

КОЛЛЕКЦИИ МИРОВЫХ ГЕНЕТИЧЕСКИХ РЕСУРСОВ КУЛЬТУРНЫХ РАСТЕНИЙ ДЛЯ РАЗВИТИЯ ПРИОРИТЕТНЫХ НАПРАВЛЕНИЙ СЕЛЕКЦИИ

Научная статья

УДК 633.111.1:632.4

DOI: 10.30901/2227-8834-2024-2-95-105



Ювенильная устойчивость озимых и яровых сортов мягкой пшеницы к *Pyrenophora tritici-repentis*

Н. В. Мироненко¹, Н. М. Коваленко¹, О. А. Баранова¹, А. Г. Хакимова², О. П. Митрофанова²

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

²Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, Санкт-Петербург, Россия

Автор, ответственный за переписку: Нина Васильевна Мироненко, nina2601mir@mail.ru

Актуальность. Возбудитель желтой пятнистости листьев пшеницы, гриб *Pyrenophora tritici-repentis* (*Ptr*), продолжает расширять свой ареал и наносить существенный урон урожаю. Устойчивые сорта пшеницы остаются наиболее эффективным и экологически безопасным средством защиты от этого заболевания. Цель исследования – охарактеризовать современные отечественные сорта мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) по ювенильной устойчивости к географически различным популяциям *Ptr* и выделить источники устойчивости для селекции, определить наличие у сортов доминантных аллелей гена *Tsn1* и их связь с восприимчивостью к *Ptr*.

Материалы и методы. Оценивали устойчивость к *Ptr* 76 сортов озимой мягкой пшеницы из коллекции ВИР, четырех сортов озимой и 43 сортов яровой мягкой пшеницы из Поволжья. Инокулюмом служили изоляты красnodарской, тамбовской, татарстанской и алтайской популяций *Ptr* 2022 г. Доминантные аллели гена восприимчивости *Tsn1* у пшеницы идентифицировали методом ПЦР с использованием маркера *Xfcp623*.

Результаты. Сорта озимой и яровой мягкой пшеницы охарактеризованы по типу реакции листьев проростков к изолятам популяций *Ptr* и наличию/отсутствию доминантных аллелей гена *Tsn1*. Устойчивость к изолятам двух и трех популяций *Ptr* проявили 11 сортов озимой и 13 сортов яровой мягкой пшеницы. Показаны различия популяций *Ptr* по вирулентности, а озимых и яровых форм – по уровню устойчивости. Доминантные аллели гена *Tsn1* идентифицированы у 26 сортов. Статистически значимой сопряженности между их присутствием и проявлением восприимчивости к *Ptr* не обнаружено.

Заключение. Выявленное разнообразие сортов мягкой пшеницы по реакциям листьев проростков на заражение изолятами различных популяций *Ptr*, возможно, обусловлено их различиями по аллелям генов ювенильной устойчивости/восприимчивости к *Ptr*, а также наличием неизвестных еще генов-эффекторов в геноме патогена. Сорта, устойчивые к двум-трем популяциям *Ptr*, можно использовать как источники ювенильной устойчивости в селекции.

Ключевые слова: коллекция генетических ресурсов пшеницы ВИР, образец, желтая пятнистость, популяция патогена, *Tsn1*, *ToxA*

Благодарности: работа выполнена в рамках государственных заданий по тематическим планам: ВИЗР, проект FGEU-2022-0009 «Формирование научного задела для долгосрочного обеспечения эффективной генетической защиты растений от вредных организмов, способствующей предотвращению развития эпифитотий и пандемий и отвечающей требованиям экологической безопасности»; ВИР, проект № FGEM-2022-0009 «Структурирование и раскрытие потенциала наследственной изменчивости мировой коллекции зерновых и крупяных культур ВИР для развития оптимизированного генбанка и рационального использования в селекции и растениеводстве».

Авторы благодарят рецензентов за их вклад в экспертную оценку этой работы.

Для цитирования: Мироненко Н.В., Коваленко Н.М., Баранова О.А., Хакимова А.Г., Митрофанова О.П. Ювенильная устойчивость озимых и яровых сортов мягкой пшеницы к *Pyrenophora tritici-repentis*. Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции. 2024;185(2):95-105. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-2-95-105

COLLECTIONS OF THE WORLD'S CROP GENETIC RESOURCES FOR THE DEVELOPMENT OF PRIORITY PLANT BREEDING TRENDS

Original article

DOI: 10.30901/2227-8834-2024-2-95-105

Seedling resistance of winter and spring bread wheat cultivars to *Pyrenophora tritici-repentis*

Nina V. Mironenko¹, Nadezhda M. Kovalenko¹, Olga A. Baranova¹, Anida G. Khakimova², Olga P. Mitrofanova²¹ All-Russian Research Institute of Plant Protection, St. Petersburg, Russia² N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, St. Petersburg, Russia

Corresponding author: Nina V. Mironenko, nina2601mir@mail.ru

Background. The fungus causing tan spot on wheat leaves, *Pyrenophora tritici-repentis* (*Ptr*), continues to expand its range and inflict severe damage to the crop. Development of resistant cultivars remains the most effective and environmentally friendly way of disease control. The objective was to characterize modern domestic cultivars of bread wheat (*Triticum aestivum* L.) according to their seedling resistance to geographically different *Ptr* populations, identify sources of *Ptr* resistance, locate the presence of dominant *Tsn1* alleles in cultivars, and assess their relationship with *Ptr* susceptibility.

Materials and methods. *Ptr* resistance was assessed in 76 winter bread wheat cultivars from the VIR collection, and 4 winter and 43 spring bread wheat cultivars from the Volga region. Isolates from the Krasnodar, Tambov, Tatarstan and Altai *Ptr* populations (2022) served as the inoculum. Dominant *Tsn1* alleles were identified by PCR using the *Xfcp623* marker.

Results. Bread wheat cultivars were characterized for the type of response in the leaves of their seedlings to isolates from *Ptr* populations and the presence/absence of dominant *Tsn1* alleles. Resistance to isolates from two or three *Ptr* populations was observed in 11 winter and 13 spring cultivars. Differences between winter and spring forms in their resistance levels were shown. Dominant *Tsn1* alleles were identified in 26 cultivars. No statistically significant association was found between the presence/absence of dominant *Tsn1* alleles and the manifestation of resistance/susceptibility to *Ptr*.

Conclusion. The disclosed diversity of bread wheat cultivars in their responses to the infection with isolates of different *Ptr* populations may be due to their differences in the alleles of *Ptr* resistance/susceptibility genes as well as the presence of still unknown effector genes in the pathogen's genome. Cultivars resistant to two or three *Ptr* populations can be used by breeders as sources of seedling resistance.

Keywords: wheat genetic resources collection of VIR, accession, tan spot, pathogen population, *Tsn1*, *ToxA*

Acknowledgements: the study was carried out within the framework of the state tasks according to the thematic plans: VIZR, Project FGEU-2022-0009 "Formation of scientific groundwork for the long-term provision of effective genetic protection of plants from harmful organisms, contributing to the prevention of the development of epiphytotics and pandemics and meeting the requirements of environmental safety"; VIR, Project No. FGEM-2022-0009 "Structuring and disclosing the potential of hereditary variation in the global collection of cereal and groat crops at VIR for the development of an optimized genebank and its sustainable utilization in plant breeding and crop production".

The authors thank the reviewers for their contribution to the peer review of this work.

For citation: Mironenko N.V., Kovalenko N.M., Baranova O.A., Khakimova A.G., Mitrofanova O.P. Seedling resistance of winter and spring bread wheat cultivars to *Pyrenophora tritici-repentis*. *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2024;185(2):95-105. DOI: 10.30901/2227-8834-2024-2-95-105

Введение

У мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) поиск новых источников устойчивости к желтой пятнистости листьев, вызываемой аскомицетным грибом *Pyrenophora tritici-repentis* (Died.) Drechsler (далее сокращенно: *Ptr*), остается актуальным (Kim, Volkova, 2020), что обусловлено большой изменчивостью возбудителя болезни, благодаря которой возникают новые расы и преодолевается устойчивость сортов. До 1970-х годов болезнь не имела экономического значения. Распространение и увеличение вредоносности болезни связывают с широким внедрением в производство сортов, устойчивых к стеблевой и бурой ржавчинам, которые обеспечили «относительно чистый лист» для освоения его возбудителем желтой пятнистости. Еще одним фактором, объясняющим распространение желтой пятнистости, может быть применение щадящих способов обработки почвы, способствующих накоплению первичного инфекционного начала в виде зимующих псевдотециев гриба (Mikhailova et al., 2012). Считают, что усиление вирулентности гриба произошло за счет приобретения изолятами *Ptr* способности продуцировать белковый токсин *Ptr ToxA*, индуцирующий некроз. Ген *ToxA*, кодирующий этот токсин, был привнесен в геном *Ptr* путем горизонтального переноса от другого листового патогена пшеницы – гриба *Parastagonospora nodorum* (Berk.) Quaedv. Verkleij & Crous – через анастомозы между гифами или с помощью неизвестных переносчиков (Friesen et al., 2006).

Установлено, что *Ptr* продуцирует некротрофные эффекторы (NE) *Ptr ToxA*, *Ptr ToxB*, *Ptr ToxC*, которые взаимодействуют соответственно с генами чувствительности пшеницы *Tsn1*, *Tsc2* и *Tsc1* по схеме «ген-на-ген». Распознавание NE геном чувствительности хозяина приводит к развитию болезни у растения. При инфицировании ткани растения взаимодействие *Ptr ToxA* – *Tsn1* вызывает некроз, в то время как взаимодействие *Ptr ToxB* – *Tsc2* и *Ptr ToxC* – *Tsc1* – симптому хлороза. В этом контексте устойчивость к *Ptr* проявляется как рецессивный признак и реализуется при отсутствии доминантных аллелей генов чувствительности хозяина (Strelkov, Lamari, 2003; Ciuffetti et al., 2010; Singh et al., 2010; Tan et al., 2010; Faris et al., 2013).

Экспериментально показано, что у растений пшеницы, несущих доминантную аллель гена восприимчивости *Tsn1*, развитие болезни наблюдается при инокуляции их изолятом *Ptr*, продуцирующим *Ptr ToxA*, то есть патосистема *T. aestivum* – *P. tritici-repentis* работает по принципу «ген-на-ген» в инверсном варианте (Strelkov, Lamari, 2003; Ciuffetti et al., 2010). Для отбора растений пшеницы, устойчивых к *Ptr*, их испытывают на чувствительность либо к отдельным изолятам, относящимся к той или иной расе, либо к химически синтезированным чистым белковым токсинам *Ptr ToxA* или *Ptr ToxB*. Последний подход широко применяют за рубежом. После того как ген *Tsn1* был клонирован и на его функциональную аллель подобран маркер *Xfcp623* (Faris et al., 2010), этот маркер стали использовать для выявления образцов *Tsn1** с целью их последующей элиминации из селекционного процесса (Faris et al., 2010, 2012; Kokhmetova et al., 2017). Однако до сих пор нет единого мнения об эффективности и целесообразности использования такого подхода для борьбы с болезнью.

Цель нашего исследования – охарактеризовать современные отечественные сорта мягкой пшеницы по ювенильной устойчивости к географически различным по-

пуляциям возбудителя *Ptr* и выделить источники устойчивости для селекции, определить наличие у сортов доминантных аллелей гена *Tsn1* и связь их с восприимчивостью к *Ptr*.

Материалы и методы

Материалом для исследования послужили:

– 76 образцов озимой мягкой пшеницы из коллекции ВИР. Все они представляли сорта 19 регионов России, в основном включенные в коллекцию в 2018–2021 гг. Поэтому далее речь о них будет идти как о сортах. Эту выборку дополнили 'Аэлита', 'Альтернатива', 'Эстафета', 'Поволжская Нива' из Федерального аграрного научного центра Юго-Востока (Саратовская обл.) и Самарского федерального исследовательского центра РАН (Самарская обл.);

– 43 сорта яровой мягкой пшеницы, предоставленные селекционерами названных выше учреждений и Федеральным исследовательским центром «Казанский научный центр РАН» (Республика Татарстан). Все сорта из Поволжья: Самарская обл. – 6, Саратовская обл. – 17, Татарстан – 17, Ульяновская обл. – 3.

Всего изучено 123 сорта мягкой пшеницы.

В качестве инокулята для заражения сегментов листьев сортов использовали изоляты, выделенные в 2022 г. из краснодарской (кр-22), тамбовской (тамб-22), татарстанской (тат-22) и алтайской (алт-22) популяций *Ptr*. Каждая популяция была представлена смесью пяти наиболее агрессивных изолятов, которые включали доминирующие расы каждой популяции, а именно: расы 1 и 2 – кр-22, расы 1, 3, 4 и 8 – тамб-22, расы 2 и 4 – тат-22, расы 1 и 3 – алт-22 (неопубликованные данные). Расы 1, 2, 8 характеризуются способностью продуцировать некроз-индуцирующий токсин *Ptr ToxA*, кодируемый геном *ToxA*. Каждый сорт озимой пшеницы оценивали двумя – четырьмя популяциями: 23 сорта – алт-22 и тамб-22, 43 – кр-22 и тат-22, 12 – тамб-22, кр-22 и тат-22, два сорта – всеми четырьмя популяциями. Все 43 сорта яровой мягкой пшеницы тестировали к трем популяциям: тамб-22, кр-22 и тат-22.

Сегменты отсеченных листьев пшеницы помещали на среду с бензимидазолом (40 мг/л) и заражали по известной методике суспензией конидий гриба в концентрации 5000 кон/мл (Mikhailova et al., 2012).

Метод определения ювенильной (проростковой) устойчивости к *Ptr* основан на анализе размеров некротических и хлоротических пятен, образовавшихся после инокуляции листьев проростков пшеницы методом опрыскивания конидиальной суспензией гриба. Оценку устойчивости проводили по 5-балльной шкале (Rees et al., 1987; Mikhailova et al., 2012), в которой комбинации баллов поражения в виде «некроз/хлороз» интерпретировали следующим образом: 0/0, 0/1, 1/0, 1/1 – устойчивые, или R; 1/2, 2/2, 2/1 – умеренно устойчивые, MR; 3/3, 3/4, 4/3, 4/4, 2/3, 3/2 – восприимчивые, S; 4/3, 4/4, 4/5, 5/4, 5/5 – высоковосприимчивые, HS.

По совокупности всех выявленных реакций на заражение различными популяциями *Ptr* каждый из сортов был отнесен к одной из трех групп: устойчивый – с реакцией R к двум и более популяциям; умеренно устойчивый – с реакциями только MR или MR и R к одной из популяций; восприимчивый – при наличии реакции S хотя бы к одной из популяций.

Выделение ДНК из листьев проводили СТАВ-методом (Murray, Thompson, 1980). Ген восприимчивости *Tsn1*

идентифицировали с использованием маркера *Xfcp623*, который расположен в 5-м интроне гена *Tsn1*. Диагностический фрагмент размером 380 пн ассоциирован с функциональным аллелем этого гена; отсутствие маркера означало наличие нулевой аллели (Faris et al., 2010).

Сравнение двух и более выборок одновременно для проверки степени их однородности, а также для оценки достоверности сопряженности между восприимчивостью/устойчивостью сорта к *Ptr* и присутствием/отсутствием диагностического фрагмента маркера *Tsn1* проводили с использованием критерия Хи-квадрат, в том числе с поправкой Йетса:

$$\chi^2_{\text{Y}} = (|ad-bc|-0,5N)^2 N / ((a+b)(c+d)(a+c)(b+d)) \text{ (Zaitsev, 1984).}$$

В тех случаях, когда хотя бы в одной из ячеек таблицы частота была меньше 5, применяли формулу:

$$P(\chi^2) = (a+b)! (c+d)! (a+c)! (b+d)! / a! b! c! d! N!,$$

где N – общее число сортов (Zaitsev, 1984). Вычисления логарифмов факториалов выполняли на инженерном калькуляторе (<https://okcalc.com/ru/scientific/>).

Результаты

В таблице 1 обобщены результаты оценки 80 сортов озимой мягкой пшеницы по типам реакций листьев проростков на заражение изолятами различных популяций *Ptr*. В ней также приведены названия сортов и указаны регионы их происхождения.

Выявлено широкое разнообразие сортов по типам реакций на заражение различными популяциями *Ptr*. Так, к популяциям алт-22 и тамб-22 устойчивыми были три сорта, семь – умеренно устойчивыми, а 13 – восприимчивыми.

В такие же группы объединили сорта и при заражении листьев проростков изолятами кр-22 и тат-22. Обнаружено четыре сорта, устойчивых к обоим популяциям, девять умеренно устойчивых и 30 восприимчивых хотя бы к одной популяции, в том числе семь – к обоим популяциям.

При заражении изолятами популяций тамб-22, кр-22 и тат-22 листья проростков 'Альтернатива', 'Эстафета', к-64281 'Светоч' и к-61966 'Безенчукская 380' проявили устойчивость, а 'Поволжская Нива', к-66504 'Базис' – умеренную устойчивость. К четырем популяциям желтой пятнистости были оценены к-67181 'Агрост 33' и к-66637 'Анастасия'. Первый показал умеренную устойчивость к алт-22, к остальным – восприимчивость, а второй был в разной степени устойчивым к трем популяциям *Ptr* и восприимчивым к тамб-22.

Таким образом, всего 11 сортов озимой мягкой пшеницы (13,75% изученных) проявили устойчивость к двум или трем популяциям. Это к-67188 'Зорю', к-67190 'Nord 76' и к-67191 'Nord 19', 'Альтернатива', 'Эстафета', к-61966 'Безенчукская 380', к-64281 'Светоч', к-66633 'Секлетия', к-66831 'Вольный Дон', к-67195 'Нива Дона' и к-67196 'Амбар'. Умеренно устойчивыми были 18 сор-

Таблица 1. Характеристика сортов озимой мягкой пшеницы по реакциям листьев проростков на заражение различными популяциями *Pyrenophora tritici-repentis* (Died.) Drechsler и генотипы сортов по аллелям гена *Tsn1*

Table 1. Characterization of winter bread wheat cultivars according to the responses of seedling leaves to the infection with various populations of *Pyrenophora tritici-repentis* (Died.) Drechsler, and the genotypes of cultivars for *Tsn1* alleles

Номер по каталогу ВИР, сорт, регион происхождения	Число сортов	Реакция на инокулюм популяций <i>Pyrenophora tritici-repentis</i>				Генотипы сортов
		алт-22	тамб-22	кр-22	тат-22	
к-67201 'Немчиновская 85', к-67204 'Тимирязевская Юбилейная' (Московская обл.); к-66801 'Юбилей Дона' (Ростовская обл.); к-66635 'Паритет' (Ставропольский край)	4	MR	MR	–*	–	<i>tsn1tsn1</i>
к-66628 'Еланская' (Волгоградская обл.); к-66830 'Полина' (Ростовская обл.)	2	MR	MR	–	–	<i>Tsn1Tsn1</i>
к-67184 'Батя' (Ставропольский край)	1	MR	R	–	–	<i>tsn1tsn1</i>
к-66636 'Армада' (Ставропольский край); к-67189 'Студенческая Нива' (Ульяновская обл.)	2	MR	S	–	–	<i>tsn1tsn1</i>
к-66831 'Вольный Дон' и к-67196 'Амбар' (Ростовская обл.); к-66633 'Секлетия' (Ставропольский край)	3	R	R	–	–	<i>tsn1tsn1</i>
к-67182 'Влади' (Владимирская обл.)	1	R	S	–	–	<i>Tsn1Tsn1</i>
к-66842 'Хамдан' (Калмыкия); к-66639 'Цефей' (Курская обл.); к-66296 'Былина Дона' и к-66833 'Вольница' (Ростовская обл.)	4	R	S	–	–	<i>tsn1tsn1</i>
к-67198 'Зодиак' (Ростовская обл.); к-66629 'Барыня' (Ставропольский край)	2	S	MR	–	–	<i>Tsn1Tsn1</i>

Таблица 1. Продолжение

Table 1. Continued

Номер по каталогу ВИР, сорт, регион происхождения	Число сортов	Реакция на инокулюм популяций <i>Pyrenophora tritici-repentis</i>				Генотипы сортов
		алт-22	тамб-22	кр-22	тат-22	
к-67192 'Марс' и к-67194 'Фотон' (Воронежская обл.); к-66883 'Рифей' (Оренбургская обл.); к-67004 'Пальмира 18' (Ростовская обл.)	4	S	S	–	–	<i>tsn1tsn1</i>
к-67501 'Ивита' (Московская обл.); к-66626 'Прииртышская' (Омская обл.); к-67200 'Александрия' и к-67229 'Ассоль 5' (Ставропольский край)	4	–	–	MR	MR	<i>tsn1tsn1</i>
к-67185 'Морец' (Ставропольский край)	1	–	–	MR	MR	<i>Tsn1Tsn1</i>
к-66503 'Быль' (Владимирская обл.); к-67203 'Мирабель 20' (Ростовская обл.)	2	–	–	MR	R	<i>tsn1tsn1</i>
к-67199 'Универ' (Ростовская обл.)	1			MR	R	<i>Tsn1Tsn1</i>
к-67499 'Камышанка 9' (Волгоградская обл.); к-67186 'Аленушка' (Пензенская обл.); к-67219 'Волжская 29' (Ульяновская обл.)	3	–	–	MR	S	<i>tsn1tsn1</i>
к-67521 'Октябрина' (Алтайский край); к-65223 'Гром' (Краснодарский край); к-67520 'Краснообская 27' (Новосибирская обл.); к-67522 'Поволжская 30' (Самарская обл.); к-67512 'Степная 19' (Саратовская обл.)	5	–	–	MR	S	<i>Tsn1Tsn1</i>
к-67509 'Курыночка 19' (Курская обл.)	1	–	–	R	MR	<i>tsn1tsn1</i>
к-67188 'Зоро' (Краснодарский край); к-67190 'Nord 76' и к-67191 'Nord 19' (Липецкая обл.); к-67195 'Нива Дона' (Ростовская обл.)-	4	–	–	R	R	<i>tsn1tsn1</i>
к-67187 'Володя' (Краснодарский край); к-67197 'Ювента' (Ставропольский край)	2	–	–	R	S	<i>tsn1tsn1</i>
к-67517 'Октябрьская' (Ульяновская обл.)	1	–	–	R	S	<i>Tsn1Tsn1</i>
к-67502 'Анфиса' (Московская обл.); к-66505 'Вьюга' (Самарская обл.); к-67180 'Подруга' (Саратовская обл.); к-67226 'Люда' и к-67227 'Источник' (Ставропольский край); к-67213 'Надежда' и к-67212 'Универсиада' (Татарстан);	7	–	–	S	MR	<i>tsn1tsn1</i>
к-67496 'Московская 27' и к-67508 'Снегиревская-75' (Московская обл.); к-67228 'Николь 2' и к-67225 'Приз' (Ставропольский край)	4	–	–	S	MR	<i>Tsn1Tsn1</i>
к-67224 'Иван' (Ставропольский край)	1	–	–	S	R	<i>tsn1tsn1</i>
к-67193 'Тригор' (Воронежская обл.); к-67498 'Памяти Чекурова' (Новосибирская обл.); к-67202 'Пафос' и к-67506 'Подарок Крыму' (Ростовская обл.); к-67183 'Форпост' (Ставропольский край); к-67523 'Сабан' (Татарстан); к-67515 'Дивия' (Ульяновская обл.)	7	–	–	S	S	<i>tsn1tsn1</i>
'Поволжская Нива' (Самарская обл.)	1	–	MR	MR	R	<i>tsn1tsn1</i>
к-66504 'Базис' (Самарская обл.)	1	–	MR	MR	R	<i>Tsn1Tsn1</i>
к-64281 'Светоч' (Самарская обл.)	1	–	MR	R	R	<i>tsn1tsn1</i>

Таблица 1. Окончание

Table 1. The end

Номер по каталогу ВИР, сорт, регион происхождения	Число сортов	Реакция на инокулюм популяций <i>Pyrenophora tritici-repentis</i>				Генотипы сортов
		алт-22	тамб-22	кр-22	тат-22	
к-68613 'Еланчик' (Краснодарский край)	1	–	MR	S	R	<i>tsn1tsn1</i>
к-61966 'Безенчукская 380' (Самарская обл.)	1	–	R	MR	R	<i>tsn1tsn1</i>
'Альтернатива' (Самарская и Ульяновская области)	1	–	R	R	R	<i>tsn1tsn1</i>
'Эстафета' (Самарская обл.)	1	–	R	R	R	<i>Tsn1Tsn1</i>
к-65611 'Левобережная 3' и 'Аэлита' (Саратовская обл.)	2	–	S	S	MR	<i>tsn1tsn1</i>
к-65610 'Джангал' (Саратовская обл.)	1	–	S	S	MR	<i>Tsn1Tsn1</i>
к-64908 'Левобережная 1' (Саратовская обл.)	1	–	S	S	R	<i>Tsn1Tsn1</i>
к-65219 'Новоершовская' (Саратовская обл.)	1	–	S	S	R	<i>tsn1tsn1</i>
к-67181 'Агросп 33' (Саратовская обл.)	1	MR	S	S	S	<i>tsn1tsn1</i>
к-66637 'Анастасия' (Саратовская обл.)	1	R	S	R	MR	<i>Tsn1Tsn1</i>

Примечание: * – не изучали

Note: * – not studied

тов (22,5%), остальные (51 сорт, 63,75%) – восприимчивыми.

Из 43 протестированных поволжских сортов с яровым типом развития 13 (30,2%) были устойчивыми ко всем популяциям *Ptr* (табл. 2). Это 'Белянка', 'Фаворит', 'Квартет', 'Саратовская 76', 'Иделле', 'Экада 253', 'Тулайковская 100', 'Тулайковская Золотистая', 'Скирда', 'Лебедушка', 'Саратовская 55', 'Саратовская 74', 'Надира'. К группе умеренно устойчивых отнесено четыре сорта (9,3%), а восприимчивыми оказались 26 сортов (58,1%).

При анализе результатов опытов обратил на себя внимание тот факт, что озимые и яровые сорта из одного и того же региона различались по устойчивости при инокуляции популяциями *Ptr* разного географического происхождения. Так, из семи изученных озимых сортов Саратовской обл. все были восприимчивыми к тамб-22 и почти все, за исключением к-66637 'Анастасия', – к кр-22. В то же время среди яровых саратовских сортов 12 были высокоустойчивыми и три – умеренно устойчивыми к тамб-22, а также соответственно 4 и 3 сорта – к кр-22. Что касается популяции тат-22, то большинство озимых и яровых сортов были к ней высокоустойчивыми и умеренно устойчивыми, что можно объяснить преобладанием в данной популяции *Ptr* авирулентной расы 4.

Скрининг всей выборки сортов мягкой пшеницы на присутствие в их генотипах доминантных аллелей гена чувствительности *Tsn1* показал, что диагностический фрагмент, указывающий на наличие доминантных аллелей, присутствовал у 22 озимых и четырех яровых сортов; у 58 и 39 соответственно его не выявили. Представляло интерес выяснить, имеется ли сопряженность между наличием/отсутствием доминантных аллелей и восприимчивостью к *Ptr*. В таблице 3 показано полученное распределение сортов по классам. Значения вычислен-

ных критериев Хи-квадрат при оценке достоверности сопряженности оказались меньше критических значений этого показателя при доверительных уровнях $P = 0,95-0,999$. Для озимых сортов $\chi^2 = 0,82$, яровых – $\chi^2 = 0,07$. Следовательно, статистически значимую сопряженность между присутствием/отсутствием диагностического фрагмента доминантных аллелей *Tsn1* и проявлением устойчивости/восприимчивости к *Ptr* обнаружить не удалось.

Ранее нами была изучена устойчивость к *Ptr* стародавней озимой мягкой пшеницы из коллекции ВИР (Mironenko et al., 2023). Представляло интерес сравнить современные и стародавние озимые сорта по встречаемости у них доминантных аллелей гена *Tsn1*. Из 67 изученных сортов стародавней озимой мягкой пшеницы доминантные аллели были обнаружены у 37, или у 55,2% изученных. Среди 80 современных озимых сортов их выявили у 22 (27,5%). Соответственно, они встречались реже примерно в два раза. Следует также отметить, что среди стародавней пшеницы с доминантными аллелями *Tsn1* восемь сортов (21,6%) были устойчивыми и умеренно устойчивыми (R и MR) к двум популяциям *Ptr*, а 29 – восприимчивыми, а среди современных озимых сортов *Tsn1** шесть (27,3%) – с реакциями R и MR, а 16 имели при заражении хотя бы одной из популяций реакцию S. В обоих случаях у большого числа сортов (30 стародавних и 58 современных) присутствовали, по-видимому, рецессивные аллели *tsn1tsn1*, при этом сорта также различались по типу реакции на инокулюм.

В целом по совокупности выявленных реакций на заражение отдельными популяциями *Ptr* и присутствию/отсутствию доминантных аллелей гена *Tsn1* озимые сорта объединились в 36 групп, из них 13 с доминантными аллелями гена *Tsn1*, а яровые сорта – в 19 групп, из них четыре с доминантными аллелями (см. табл. 1 и 2).

Таблица 2. Характеристика яровых сортов мягкой пшеницы по реакциям листьев проростков на заражение различными популяциями *Pyrenophora tritici-repentis* (Died.) Drechsler и генотипы сортов по аллелям гена *Tsn1***Table 2.** Characterization of spring bread wheat cultivars according to the responses of seedling leaves to the infection with various populations of *Pyrenophora tritici-repentis* (Died.) Drechsler, and the genotypes of cultivars for *Tsn1* alleles

Название сорта, регион происхождения	Число сортов	Реакции сортов на инокулюм популяций <i>Pyrenophora tritici-repentis</i>			Генотип сорта
		кр-22	тамб-22	тат-22	
‘Белянка’, ‘Фаворит’, ‘Квартет’, ‘Саратовская 76’ (все Саратовская обл.); ‘Иделле’ (Татарстан); ‘Экада 253’ (Ульяновская обл.)	6	R	R	R	<i>tsn1tsn1</i>
‘Тулайковская 100’, ‘Тулайковская золотистая’ (Самарская обл.)	2	R	R	MR	<i>tsn1tsn1</i>
‘Скирда’ (Самарская обл.)	1	MR	R	R	<i>Tsn1Tsn1</i>
‘Лебедушка’, ‘Саратовская 55’, ‘Саратовская 74’ (Саратовская обл.); ‘Надира’ (Татарстан)	4	MR	R	R	<i>tsn1tsn1</i>
‘Буляк’ (Татарстан)	1	MR	MR	R	<i>Tsn1Tsn1</i>
‘Сакара’, ‘Экада 109’ (Татарстан)	2	MR	MR	R	<i>tsn1tsn1</i>
‘Экада 214’ (Ульяновская обл.)	1	MR	MR	MR	<i>tsn1tsn1</i>
‘Хазинэ’ (Татарстан)	1	MR	S	R	<i>tsn1tsn1</i>
‘Юго-Восточная 4’ (Саратовская обл.)	1	S	MR	R	<i>tsn1tsn1</i>
‘Чистопольская’ (Татарстан)	1	S	MR	R	<i>Tsn1Tsn1</i>
‘Саратовская 68’ (Саратовская обл.)	1	S	R	MR	<i>tsn1tsn1</i>
‘Воевода’, ‘Добрыня’, ‘Ершовская 36’, ‘Саратовская 58’ (все Саратовская обл.); ‘Экада 258’ (Ульяновская обл.); ‘Экада 265’ (Татарстан)	6	S	R	R	<i>tsn1tsn1</i>
‘Курьер’ (Саратовская обл. и Краснодарский край)	1	S	MR	MR	<i>tsn1tsn1</i>
‘Йолдыз’ и ‘100 лет ТАССР’ (Татарстан)	2	MR	S	S	<i>tsn1tsn1</i>
‘Экада 113’ (Самарская обл.); ‘Прохоровка’ (Саратовская обл.); ‘Казанская Юбилейная’ (Татарстан); ‘Амир’ (Московская обл. и Татарстан)	4	S	MR	S	<i>tsn1tsn1</i>
‘Аль Варис’ (Татарстан)	1	S	S	R	<i>Tsn1Tsn1</i>
‘Тулайковская Надежда’ (Самарская обл.); ‘Балкыш’ и ‘Баракат’ (Татарстан)	3	S	S	R	<i>tsn1tsn1</i>
‘Ситара’ (Татарстан)	1	S	S	MR	<i>tsn1tsn1</i>
‘Тулайковская 108’ (Самарская обл.); ‘Юго-Восточная 2’ и ‘Л 503’ (Саратовская обл.); ‘Хаят’ (Татарстан)	4	S	S	S	<i>tsn1tsn1</i>

Таблица 3. Проявление устойчивости/восприимчивости к желтой пятнистости в зависимости от наличия/отсутствия в генотипах сортов доминантных аллелей *Tsn1***Table 3. Manifestation of tan spot resistance/susceptibility depending on the presence/absence of dominant *Tsn1* alleles in the genotypes of cultivars**

Доминантный аллель <i>Tsn1</i>	Число сортов в классах		Всего	Хи-квадрат
	высоко- и умеренно устойчивые	восприимчивые		
Озимая мягкая пшеница				
Выявлен	a = 6	b = 16	(a+b) = 22	0,82
Не выявлен	c = 24	d = 34	(c+d) = 58	
Всего	(a+c) = 30	(b+d) = 50	N = 80	
Яровая мягкая пшеница				
Выявлен	a = 2	b = 2	(a+b) = 4	0,07
Не выявлен	c = 15	d = 24	(c+d) = 39	
Всего	(a+c) = 17	(b+d) = 26	N = 43	

Обсуждение

Проведенное нами изучение 123 сортов озимой и яровой мягкой пшеницы показало их широкое разнообразие по реакциям листьев проростков на заражение изолятами географически различных популяций *Ptr* и по наличию/отсутствию у них доминантных аллелей гена *Tsn1*. Среди озимых 29 сортов (36,3%) были устойчивыми и умеренно устойчивыми, среди яровых – 17 сортов (39,5%).

С целью мониторинга возделываемых в РФ сортов на устойчивость к *Ptr*, в том числе ювенильную устойчивость, систематически оценивают новые создаваемые сорта, при этом используют различные изоляты. Так, Л. А. Михайлова и Н. М. Коваленко (Mikhailova, Kovalenko, 2009) для инокуляции листьев растений использовали смесь наиболее агрессивных изолятов, выделенных из популяции Краснодарского края. Они показали, что среди 209 сортов озимой мягкой пшеницы, включенных в Государственный реестр селекционных достижений РФ в 2003 г., устойчивыми и умеренно устойчивыми к *Ptr* были 51 сорт (24,4%), а среди 136 сортов яровой мягкой пшеницы – 22 (16%).

Спустя 15 лет Н. М. Коваленко с соавторами (Kovalenko et al., 2022) в 2018–2020 гг. изучили 39 озимых и 31 яровой сорт мягкой пшеницы, рекомендованных для возделывания в России. Оценка ювенильной устойчивости материала к изоляту *Ptr*, продуцирующему токсин Ptr ToxA, показала, что устойчивые и умеренно устойчивые сорта составили среди озимых 26%, а яровых – 45%.

На наш взгляд, при систематической оценке образцов пшеницы коллекции ВИР на ювенильную устойчивость к *Ptr* и подборе источников устойчивости для селекции в разных регионах страны важно использовать инокулюм с максимальным количеством генов-эффекторов, который выявлял бы большое число соответствующих комплементарных генов устойчивости/восприимчивости у растения-хозяина. В этой связи инокуляция образцов пшеницы смесью наиболее агрессивных изолятов, выделенных из географически различных популяций па-

тогена, несомненно, имеет преимущество перед инокулюмом в виде отдельных изолятов.

Следует отметить, что у пшеницы не во всех случаях отмечается корреляция устойчивости в фазе проростков и взрослых растений к *Ptr* (Dinglasan et al., 2016; Kokhmetova et al., 2021; Kremneva et al., 2021). В полевых опытах частоты обнаружения устойчивых сортов существенно ниже, чем при лабораторной оценке. Так, на экспериментальном поле в условиях Саратовской обл. в течение трех лет, в период наибольшего развития заболевания и с использованием усиленного инфекционного фона, было отмечено всего 4% высокоустойчивых образцов и 6% умеренно устойчивых из общей выборки более чем 1000 образцов (Markelova, Ivanova, 2012). Озимые сорта пшеницы по сравнению с яровыми были устойчивее к желтой пятнистости. Авторы объяснили это совпадением пика развития заболевания и окончанием вегетации озимых посевов.

С целью поиска новых источников устойчивости к *Ptr*, которые могли бы обеспечить защиту от широкого спектра действия некротрофных эффекторов и других механизмов заражения, исследователи (Dinglasan et al., 2019) протестировали в тепличных и полевых условиях 295 линий пшеницы из коллекции ВИР как на стадии проростков, так и на стадии взрослых растений. Опыты проводили в Австралии и России. Путем поиска ассоциаций между 25 286 геномными DArTseq-маркерами (технология Diversity Arrays genotype-by-sequencing) и полученными фенотипическими показателями реакций проростков и взрослых растений на заражение *Ptr* в геноме пшеницы были определены 11 локусов количественных признаков (QTLs, или Quantitative Trait Loci), связанных с ответом на этот патоген. Из них три локуса (qNV.YS-2B.2, qNV.YS-4B.1, qNV.YS-7B) соответственно в хромосомах 2B, 4B и 7B выявлены как на стадии проростков, так и у взрослых растений, причем один из них связан с устойчивостью к расе 1 *Ptr* в обеих странах. Пять локусов (qNV.YS-1A.1, qNV.YS-4A, qNV.YS-4B.2, qNV.YS-5B, qNV.YS-6B) в хромосомах 1A, 4A, 4B, 5B и 6B ассоциированы с устойчивостью только проростков, из них три связаны с расой 1 также в обеих странах, а влияние одного прояв-

лялось лишь в Австралии. Следует отметить, что QTL (qNV.YS-5B), ассоциированный с устойчивостью к расе 1, по локализации совпал с известным геном восприимчивости *Tsn1* на хромосоме 5B. Среди изученных линий авторами были обнаружены 118, которые были устойчивыми к *Ptr* на стадии взрослого растения; из них 16 идентифицированы как восприимчивые на стадии всходов. У взрослых растений в хромосомах 1A, 2B и 6D определены еще три локуса (qNV.YS-1A2, qNV.YS-2B.1, qNV.YS-6D) устойчивости, которые не экспрессировались на стадии проростков. Из них чаще других у линий встречался QTL qNV.YS-2B.1. Многие образцы, содержащие этот QTL и обладающие взрослой устойчивостью, имели также ген восприимчивости *Tsn1* и были чувствительны к токсину *Ptr ToxA* на стадии проростков. Установленный факт противоречил общепринятому положению, что чувствительность пшеницы к некротрофным эффекторам сопряжена с восприимчивостью к заболеванию (Friesen et al., 2008). Авторами сделан вывод, что существуют, по-видимому, другие нераскрытые факторы патогенности или вирулентности, которые играют важную роль в возникновении заболевания. Накопление путем селекции QTLs, подобных qNV.YS-2B.1, может способствовать повышению уровня устойчивости новых создаваемых сортов пшеницы к желтой пятнистости.

Вопрос о необходимости проведения маркер-вспомогательного отбора против доминантных аллелей гена восприимчивости *Tsn1* остается открытым (Faris et al., 2010, 2012; Mironenko et al., 2017). Следует заметить, что такой отбор эффективен в тех зонах возделывания мягкой пшеницы, где в популяциях патогена доминируют расы с комплементарным геном-эффектором *ToxA*. Например, в Австралии доминирует раса 1, поэтому взаимоотношения *ToxA-Tsn1* являются основным фактором, вызывающим болезнь (Tan et al., 2010; Dinglasan et al., 2019). Несоответствие реакции сорта, имеющего доминантные аллели гена *Tsn1*, на заражение изолятом *ToxA*⁺ или *ToxA*⁻, возможно, связано с наличием у патогена как дополнительных, еще не известных генов-эффекторов, так и соответствующих им генов устойчивости/восприимчивости у растений пшеницы (Moreno et al., 2015; Mironenko et al., 2017; Guo et al., 2018; See et al., 2018). С помощью маркера *Xfcp623* можно выявить и исключить из работы сорта, содержащие доминантные аллели гена *Tsn1*, чтобы предотвратить дальнейшее использование их в селекции, однако вместе с ними будут теряться другие генетические факторы устойчивости к возбудителю желтой пятнистости.

Заключение

Охарактеризовано по ювенильной устойчивости к географически различным популяциям *Ptr*, распространенным на территории России, 123 сорта озимой и яровой мягкой пшеницы. Выделено 46 устойчивых и умеренно устойчивых сортов к популяциям этого возбудителя.

Устойчивые сорта могут быть рекомендованы для использования в селекции, а именно:

– сорта озимой мягкой пшеницы к-67188 'Зоро', к-67190 'Nord 76', к-67191 'Nord 19', 'Альтернатива', 'Эстафета', к-61966 'Безенчукская 380', к-64281 'Светоч', к-66633 'Секлетия', к-66831 'Вольный Дон', к-67195 'Нива Дона' и к-67196 'Амбар';

– яровые сорта 'Белянка', 'Фаворит', 'Квартет', 'Саратовская 76', 'Иделле', 'Экада 253'.

С помощью маркера *Xfcp623* у 22 озимых и четырех яровых сортов мягкой пшеницы идентифицированы доминантные аллели гена *Tsn1*, у остальных 97 они не обнаружены. Наличие статистически значимой связи между присутствием/отсутствием доминантных аллелей этого гена и типом реакции проростков на заражение инокулюмом желтой пятнистости не подтверждено.

Представляется перспективным при систематической оценке образцов пшеницы коллекции ВИР на ювенильную устойчивость к *Ptr*, отборе источников устойчивости для селекции в разных регионах России использовать инокулюм изолятов из географически отдаленных популяций *Ptr*, чтобы оценивать как можно большую часть генетического потенциала устойчивости/восприимчивости растения-хозяина к данному патогену.

Выявленное нами разнообразие сортов пшеницы по реакциям листьев проростков на заражение изолятами различных популяций *Ptr* можно объяснить как их генетическими различиями по аллелям генов ювенильной устойчивости/восприимчивости к *Ptr*, так и наличием в геноме патогена многих генов-эффекторов, постоянно эволюционирующих и обеспечивающих быструю адаптацию патогена к растению-хозяину.

Сорта, различающиеся по реакции на один и тот же инокулюм *Ptr* и по наличию/отсутствию доминантных аллелей *Tsn1*, могут быть использованы как исходный материал для дальнейшего изучения генетики устойчивости к этому фитопатогену.

References / Литература

- Ciuffetti L.M., Manning V.A., Pandelova I., Betts M.F. Host-selective toxins, *Ptr ToxA* and *Ptr ToxB*, as necrotrophic effectors in the *Pyrenophora tritici-repentis*-wheat interaction. *New Phytologist*. 2010;187(4):911-919. DOI: 10.1111/j.1469-8137.2010.03362.x
- Dinglasan E., Godwin I.D., Mortlock M.Y., Hickey L.T. Resistance to yellow spot in wheat grown under accelerated growth conditions. *Euphytica*. 2016;209(3):693-707. DOI: 10.1007/s10681-016-1660-z
- Dinglasan E.G., Singh D., Shankar M., Afanasenko O., Platz G., Godwin I.D. et al. Discovering new alleles for yellow spot resistance in the Vavilov wheat collection. *Theoretical and Applied Genetics*. 2019;132(1):149-162. DOI: 10.1007/s00122-018-3204-5
- Faris J.D., Abeysekara N.S., McClean P.E., Xu S.S., Friesen T.L. Tan spot susceptibility governed by the *Tsn1* locus and race nonspecific resistance quantitative trait loci in a population derived from the wheat lines Salamouni and Katepwa. *Molecular Breeding*. 2012;30(4):1669-1678. DOI: 10.1007/s11032-012-9750-7
- Faris J.D., Liu Z., Xu S.S. Genetics of tan spot resistance in wheat. *Theoretical and Applied Genetics*. 2013;126(9):2197-2217. DOI: 10.1007/s00122-013-2157-y
- 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
- Friesen T.L., Faris J.D., Solomon P.S., Oliver R.P. Host-specific toxins: effectors of necrotrophic pathogenicity. *Cell Microbiology*. 2008;10(7):1421-1428. DOI: 10.1111/j.1462-5822.2008.01153.x
- 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
- Guo J., Shi G., Liu Z. Characterizing virulence of the *Pyrenophora tritici-repentis* isolates lacking both *ToxA* and *ToxB* genes. *Pathogens*. 2018;7(3):74. DOI: 10.3390/pathogens7030074
- 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, вредоносность, расовый состав (обзор). *Вестник Ульяновской государственной сельскохозяйственной академии*. 2020;2(50):105-116). DOI: 10.18286/1816-4501-2020-2-105-116
- Kokhmetova A., Sehgal D., Ali S., Atishova M., Kumarbayeva M., Leonova I. et al. Genome-wide association study of tan spot resistance in a hexaploid wheat collection from Kazakhstan. *Frontiers in Genetics*. 2021;11:581214. DOI: 10.3389/fgene.2020.581214
- Kokhmetova A.M., Kremneva O.Y., Volkova G., Atishova M.N., Sapakhova Z. Evaluation of wheat cultivars growing in Kazakhstan and Russia for resistance to tan spot. *Journal of Plant Pathology*. 2017;99(1):161-167. DOI: 10.4454/jpp.v99i1.3812
- Kovalenko N.M., Shaydayuk E.L., Gulyaeva E.I. Characterization of commercial common wheat cultivars for resistance to tan spot causative agent. *Plant Biotechnology and Breeding*. 2022;5(2):15-24. [in Russian] (Коваленко Н.М., Шайдаюк Е.Л., Гульяева Е.И. Характеристика устойчивости районированных сортов мягкой пшеницы к возбудителю желтой пятнистости. *Биотехнология и селекция растений*. 2022;5(2):15-24). DOI: 10.30901/2658-6266-2022-2-03
- Kremneva O.Yu., Mironenko N.V., Volkova G.V., Baranova O.A., Kim Yu.S., Kovalenko N.M. Resistance of winter wheat varieties to tan spot in the North Caucasus region of Russia. *Saudi Journal of Biological Sciences*. 2021;28(3):1787-1794. DOI: 10.1016/j.sjbs.2020.12.021
- Markelova T.S., Ivanova O.V. Screening of world wheat genofond for resistance to yellow blotch under the Volga region conditions. *Agricultural Biology*. 2012;47(3):118-121. [in Russian] (Маркелова Т.С., Иванова О.В. Устойчивость образцов яровой и озимой пшеницы к желтой пятнистости листьев в условиях нижнего Поволжья. *Сельскохозяйственная биология*. 2012;47(3):118-121).
- Mikhailova L.A., Kovalenko N.M. Characterization of bread and durum wheat resistance to the *Pyrenophora tritici-repentis* pathogen (Kharakteristika ustoychivosti myagkoy i tverdoy pshenitsy k vozbuditelyu zheltoy pyatnistosti *Pyrenophora tritici-repentis*). *Plant Protection News*. 2009;(1):10-15. [in Russian] (Михайлова Л.А., Коваленко Н.М. Характеристика устойчивости мягкой и твердой пшеницы к возбудителю желтой пятнистости *Pyrenophora tritici-repentis*. *Вестник защиты растений*. 2009;(1):10-15).
- 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 vozbuditelya zheltoy pyatnistosti *Pyrenophora tritici-repentis* i ustoychivosti sortov). St. Petersburg: VIZR; 2012. [in Russian] (Михайлова Л.А., Мироненко 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).
- Mironenko N.V., Baranova O.A., Kovalenko N.M., Afanasenko O.S., Mikhailova L.A. Selective influence of wheat cultivars with *Tsn1* gene on the formation of tan spot causative agent *Pyrenophora tritici-repentis* population. *Plant Protection News*. 2017;3(93):23-27. [in Russian] (Мироненко Н.В., Баранова О.А., Коваленко Н.М., Афанасенко О.С., Михайлова Л.А. Селективное влияние сортов пшеницы с геном *Tsn1* на формирование популяции возбудителя желтой пятнистости *Pyrenophora tritici-repentis*. *Вестник защиты растений*. 2017;3(93):23-27).
- Mironenko N.V., Kovalenko N.M., Baranova O.A., Mitrofanova O.P. Resistance of old winter bread wheat landraces to tan spot *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2023;184(4):205-214. [in Russian] (Мироненко Н.В., Н.М. Коваленко Н. М., Баранова О.Л., Митрофанова О.П. Устойчивость стародавней озимой мягкой пшеницы к желтой пятнистости. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 2023;184(4):205-214). DOI: 10.30901/2227-8834-2023-4-205-214
- Moreno M.V., Stenglein S., Perelló A.E. Distribution of races and *Tox* genes in *Pyrenophora tritici-repentis* isolates from wheat in Argentina. *Tropical Plant Pathology*. 2015;40(2):141-146. DOI: 10.1007/s20540858-015-0011-2
- Murray M.G., Thompson W.F. Rapid isolation of high molecular weight plant DNA. *Nucleic Acids Research*. 1980;8(19):4321-4325. DOI: 10.1093/nar/8.19.4321
- Rees R.G., Platz G.J., Mayer R.J. Susceptibility of Australian wheats to *Pyrenophora tritici-repentis*. *Australian Journal of Agricultural Research*. 1987;39:141-151.
- See P.T., Marathamuthu K.A., Iagallo E.M., Oliver R.P., Moffat C.S. Evaluating the importance of the tan spot *ToxA-Tsn1* interaction in Australian wheat varieties. *Plant Pathology*. 2018;67(5):1066-1075. DOI: 10.1111/ppa.12835
- Singh P.K., Singh R.P., Duveiller E., Mergoum M., Adhikari T.B., Elias E.M. Genetics of wheat-*Pyrenophora tritici-repentis* interactions. *Euphytica*. 2010;171:1-13. DOI: 10.1007/s10681-009-0074-6
- Strelkov S.E., Lamari L. Host-parasite interactions in tan spot [*Pyrenophora tritici-repentis*] of wheat. *Canadian Journal of Plant Pathology*. 2003;25(4):339-349. DOI: 10.1080/07060660309507089
- Tan K.C., Oliver R.P., Solomon P.S., Moffat C.S. Proteinaceous necrotrophic effectors in fungal virulence. *Functional Plant Biology*. 2010;37(10):907-912. DOI: 10.1071/FP10067
- Zaitsev G.N. Mathematical statistics in experimental botany (Matematicheskaya statistika v eksperimentalnoy botanike). Moscow: Nauka; 1984. [in Russian] (Зайцев Г.Н. Математическая статистика в экспериментальной ботанике. Москва: Наука; 1984).

Информация об авторах

Нина Васильевна Мироненко, доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник, Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, 196608 Россия, Санкт-Петербург, Пушкин, ш. Подбельского, 3, nina2601mir@mail.ru, <http://orcid.org/0000-0003-3383-2973>

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

Ольга Александровна Баранова, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, 196608 Россия, Санкт-Петербург, Пушкин, ш. Подбельского, 3, baranova_oa@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9439-2102>

Анида Галиевна Хакимова, кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, a.hakimova@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-0481-8462>

Ольга Павловна Митрофанова, доктор биологических наук, главный научный сотрудник, Федеральный исследовательский центр Всероссийский институт генетических ресурсов растений имени Н.И. Вавилова, 190000 Россия, Санкт-Петербург, ул. Б. Морская, 42, 44, o.mitrofanova@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-9171-2964>

Information about the authors

Nina V. Mironenko, Dr. Sci. (Biology), Leading Researcher, All-Russian Research Institute of Plant Protection, 3 Podbelskogo Hwy., Pushkin, St. Petersburg 196608, Russia, nina2601mir@mail.ru, <http://orcid.org/0000-0003-3383-2973>

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

Olga A. Baranova, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, All-Russian Research Institute of Plant Protection, 3 Podbelskogo Hwy., Pushkin, St. Petersburg 196608, Russia, baranova_oa@mail.ru, <https://orcid.org/0000-0001-9439-2102>

Anida G. Khakimova, Cand. Sci. (Biology), Leading Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, a.hakimova@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-0481-8462>

Olga P. Mitrofanova, Dr. Sci. (Biology), Chief Researcher, N.I. Vavilov All-Russian Institute of Plant Genetic Resources, 42, 44 Bolshaya Morskaya Street, St. Petersburg 190000, Russia, o.mitrofanova@vir.nw.ru, <https://orcid.org/0000-0002-9171-2964>

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 02.02.2024; одобрена после рецензирования 19.03.2024; принята к публикации 05.06.2024.
The article was submitted on 02.02.2024; approved after reviewing on 19.03.2024; accepted for publication on 05.06.2024.