.036525
- Zeleneva Yu.V., Ablova I.B., Sudnikova V.P., Mokhova L.M., Konkova E.A. Species composition of wheat *Septoria* pathogens in the European part of Russia and identifying *SnToxA*, *SnTox1* and *SnTox3* effector genes. *Mycology and Phytopathology*. 2022;56(6):441-447. [in Russian] (Зеленева Ю.В., Аблова И.Б., Судникова В.П., Мохова Л.М., Конькова Э.А. Видовой состав возбудителей септориозов пшеницы в европейской части России и идентификация генов-эффекторов *SnToxA*, *SnTox1* и *SnTox3*. *Микология и фитопатология*. 2022;56(6):441-447). DOI: 10.31857/S0026364822060113
- Zhang Z., Running K.L.D., Seneviratne S., Haugrud A.R.P., Szabo-Hever A., Shi G. et al. A protein kinase-major sperm protein gene hijacked by a necrotrophic fungal pathogen triggers disease susceptibility in wheat. *The Plant Journal*. 2021;106(3):720-732. DOI: 10.1111/tpj.15194

Информация об авторах

Юлия Витальевна Зеленева, доктор биологических наук, доцент, старший научный сотрудник, Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, 196608 Россия, Санкт-Петербург, Пушкин, ш. Подбельского, 3, zelenewa@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9716-288X>

Валентина Павловна Судникова, кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник, Федеральный научный центр имени И.В. Мичурина, Среднерусский филиал, 392553 Россия, Тамбовская обл., Тамбовский р-н, пос. Новая Жизнь, ул. Молодежная, 1, sudnikova47@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-5367-1340>

Надежда Михайловна Коваленко, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, 196608 Россия, Санкт-Петербург, Пушкин, ш. Подбельского, 3, nadyakov@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9577-8816>

Иван Викторович Гусев, старший научный сотрудник, Федеральный научный центр имени И.В. Мичурина, Среднерусский филиал, 392553 Россия, Тамбовская обл., Тамбовский р-н, пос. Новая Жизнь, ул. Молодежная, 1, tmbsnifs@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1063-4739>

Information about the authors

Yulia V. Zeleneva, Dr. Sci. (Biology), Associate Professor, Senior Researcher, All-Russian Institute of Plant Protection, 3 Podbelskogo Hwy., Pushkin, St. Petersburg 196608, Russia, zelenewa@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9716-288X>

Valentina P. Sudnikova, Cand. Sci. (Agriculture), Senior Researcher, I.V. Michurin Federal Science Center, Middle-Russian Branch, 1 Molodezhnaya St., Novaya Zhizn Settle., Tambovsky District, Tambov Province 392553, Russia, sudnikova47@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-5367-1340>

Nadezhda M. Kovalenko, Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, All-Russian Institute of Plant Protection, 3 Podbelskogo Hwy., Pushkin, St. Petersburg 196608, Russia, nadyakov@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9577-8816>

Ivan V. Gusev, Senior Researcher, I.V. Michurin Federal Science Center, Middle-Russian Branch, 1 Molodezhnaya St., Novaya Zhizn Settle., Tambovsky District, Tambov Province 392553, Russia, tmbsnifs@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0003-1063-4739>

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 10.04.2023; одобрена после рецензирования 07.08.2023; принята к публикации 04.09.2023. The article was submitted on 10.04.2023; approved after reviewing on 07.08.2023; accepted for publication on 04.09.2023.