

Перевод на английский язык <https://vavilov.elpub.ru/jour>

Устойчивость сортов мягкой пшеницы, возделываемых на территории Саратовской области, к возбудителям септориозных пятнистостей

Ю.В. Зеленева¹ ✉, Э.А. Конькова²

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

² Федеральный аграрный научный центр Юго-Востока, Саратов, Россия

✉ zelenewa@mail.ru

Аннотация. Септориоз – одна из вредоносных болезней сортов пшеницы, возделываемых на территории Саратовской области. Это инфекционное заболевание грибной этиологии лимитирует показатели урожайности и быстро прогрессирует во многих регионах Российской Федерации. Целью исследований было оценить устойчивость перспективных и рекомендуемых для возделывания на территории Нижневолжского региона РФ сортов озимой и яровой мягкой пшеницы к возбудителям септориозных пятнистостей и изучить популяции *Parastagonospora nodorum* и *P. pseudonodorum*, распространенных на территории Саратовской области, по наличию генов-эффекторов. С применением молекулярных маркеров проведена идентификация генов, кодирующих некротрофные эффекторы (NEs), у 220 изолятов гриба *Parastagonospora* spp., полученных с сортообразцов озимой и яровой мягкой пшеницы, яровой твердой пшеницы, озимого тритикале и ярового овса. Среди изученных изолятов *P. nodorum* были как единичные гены *Tox1*, *Tox3* и *ToxA*, так и сочетания из двух генов в одном генотипе. В генотипе изолятов *P. pseudonodorum* не отмечено присутствие гена *ToxA*. Изучено 20 сортов озимой и яровой пшеницы на устойчивость к септориозным пятнистостям в лабораторных условиях и в поле в течение 2020–2022 гг. Было использовано три инокулюма, включающих изоляты *Zymoseptoria tritici*, *P. nodorum* (*ToxA*, *Tox1*, *Tox3*) и *P. pseudonodorum* (*ToxA*, *Tox1*, *Tox3*). Анализируемые сорта были охарактеризованы с помощью молекулярного маркера *Xfcp623*, диагностического для генов *Tsn1/tsn1*, контролирующего чувствительность к токсину гриба PtrToxA. Наибольший интерес представляют 11 генотипов пшеницы, которые показали устойчивость к одному, двум и трем видам – возбудителям септориоза (*Z. tritici*, *P. nodorum*, *P. pseudonodorum*). Это сорта озимой мягкой пшеницы: Гостианум 237 (*tsn1*), Лютесценс 230 (*Tsn1*), Губерния (*Tsn1*), Подруга (*Tsn1*), Анастасия (*Tsn1*), Соседка (*Tsn1*) и яровой мягкой пшеницы: Фаворит (*tsn1*), Прохоровка (*tsn1*), Саратовская 70 (*tsn1*), Саратовская 73 (*tsn1*), Белянка (*tsn1*). Полученные результаты важны для повышения эффективности селекции на основе элиминации генотипов с доминантными аллелями *Tsn1*, чувствительными к грибу PtrToxA. Помимо хозяйственной ценности изученных сортов, их рекомендуется использовать в селекции на устойчивость к септориозной пятнистости. Ключевые слова: гены-эффекторы; ПЦР-диагностика; селекция пшеницы; септориозы; фитопатогенные грибы; PtrToxA; PtrTox1; PtrTox3.

Для цитирования: Зеленева Ю.В., Конькова Э.А. Устойчивость сортов мягкой пшеницы, возделываемых на территории Саратовской области, к возбудителям септориозных пятнистостей. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 2023;27(6):582-590. DOI 10.18699/VJGB-23-70

Soft wheat cultivars grown in the Saratov region and their resistance to Septoria blotch

Yu.V. Zeleneva¹ ✉, E.A. Konkova²

¹ All-Russian Research Institute of Plant Protection, Pushkin, St. Petersburg, Russia

² Federal Center of Agriculture Research of the South-East Region, Saratov, Russia

✉ zelenewa@mail.ru

Abstract. Septoria is one of the harmful diseases of wheat cultivars cultivated in the Saratov region. This infectious disease of fungal etiology limits yield indicators and rapidly progresses in many regions of the Russian Federation. The aim of the research was to assess the resistance of winter and spring wheat cultivars that are referred to as promising and recommended for cultivation in the Low Volga region of the Russian Federation to pathogens of Septoria, to study the populations of *Parastagonospora nodorum* and *P. pseudonodorum* in the territory of the Saratov region in order to detect the presence of effector genes. Using molecular markers, we performed the identification of genes encoding NEs in 220 *Parastagonospora* spp. fungal isolates obtained from 7 cultivars of soft winter wheat, 6 taken from the winter triticale, 5 from spring wheat, 3 from durum spring wheat and 1 from spring oats. Among the *P. nodorum* isolates studied, there were both single genes *Tox1*, *Tox3*, and *ToxA*, and combinations of two genes in one genotype. The presence of the *ToxA* gene was not noted in the genotype of *P. pseudonodorum* isolates. During 2020–2022, a collection of

winter and spring wheat cultivars was studied to detect resistance to Septoria blotch in field conditions (13 cultivars of winter wheat and 7 cultivars of spring wheat accordingly). The resistance of the cultivars was proven by laboratory evaluation. Three inoculums were used, including the isolates of *Z. tritici*, *P. nodorum* (*ToxA*, *Tox1*, *Tox3*), *P. pseudonodorum* (*ToxA*, *Tox1*, *Tox3*) mainly obtained from Saratov populations of 2022 (except for *P. pseudonodorum* with the *ToxA* gene). The tested cultivars were characterized using the *Xfcp623* molecular marker, diagnostic for *Tsn1/tsn1* genes, which controls sensitivity to the fungal toxin of PtrToxA. Of greatest interest are 11 wheat genotypes that showed resistance to one, two and three species which served as causative agents of Septoria blotch (*Zymoseptoria tritici*, *P. nodorum*, *P. pseudonodorum*). These are the soft winter wheat cultivars Gostianum 237 (*tsn1*), Lutescens 230 (*Tsn1*), Guberniya (*Tsn1*), Podruga (*Tsn1*), Anastasia (*Tsn1*), Sosedka (*Tsn1*) and the soft spring wheat cultivars Favorit (*tsn1*), Prokhorovka (*tsn1*), Saratovskaya 70 (*tsn1*), Saratovskaya 73 (*tsn1*), Belyanka (*tsn1*). The results obtained are of interest as they might increase the efficiency of selection based on the elimination of genotypes with dominant *Tsn1* alleles sensitive to PtrToxA. In addition to the economic value of the cultivars studied, it is recommended to use them in breeding for resistance to Septoria blotch.

Key words: effector genes; PCR-diagnosis; wheat selection; Septoria blotch; phytopathogenic fungi; PtrToxA; PtrTox1; PtrTox3.

For citation: Zeleneva Yu.V., Konkova E.A. Soft wheat cultivars grown in the Saratov region and their resistance to Septoria blotch. *Vavilovskii Zhurnal Genetiki i Seleksii* = *Vavilov Journal of Genetics and Breeding*. 2023;27(6):582-590. DOI 10.18699/VJGB-23-70

Введение

Саратовская область – крупный административный округ, в ее состав входят 37 муниципальных районов, распределенных по климатическим условиям между черноземными правобережными и степными засушливыми районами в Левобережье Волги. Различия в климатических условиях сказываются на урожайности сельскохозяйственных культур и поражении болезнями, среди которых доминирующее положение в фитопатогенном комплексе занимают септориозные и пиренофорозные пятнистости пшеницы. В годы эпифитотий, вызванных септориозами в разных регионах России, Северной Америки, Австралии и других частях мира, потери урожая могут превышать 30–40 % (Санин и др., 2018; Ficke et al., 2018).

Проводимый нами ежегодный мониторинг показывает, что в последние годы во многих регионах России, в том числе и в Саратовской области, в патогенном комплексе септориозных пятнистостей пшеницы доминирует вид *Zymoseptoria tritici* (Desm.) Quaedvl. et Crous – возбудитель септориоза листьев пшеницы, тритикале, ячменя, ржи (Зеленева и др., 2022).

Реже отмечается вид *Parastagonospora nodorum* (Berk.) Quaedvl., Verkley et Crous. Он паразитирует на листьях, стеблях, колосовых чешуях, осях пшеницы и других злаков (Пахолкова, 2003; Санин и др., 2018; Зеленева и др., 2022). Нередко также он поражает семена. Зерновка становится щуплой, неполноценной, снижается ее скорость прорастания. При сильном заражении происходят поражение и отмирание coleoptилей.

Еще один вид, *P. pseudonodorum*, имеет строгую специализацию к хозяину, паразитирует на пшенице. До недавнего времени данный вид считался пшеничной формой вида *P. avenae* (A.V. Frank) Quaedvl., Verkley et Crous: *P. avenae* f. sp. *triticea*. Но на основании изучения морфологии с применением методов многолокусной филогении в современной систематике вид *P. pseudonodorum* является одним из семи недавно описанных. Всего на настоящий момент по филогенетическому анализу выделено 26 видов *Parastagonospora* (Croll et al., 2021).

Грибы *P. 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 (Ciuffetti et al., 1997). Чувствительность к NEs не всегда приводит к восприимчивости пшеницы к возбудителю септориоза (van Schie, Takken, 2014; Viridi et al., 2016).

На сегодняшний день охарактеризовано в общей сложности девять взаимодействий в патосистеме пшеницы–*P. nodorum*: *Tsn1* – SnToxA (Friesen et al., 2009; Zhang et al., 2009; Faris et al., 2011); *Snn1* – SnTox1 (Shi et al., 2016b); *Snn2* – SnTox267 (Richards et al., 2022); *Snn3-B1* – SnTox3 (Shi et al., 2016a); *Snn3-D1* – SnTox3 (Zhang et al., 2011); *Snn4* – SnTox4 (Abeysekara et al., 2012); *Snn5* – SnTox5 (Sharma, 2019; Kariyawasam et al., 2022); *Snn6* – SnTox267 (Richards et al., 2022); *Snn7* – SnTox267 (Richards et al., 2022). Показано, что гены, кодирующие белки SnToxA, SnTox1, SnTox3, присутствуют в генотипе *P. pseudonodorum* (Hafez et al., 2020; Navathe et al., 2020).

К настоящему времени клонированы три гена-хозяина, включая *Tsn1* (Faris et al., 2010), *Snn1* (Shi et al., 2016b) и *Snn3-D1* (Zhang et al., 2011). А также пять генов гриба, кодирующих белки-эффекторы: SnToxA (Friesen et al., 2009), SnTox3 (Liu et al., 2009), SnTox1 (Liu et al., 2012), SnTox5 (Kariyawasam et al., 2022), и SnTox267 (Richards et al., 2022).

В последнее десятилетие в Саратовской области наблюдается увеличение агрессивности грибных болезней зерновых культур. Поэтому приоритетным направлением селекции пшеницы на иммунитет в Нижневолжском регионе были и остаются непрерывный поиск и использование новых эффективных генетических источников и доноров (Конькова и др., 2022). Данная работа проводится ежегодно на базе Федерального аграрного научного центра Юго-Востока (г. Саратов). С 2021 г. ведется поиск источников и доноров устойчивости к септориозу с использованием молекулярных технологий, что позволяет отбирать генотипы с определенными сочетаниями генов.

Цель нашей работы – оценить устойчивость перспективных и рекомендуемых для возделывания на территории Нижневолжского региона РФ сортов озимой и яровой мягкой пшеницы к возбудителям септориозных пят-

нистостей и изучить популяции *P. nodorum* и *P. pseudonodorum*, распространенных на территории Саратовской области, по наличию генов-эффекторов.

Материалы и методы

Образцы пораженных растений были отобраны в 2021–2022 гг. на территории Саратовской области. Под инфекционным образцом понимали листья растений с хорошо выраженными симптомами септориоза, собранные на обследуемом поле по его диагонали через равные расстояния в определенное время (например, во время учета).

Для поиска образцов пораженных растений проводили обследование посевов в районах, указанных в табл. 1. Все образцы были собраны в фазу созревания, в стадию молочно-восковой спелости растений (75–85 по шкале Задокса). Листья с типичными внешними признаками септориоза гербаризировали, снабжали этикетками (указывали: место и дату учета, фазу, вид и сорт растения, информацию о симптомах болезни, технологии возделывания культуры, сведения о мерах защиты). В дальнейшем инфекционные образцы зерновых культур (листья) пшеницы, тритикале и овса анализировали в лабораторных условиях для установления видового состава возбудителей септориозных пятнистостей (Пыжикова и др., 1989).

Метеоусловия 2020–2022 гг. в регионе оказали благоприятное влияние на развитие возбудителей септориозных пятнистостей зерновых культур. По данным Саратовской метеостанции, в начале вегетационного периода за май месяц в среднем за три года выпадало 30.5 мм осадков. При умеренных температурах воздуха гидротермический коэффициент (ГТК) был достаточно высоким – 1.3. В июне количество осадков (34.5 мм) и ГТК (0.55) снижались. В середине вегетации, в июле, положение существенно улучшалось. Осадков выпало 97.2 мм, что значительно выше нормы, а ГТК был высоким и составлял 1.54. Это способствовало росту и развитию сельскохозяйственных растений и оказывало благоприятное влияние на развитие фитопатогенного комплекса. В августе осадков выпадало мало – 12.6 мм в среднем за три года. Отмечались повышенные температуры воздуха – число дней с максимальной температурой воздуха выше или равной 30 °C составляло 17. Гидротермический коэффициент за этот месяц тоже был крайне низким – 0.2, что свидетельствует о засушливых условиях.

Степень поражения инфекционного материала, отобранного для анализа, варьировала от 30 до 40 %. Со всех образцов инфекционного материала, находящихся в исследовании, выделялся вид *Z. tritici*. С некоторых образцов удалось получить моноконидиальные изоляты грибов рода *Parastagonospora* (см. табл. 1) (Пыжикова и др., 1989).

Образцы анализировали в лабораторных условиях для установления видового состава возбудителей септориозных пятнистостей. Результаты лабораторной диагностики видовой принадлежности возбудителя болезни подтверждали методом секвенирования с использованием оборудования ЦКП «Геномные технологии, протеомика и клеточная биология», ФГБНУ «Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной микробиологии».

Проанализировано 220 моноконидиальных изолятов рода *Parastagonospora*, выделенных по 10 с каждого из 22 инфекционных образцов. Для оценки устойчивости к септориозным пятнистостям использовано 13 образцов озимой пшеницы (Гостианум 237, Лютеценс 230, Саратовская 8, Губерния, Мироновская 808, Донская безостая, Саратовская 90, Жемчужина Поволжья, Саратовская 17, Калач 60, Подруга, Анастасия, Соседка) и 7 образцов яровой пшеницы (Фаворит, Прохоровка, Юго-Восточная 2, Саратовская 70, Саратовская 73, Белянка, Лебедушка). Скрининг выполняли на опытных полях ФАНЦ Юго-Востока в условиях естественного инфекционного фона 2020–2022 гг. Применяли модифицированную и дополненную шкалу Саари–Прескотта (Коломиец и др., 2017). Все сорта были разделены на пять групп: RR – высокоустойчивые (поражаемость < 11 %); R – устойчивые (поражаемость 11–20 %); MS – умеренно восприимчивые (поражаемость 21–40 %); S – восприимчивые (поражаемость 41–70 %); HS – высоковосприимчивые (поражаемость 71–100 %).

Лабораторную оценку проводили на изолированных листьях, как описано Г.В. Пыжиковой и Е.В. Карасевой (1985). Использовали три инокулюма, включающих изоляты *Z. tritici*, *P. nodorum* (*ToxA*, *Tox1*, *Tox3*), *P. pseudonodorum* (*ToxA*, *Tox1*, *Tox3*). При инокуляции растений в лабораторных условиях использовали изоляты грибов саратовской популяции, выделенные с инфекционного материала 2022 г.: *Z. tritici*, 80-22-Z.t – хозяин яровая твердая пшеница, 80-22-Z.t – озимая мягкая пшеница, 95-22-Z.t – озимая пшеница; *P. nodorum*: 80-22-P.n. (*Tox3*) – хозяин яровая твердая пшеница, 101-22-P.n. (*ToxA*, *Tox3*) – яровая мягкая пшеница, 88-22-P.n. (*Tox1*, *Tox3*) – озимая пшеница; *P. pseudonodorum*: 72-22-P.ps. (*Tox1*, *Tox3*) – озимый тритикале, 89-22-P.ps. (*Tox1*). Наличие генов *Tox* в генотипах, использованных изолятов грибов *Parastagonospora* spp., определено нами впервые, результаты приводятся в настоящей работе. В инфекционный материал вида *P. pseudonodorum* был добавлен изолят тамбовской популяции 82-21-P.ps., генотип которого содержит *ToxA*. Этот изолят получен с яровой мягкой пшеницы Воронежская 20 в 2021 г. (Зеленева и др., 2022).

Геномную ДНК грибов выделяли из чистой культуры моноконидиальных изолятов, полученной на картофельно-глюкозном агаре, стандартным СТАВ-методом (Doyle J.J., Doyle J.L., 1990). Этим же методом выделяли ДНК из молодых листьев 13 сортов озимой и 7 сортов яровой мягкой пшеницы.

Аmplификацию геномной ДНК проводили в 25 мкл реакционной смеси (2 мкл геномной ДНК (25 нг (допустимо от 2 до 50 нг)), 1 мкл каждого праймера (10 pM/мкл) («Евроген», Россия), 0.5 мкл смеси dNTPs mix (10 mM, водный раствор dCTP, dGTP, dTTP и dATP) (TransGen, Китай), 0.55 мкл MgCl₂ (100 mM), 0.5 мкл BioTaq ДНК полимеразы (5U, 5 ед/мкл) («Диалат Лтд.», Россия), 2.5 мкл 10X ПЦР-буфера, 17 мкл ddH₂O).

Аmplифицированные фрагменты разделяли методом электрофореза в 1.5 % агарозном геле, в TBE буфере (pH 8.2), гель окрашивали бромистым этидием. Для оценки размера фрагментов использовали ДНК маркер Step100 plus («Биолабмикс», Россия).

Таблица 1. Происхождение проанализированных моноконидиальных изолятов *Parastagonospora* spp. в 2021–2022 гг.

№ п/п	Название изолята	Происхождение инфекционного образца/растение-хозяин
1	32-21-P.n.-1...10	Саратовская область, опытное поле ФАНЦ Юго-Востока/ озимая мягкая пшеница Анастасия 51°34'28"N, 46°00'20"E
2	33-21-P.ps.-1...10	Саратовская область, опытное поле ФАНЦ Юго-Востока/ яровая твердая пшеница, гибридная линия 51°34'38"N, 45°59'51"E
3	35-21-P.ps.-1...10	Саратовская область, опытное поле ФАНЦ Юго-Востока/ озимый тритикале 51°34'31"N, 46°00'24"E
4	37-63-21-C-Pav.-1...10	Саратовская область, опытное поле ФАНЦ Юго-Востока/ яровой овес Скакун 51°35'58"N, 46°02'36"E
5	80-22 P.n.-1...10	Саратовская область, опытное поле ФАНЦ Юго-Востока/ яровая твердая пшеница, гибридная линия 51°35'58"N, 46°02'36"E
6	82-22 P.n.-1...10	Саратовская область, опытное поле ФАНЦ Юго-Востока/ яровая твердая пшеница, гибридная линия 51°34'41"N, 45°59'54"E
7	86-22 P.n.-1...10	Саратовская область, опытное поле ФАНЦ Юго-Востока/ яровая мягкая пшеница, интрогрессивная линия 51°34'47"N, 45°59'51"E
8	88-22 P.n.-1...10	Саратовская область, Балтайский район/ озимая мягкая пшеница Саратовская 17 52°28'49"N, 46°33'40"E
9	91-22 P.n.-1...10	Саратовская область, Балтайский район/ озимая мягкая пшеница Калач 60 52°28'21"N, 46°39'51"E
10	92-22 P.n.-1...10	Саратовская область, Балашовский район/ озимая мягкая пшеница Левобережная 1 51°29'25"N, 43°27'13"E
11	93-22 P.n.-1...10	Саратовская область, опытное поле ФАНЦ Юго-Востока/ озимая мягкая пшеница, гибридная линия 51°34'35"N, 45°59'53"E
12	98-22 P.n.-1...10	Саратовская область, Аркадакский район/ озимая мягкая пшеница Калач 60 51°52'25"N, 43°35'04"E
13	101-22 P.n.-1...10	Саратовская область, Ершовский район/ яровая мягкая пшеница Квартет 51°22'31"N, 48°12'18"E
14	259-22 P.n.-1...10	Саратовская область, Ершовский район/ яровая мягкая пшеница Юго-Восточная 4 51°22'20"N, 48°12'35"E
15	260-22 P.n.-1...10	Саратовская область, Аркадакский район/ яровая мягкая пшеница Квартет 51°52'20"N, 43°33'45"E
16	261-22 P.n.-1...10	Саратовская область, Пугачевский район/ яровая мягкая пшеница Юго-Восточная 2 52°02'30"N, 49°13'27"E
17	71-22-P.ps.-1...10	Саратовская область, Пугачевский район/ озимый тритикале 52°02'01"N, 49°18'05"E
18	72-22-P.ps.-1...10	Саратовская область, Балашовский район/ озимый тритикале 51°28'43"N, 43°17'04"E
19	73-22-P.ps.-1...10	Саратовская область, опытное поле ФАНЦ Юго-Востока/ озимый тритикале 51°34'28"N, 46°00'24"E
20	74-22-P.ps.-1...10	Саратовская область, опытное поле ФАНЦ Юго-Востока/ озимый тритикале 51°34'27"N, 46°00'27"E
21	76-22-P.ps.-1...10	Саратовская область, опытное поле ФАНЦ Юго-Востока/ озимый тритикале 51°34'31"N, 46°00'28"E
22	89-22-P.ps.-1...10	Саратовская область, опытное поле ФАНЦ Юго-Востока/ озимая мягкая пшеница, гибридная линия 51°34'28"N, 46°00'20"E

Скрининг изолятов рода *Parastagonospora* на наличие генов-эффекторов *ToxA*, *Tox1* и *Tox3* был проведен при помощи полимеразной цепной реакции. Для получения статистически обоснованных результатов анализировали ДНК 10 моноконидиальных изолятов, полученных с каждого инфекционного образца (см. табл. 1). Всего про-

анализировано 220 проб ДНК. Список праймеров для ПЦР представлен в табл. 2.

Скрининг генотипов сортов пшеницы на присутствие доминантного или рецессивного гена (*Tsn1/tsn1*) проводили по методике с использованием ПЦР с парами праймеров *Xfcp623F/Xfcp623R* (Faris et al., 2010). Наличие про-

Таблица 2. Список праймеров для ПЦР

Локус	Праймер	Последовательность 5'–3'	Литературный источник	Размер ампликона, п. н.
<i>Tox1</i>	<i>SnTox1cF</i>	ATGAAGCTTACTATGGTCTTGT	Gao et al., 2015	500
	<i>SnTox1cR</i>	TGTGGCAGCTAACTAGCACA		
<i>Tox3</i>	<i>SnTox3cF</i>	CTCGAACCACGTGGACCCGGA		600
	<i>SnTox3cR</i>	CTCCCCTCGTGGGATTGCCCATATG		
<i>ToxA</i>	<i>TA51F</i>	GCGTTCTATCCTCGTACTTC	Andrie et al., 2007	573
	<i>TA52R</i>	GCATTCTCCAATTTTCACG		
<i>Tsn1</i>	<i>Xfcp623F</i>	CTATTCGTAATCGTGCCTTCCG	Faris et al., 2010	380
	<i>Xfcp623R</i>	CSTTCTCTCTCACCGCTATCTCATC		

дукта амплификации маркера указывает на присутствие доминантного аллеля гена *Tsn1* (восприимчивость растения к белку-токсину гриба PtrToxA), отсутствие – на наличие рецессивного аллеля *tsn1* (устойчивость растения к PtrToxA).

Статистическую обработку данных выполняли с помощью 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 *Q* Кохрена. Этот критерий применяли для проверки значимого различия между фитопатологическими оценками сортов пшеницы.

Результаты

Молекулярный скрининг изучаемого материала (220 ДНК-проб, полученных от 130 моноконидиальных изолятов вида *P. nodorum*, 80 *P. pseudonodorum* и 10 – *P. avenae*) позволил выявить как единичные гены, кодирующие NEs, так и их сочетания в одном генотипе (рис. 1, Приложение 1)¹.

Ген *ToxA* обнаружен среди моноконидиальных изолятов вида *P. nodorum* (93-22-Р.п.-1...10), полученных из листьев гибридной линии озимой мягкой пшеницы с опытного поля ФАНЦ Юго-Востока и из инфекционного материала яровой мягкой пшеницы Квартет (110-22-Р.п.-1...10) из Ершовского района Саратовской области (см. рис. 1, а).

В результате молекулярного скрининга ген *Tox1* был выявлен среди изолятов, полученных с четырех сортообразцов пшеницы и пяти – тритикале. Наличие гена отмечено у изолятов *P. nodorum* с сортообразцов озимой мягкой пшеницы Саратовская 17 (88-22-Р.п.-1...10) и Левобережная 1 (92-22-Р.п.-1...10) из Балашовского района. Наличие гена *SnTox1* отмечено у моноконидиальных изолятов *P. pseudonodorum*, выделенных с инфекционного материала из гибридных линий яровой твердой пшеницы (33-21-Р.п.-1...10) и озимой мягкой пшеницы (89-22-Р.п.-1...10) из опытного поля ФАНЦ Юго-Востока, а также из сортообразцов озимого тритикале из Пугачевского района (71-22-Р.п.-1...10), Балашовского района (72-22-Р.п.-1...10) и с опытного поля ФАНЦ Юго-Восто-

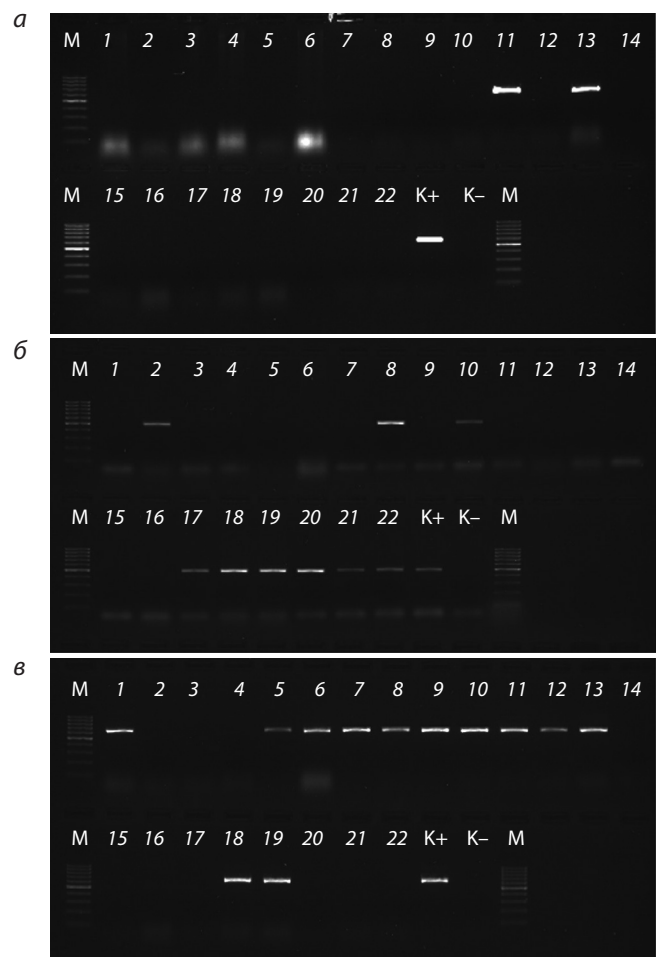


Рис. 1. Электрофореграмма продуктов амплификации, полученная с помощью маркеров, специфичных для генов *ToxA*, *Tox1* и *Tox3* *Parastagonospora* spp. из саратовской популяции.

а – *ToxA*, размер ампликона 573 п. н.; б – *Tox1*, размер ампликона 500 п. н.; в – *Tox3*, размер ампликона 600 п. н. М – маркер Step100 plus («Биолаб-микс»). Номера индексов, присвоенные образцам, коррелируют с индексами в табл. 1.

ка (73-22-Р.п.-1...10; 74-22-Р.п.-1...10; 76-22-Р.п.-1...10) (см. рис. 1, б).

Наличие гена *Tox3* установлено среди изолятов вида *P. pseudonodorum*, полученных из растительных образцов озимого тритикале из Балашовского района и опыт-

¹ Приложения 1 и 2 см. по адресу:
<https://vavilovj-icg.ru/download/pict-2023-27/appx22.pdf>

Таблица 3. Интенсивность поражения листовыми болезнями сортов яровой и озимой мягкой пшеницы

№ п/п	Название сорта	Полевая фитопатологическая оценка сортов (2020–2022 гг.), %		Лабораторная оценка на изолированных листьях, %					
		Mean score ± SD	Фенотип	<i>Z. tritici</i>		<i>P. nodorum</i> (ToxA, Tox1, Tox3)		<i>P. pseudonodorum</i> (ToxA, Tox1, Tox3)	
				Mean score ± SD	Фенотип	Mean score ± SD	Фенотип	Mean score ± SD	Фенотип
Пшеница мягкая озимая (<i>Triticum aestivum</i> L.)									
1	Гостианум 237 (tsn1)	22 ± 11.6	MS	18 ± 7.6	R	30 ± 0	MS	23 ± 2.7	MS
2	Лютесценс 230 (<i>Tsn1</i>)	17 ± 10.4	R	16 ± 5.5	R	29 ± 2.2	MS	29 ± 2.2	MS
3	Саратовская 8 (<i>Tsn1</i>)	18 ± 13.7	R	29 ± 2.2	MS	36 ± 5.5	MS	36 ± 5.5	MS
4	Губерния* (<i>Tsn1</i>)	9 ± 6.1	RR	5 ± 0.9	RR	38 ± 4.5	MS	34 ± 5.5	MS
5	Мироновская 808* (tsn1)	15 ± 5	R	47 ± 4.5	S	36 ± 5.5	MS	32 ± 4.5	MS
6	Донская безостая* (<i>Tsn1</i>)	25 ± 5	MS	30 ± 10	MS	36 ± 5.5	MS	40 ± 0	MS
7	Саратовская 90* (<i>Tsn1</i>)	27 ± 5.8	MS	28 ± 2.7	MS	38 ± 4.5	MS	40 ± 0	MS
8	Жемчужина Поволжья* (<i>Tsn1</i>)	27 ± 5.8	MS	40 ± 0	MS	40 ± 0	MS	40 ± 0	MS
9	Саратовская 17* (<i>Tsn1</i>)	40 ± 10	S	41 ± 2.2	S	34 ± 5.5	MS	40 ± 0	MS
10	Калач 60* (<i>Tsn1</i>)	16 ± 13.5	R	21 ± 5.5	MS	40 ± 0	MS	22 ± 4.5	MS
11	Подруга* (<i>Tsn1</i>)	11 ± 6.9	R	15 ± 7.1	R	30 ± 0	MS	20 ± 0	R
12	Анастасия* (<i>Tsn1</i>)	10 ± 8.7	RR	5 ± 0	RR	19 ± 2.2	R	14 ± 5.5	R
13	Соседка (<i>Tsn1</i>)	13 ± 10.4	R	7 ± 2.7	RR	30 ± 0	MS	20 ± 2.7	R
Пшеница мягкая яровая (<i>Triticum aestivum</i> L.)									
14	Фаворит* (tsn1)	4 ± 1.2	RR	4 ± 1.1	RR	36 ± 5.5	MS	10 ± 0	R
15	Прохоровка* (tsn1)	4 ± 1.2	RR	18 ± 2.7	R	40 ± 0	MS	28 ± 4.5	MS
16	Юго-Восточная 2* (tsn1)	52 ± 12.6	S	50 ± 0	S	22 ± 4.5	MS	40 ± 0	MS
17	Саратовская 70* (tsn1)	8 ± 2.9	RR	12 ± 2.7	R	23 ± 2.7	MS	22 ± 2.7	MS
18	Саратовская 73* (tsn1)	8 ± 5.8	RR	20 ± 10	R	16 ± 2.2	R	18 ± 2.7	R
19	Белянка* (tsn1)	15 ± 5	R	14 ± 1.1	R	24 ± 5.5	MS	12 ± 2.7	R
20	Лебедушка* (<i>Tsn1</i>)	33 ± 5.8	MS	32 ± 4.5	MS	21 ± 2.2	MS	36 ± 5.5	MS

* Сорт допущен к возделыванию на территории Нижневолжского региона РФ (8-й регион).

ного поля ФАНЦ Юго-Востока (72-22-Р.п.-1...10, 73-22-Р.п.-1...10 соответственно). Присутствие гена *Tox3* отмечено у изолятов, выделенных с озимой пшеницы сорта Анастасия (32-21-Р.п.-1...10), Саратовская 17 (88-22-Р.п.-1...10), Калач 60 (91-22-Р.п.-1...10; 98-22-Р.п.-1...10), Левобережная 1 (92-22-Р.п.-1...10), гибридной линии (93-22-Р.п.-1...10); с яровой пшеницы гибридных линий (80-22-Р.п.-1...10; 82-22-Р.п.-1...10), интрогрессивной линии (86-22-Р.п.-1...10), с сорта Квартет (101-22-Р.п.-1...10) (см. рис. 1, в).

В ходе трехлетних испытаний на естественном инфекционном фоне были выделены сорта, проявившие устойчивость или слабую восприимчивость к септориозным пятнистостям (табл. 3).

Генотипирование сортов пшеницы с использованием молекулярного маркера было направлено на идентификацию носителей генов, контролирующих чувствительность и устойчивость к токсину PtrToxA. Маркер *Xfcp623* амплифицировал фрагмент 380 п. н., ассоциированный с геном *Tsn1*, чувствительным к токсину PtrToxA у 12 сортов озимой мягкой пшеницы: Лютесценс 230, Саратовская 8,

Губерния, Донская безостая, Саратовская 90, Жемчужина Поволжья, Саратовская 17, Калач 60, Подруга, Анастасия, Соседка и одного сорта яровой мягкой пшеницы, Лебедушка. Генотипы двух сортов озимой мягкой пшеницы: Гостианум 237 и Мироновская 808, шести сортов яровой мягкой пшеницы: Фаворит, Прохоровка, Юго-Восточная 2, Саратовская 70, Саратовская 73 и Белянка, являются носителями рецессивного аллеля гена *tsn1* и имеют защиту на генетическом уровне от PtrToxA (рис. 2, см. табл. 3).

Проведено лабораторное испытание сортов к трем возбудителям септориозных пятнистостей, характерным для региона: *Z. tritici*, *P. nodorum* (*ToxA*, *Tox1*, *Tox3*), *P. pseudonodorum* (*ToxA*, *Tox1*, *Tox3*). Для инокуляции использовали инфекционный материал региональных популяций 2022 г. (см. табл. 3).

При заражении образцов пшеницы видом *Z. tritici* хорошо проявили себя сорта: Губерния, Анастасия, Соседка, Фаворит. Их степень поражения в среднем не превышала 7%, они вошли в группу высокоустойчивых сортов (RR). Степень поражения видом *Z. tritici* сортов Гостианум, Лютесценс 230, Подруга, Прохоровка, Саратовская 70, Са-

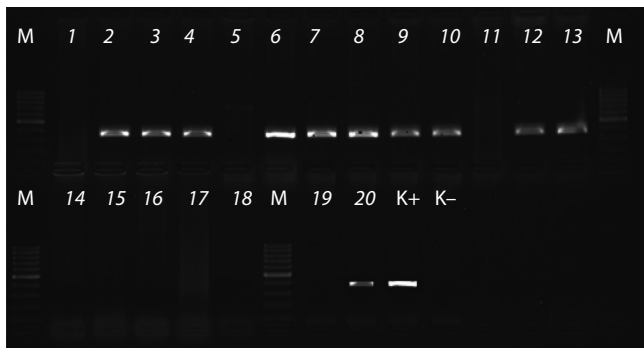


Рис. 2. Электрофореграмма продуктов амплификации гена *Tsn1* у сортов озимой и яровой мягкой пшеницы (размер ампликона 380 п. н.).

Номера, указанные для образцов, соответствуют списку сортов в табл. 3 (положительный контроль (K+) – сорт Glenlea, отрицательный контроль (K-) – линия 6В365).

ратовская 73, Беянка не превысила 20 %, что позволило отнести эти сорта в группу устойчивых (R).

Устойчивость к *P. nodorum* подтвердили два сорта: Анастасия и Саратовская 73, к *P. pseudonodorum* – шесть сортов: Подруга, Анастасия, Соседка, Фаворит, Саратовская 73 и Беянка.

При применении статистического метода корреляционного анализа установлена слабая прямая взаимосвязь между показателями наличия гена *Tsn1* в генотипе сорта пшеницы и интенсивностью поражения его видами *P. nodorum* и *P. pseudonodorum*, содержащими ген *ToxA* в изолятах, вошедших в состав инокулюма (коэффициент корреляции равен 0.3 и 0.2 соответственно).

Отмечена сильная прямая корреляция между показателями общей степени поражения септориозом листовой пластины в поле и степенью поражения образцов пшеницы *Z. tritici* (0.8) и *P. pseudonodorum* (0.7) в лаборатории. Показатели степени поражения сортов пшеницы *Z. tritici* имели прямую взаимосвязь со степенью поражения *P. pseudonodorum* (0.77), *P. nodorum* и *P. pseudonodorum* (0.4), *Z. tritici* и *P. nodorum* (0.2).

Критерий Кохрена, *Q*, позволил разделить изученные сорта пшеницы на четыре группы по устойчивости к трем патогенам: 1 – отсутствие устойчивости к возбудителям септориоза; 2 – устойчивость к одному виду; 3 – устойчивость к двум видам; 4 – устойчивость к трем видам-возбудителям. Значение коэффициента $Q = 36.35$ при уровне значимости p меньше 0.009 говорит о том, что сорта достоверно отличались друг от друга по устойчивости/восприимчивости к возбудителям септориоза *Z. tritici*, *P. nodorum*, *P. pseudonodorum*. Результаты теста представлены в табл. 4 и Приложении 2.

Обсуждение

Септориозы – опасные заболевания пшеницы, они являются одними из наиболее вредоносных на полях Саратовской области. В 2017 г. на посевах озимой пшеницы зафиксирована сильная эпифитотия септориоза (поражение составило до 67 %). В 2018–2019 гг. интенсивность поражения *Z. tritici* была не более 25 %. Поражение септориозом, превысившее порог 40 %, отмечено в 2020 г. – 45 % и в 2021 г. – 41 % (Конькова и др., 2022).

Таблица 4. Непараметрический статистический анализ показателей фитопатологической оценки сортов к возбудителям септориоза

Сорт	Q-критерий Кохрена. Изучена устойчивость к трем фитопатогенам у 20 сортов пшеницы (df = 19); $Q = 36.35$; $p < 0.009$
Название фитопатогена, к которому проявлена устойчивость	
Пшеница мягкая озимая (<i>Triticum aestivum</i> L.)	
Гостианум 237, Лютесценс 230, Губерния	<i>Z. tritici</i>
Подруга, Соседка	<i>Z. tritici</i> , <i>P. pseudonodorum</i>
Анастасия	<i>Z. tritici</i> , <i>P. nodorum</i> , <i>P. pseudonodorum</i>
Пшеница мягкая яровая (<i>Triticum aestivum</i> L.)	
Прохоровка, Саратовская 70	<i>Z. tritici</i>
Фаворит	<i>Z. tritici</i> , <i>P. nodorum</i>
Беянка	<i>Z. tritici</i> , <i>P. pseudonodorum</i>
Саратовская 73	<i>Z. tritici</i> , <i>P. nodorum</i> , <i>P. pseudonodorum</i>

Предложенное исследование – одно из первых в данном регионе. Оно включает в себя комплексный скрининг районированных и перспективных сортов озимой и яровой мягкой пшеницы, а также молекулярный анализ на присутствие генов, кодирующих NEs в популяциях фитопатогенов и генов в растительных генотипах, контролирующей устойчивость к болезни.

В ходе проведенных исследований показано, что среди генотипов изученных изолятов *P. nodorum* и *P. pseudonodorum* саратовской популяции была широкая представленность генов *Tox1* и *Tox3*, тогда как ген *ToxA* зафиксирован только у изолятов 93-22-Р.н.-1...10 и 101-22-Р.н.-1...10 вида *P. nodorum*. Полученные результаты согласуются с зарубежными публикациями (Richards et al., 2022), сообщающими, что распространенность генов *Tox267* и *Tox1* значительно выше, чем *ToxA*, в генотипах популяций *P. nodorum*, территориально отдаленных от российских.

Известно, что *P. nodorum* является донором гена *ToxA* для *Pyrenophora tritici-repentis*. Эти два вида имеют общий токсин PtrToxA (Ciuffetti et al., 1997). Недавно ген *ToxA* был идентифицирован у гриба, вызывающего пятнистости пшеницы, – *Bipolaris sorokiniana* (McDonald et al., 2017; Friesen et al., 2018). Это означает, что сорта озимой пшеницы Гостианум 237 (*tsn1*), Мироновская 808 (*tsn1*) и яровой пшеницы Фаворит (*tsn1*), Прохоровка (*tsn1*), Юго-Восточная 2 (*tsn1*), Саратовская 70 (*tsn1*), Саратовская 73 (*tsn1*), Беянка (*tsn1*) защищены от токсина гена *ToxA* сразу четырех опасных фитопатогенов: *P. tritici-repentis*, *P. nodorum*, *P. pseudonodorum*, *B. sorokiniana*.

В работе Н.М. Коваленко с коллегами (2022) показаны результаты идентификации аллеля *Tsn1/tsn1* с использованием молекулярного маркера *Xfcp623* у 35 сортов ози-

мой и 31 сорта яровой пшеницы, впервые включенных в Государственный реестр селекционных достижений в 2018–2020 гг. Из них только 9 сортов озимой и 4 сорта яровой пшеницы несли *Tsn1*, что говорит о восприимчивости к PtrToxA, тогда как остальные сорта имеют защиту от токсина на генетическом уровне. Считаем это большим достижением отечественной селекции. В работе T.L. Friesen с коллегами (2018) отмечается, что поддержание *tsn1* в генотипах допущенных к возделыванию сортов пшеницы не только обеспечивает селективное преимущество перед патогенами, которые в настоящее время являются переносчиками *ToxA*, но также может оказывать селекционное давление на новые или более подходящие патогены, приобретающие *ToxA* посредством горизонтального переноса.

Заключение

Таким образом, с использованием молекулярных маркеров проведена идентификация генов, кодирующих NES у двух видов, *P. nodorum* и *P. pseudonodorum*, популяций Саратовской области. У моноконидиальных изолятов отмечались как единичные гены *Tox1*, *Tox3* и *ToxA*, так и сочетания по два гена в одном генотипе. По наличию характерного продукта амплификации можно предположить наличие двух NES генов, *ToxA* и *Tox3*, у моноконидиальных изолятов *P. nodorum* 93-22-P.n.-1...10 и 101-22-P.n.-1...10; *Tox1* и *Tox3* – у изолятов 88-22-P.n.-1...10, 92-22-P.n.-1...10, 72-22-P.ps.-1...10; одного гена, *Tox1*, в генотипах изолятов 33-21-P.n.-1...10, 71-22-P.ps.-1...10, 89-22-P.ps.-1...10; гена *Tox3* – в генотипах 32-21-P.n.-1...10; 80-22-P.n.-1...10, 82-22-P.n.-1...10, 86-22-P.n.-1...10; 91-22-P.n.-1...10; 98-22-P.n.-1...10 и 73-22-P.ps.-1...10.

Коллекция из 20 сортов (16 районированных и 4 перспективных) была изучена на устойчивость/восприимчивость к возбудителям септориоза на опытном поле ФАНЦ Юго-Востока в период 2020–2022 гг., а также в лабораторных условиях. У сортов проведен скрининг методом ПЦР на присутствие доминантного или рецессивного гена (*Tsn1/tsn1*), контролирующего чувствительность к токсину гриба PtrToxA. Таким образом, наибольший интерес представляют 11 сортов, обладающих устойчивостью как к одному, так и к двум или трем видам фитопатогенов (*Z. tritici*, *P. nodorum*, *P. pseudonodorum*). Это сорта саратовской селекции: Анастасия (*Tsn1*), Белянка (*tsn1*), Госстианум 237 (*tsn1*), Губерния (*Tsn1*), Лютеценс 230 (*Tsn1*), Подруга (*Tsn1*), Прохоровка (*tsn1*), Саратовская 70 (*tsn1*), Саратовская 73 (*tsn1*), Соседка (*Tsn1*) и Фаворит (*tsn1*).

Список литературы / References

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. [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. *Mikologiya i Fitopatologiya = Mycology and Phytopathology*. 2022;56(6):441-447. DOI 10.31857/S0026364822060113. (in Russian)]
Коваленко Н.М., Шайдаук Е.Л., Гуляева Е.И. Характеристика устойчивости районированных сортов мягкой пшеницы к воз-

будителю желтой пятнистости. *Биотехнология и селекция растений*. 2022;5(2):15-24. DOI 10.30901/2658-6266-2022-2-03.

[Kovalenko N.M., Shaydayuk E.L., Gulyaeva E.I. Characterization of commercial common wheat cultivars for resistance to tan spot causative agent. *Biotehnologiya i Selektiya Rasteniy = Plant Biotechnology and Breeding*. 2022;5(2):15-24. DOI 10.30901/2658-6266-2022-2-03. (in Russian)]

Коломиец Т.М., Пахолкова Е.В., Дубовая Л.П. Отбор исходного материала для создания сортов пшеницы с длительной устойчивостью к септориозу. М.: Печатный город, 2017.

[Kolomiets T.M., Pakholkova E.V., Dubovaya L.P. Selection of Starting Material for the Creation of Wheat Cultivars with Long-term Resistance to Septoria. Moscow: Pechatnyy gorod Publ., 2017. (in Russian)]

Конькова Э.А., Лящева С.В., Сергеева А.И. Скрининг мировой коллекции озимой мягкой пшеницы по устойчивости к листовым болезням в условиях Нижнего Поволжья. *Зерновое хозяйство России*. 2022;14(2):36-40. DOI 10.31367/2079-8725-2022-80-2-36-40.

[Konkova E.A., Lyashcheva S.V., Sergeeva A.I. Screening of the world winter bread wheat collection for leafstem disease resistance in the Lower Volga Region. *Zernovoe Khozyajstvo Rossii = Grain Economy of Russia*. 2022;14(2):36-40. DOI 10.31367/2079-8725-2022-80-2-36-40. (in Russian)]

Пахолкова Е.В. Септориоз зерновых культур в различных регионах Российской Федерации: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Большие Вяземы, 2003.

[Pakholkova E.V. Septoria disease of grain crops in various regions of the Russian Federation: Cand. Sci. (Biol). Dissertation. Bol'shiye Vyazemy, 2003. (in Russian)]

Пыжикова Г.В., Карасева Е.В. Методика изучения возбудителей септориоза на изолированных листьях пшеницы. *С.-х. биология*. 1985;12:112-114.

[Pyzhikova G.V., Karaseva E.V. Methods of studying Septoria on isolated wheat leaves. *Sel'skokhozyaystvennaya Biologiya = Agricultural Biology*. 1985;12:112-114. (in Russian)]

Пыжикова Г.В., Санина А.А., Супрун Л.М., Курахтанова Т.И., Гогава Т.И., Мепаришвили С.У., Анциферова Л.В., Кузнецов Н.С., Игнатов А.Н., Кузьмичев А.А. Методы оценки устойчивости селекционного материала и сортов пшеницы к септориозу. М., 1989.

[Pyzhikova G.V., Sanina A.A., Suprun L.M., Kurakhtanova T.I., Gogava T.I., Meparishvili S.U., Antsiferova L.V., Kuznetsov N.S., Ignatov A.N., Kuzmichev A.A. Methods for Assessing the Resistance of Breeding Material and Wheat Cultivars to Septoria. Moscow, 1989. (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.

[Sanin S.S., Ibragimov T.Z., Strizhekozyn Yu.A. Method for calculating wheat yield losses diseases. *Zashchita i Karantin Rasteniy = Plant Protection and Quarantine*. 2018;1:11-15. (in Russian)]

Abeysekara N.S., Faris J.D., Chao S., McClean P.E., Friesen T.L. Whole-genome QTL analysis of *Stagonospora nodorum* blotch resistance and validation of the SnTox4-*Snn4* interaction in hexaploid wheat. *Phytopathology*. 2012;102(1):94-104. DOI 10.1094/PHYTO-02-11-0040.

Andrie R.M., Pandelova I., Ciuffetti L.M. A combination of phenotypic and genotypic characterization strengthens *Pyrenophora tritici-repentis* race identification. *Phytopathology*. 2007;97(6):694-701. DOI 10.1094/PHYTO-97-6-0694.

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. *Plant Cell*. 1997;9(2):135-144. DOI 10.1105/tpc.9.2.135.

Croll D., Crous P.W., Pereira D., Mordecai E.A., McDonal 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.

- Faris J.D., Zhang Z., Lu H.J., Lu S.W., Reddy L., Cloutier S., Fellers J.P., Meinhardt S.W., Rasmussen J.B., Xu S.S., Oliver R.P., Simons K.J., Friesen T.L. A unique wheat disease resistance-like gene governs effector-triggered susceptibility to necrotrophic pathogens. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*. 2010;107(30):13544-13549. DOI 10.1073/pnas.1004090107.
- Faris J.D., Zhang Z., Rasmussen J.B., Friesen T.L. Variable expression of the *Stagonospora nodorum* effector *SnToxA* among isolates is correlated with levels of disease in wheat. *Mol. Plant Microbe Interact.* 2011;24(12):1419-1426. DOI 10.1094/MPMI-04-11-0094.
- 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 Dis*. 2018;102(4):696-707. DOI 10.1094/PDIS-09-17-1375-FE.
- Friesen T.L., Chu C.G., Liu Z.H., Xu S.S., Halley S., Faris J.D. Host-selective toxins produced by *Stagonospora nodorum* confer disease susceptibility in adult wheat plants under field conditions. *Theor. Appl. Genet.* 2009;118(8):1489-1497. DOI 10.1007/s00122-009-0997-2.
- 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 Dis*. 2018;102(12):2446-2452. DOI 10.1094/PDIS-03-18-0521-RE.
- Gao Y., Faris J.D., Liu Z., Kim Y.M., Syme R.A., Oliver R.P., Xu S.S., Friesen T.L. Identification and characterization of the *SnTox6-Snn6* interaction in the *Parastagonospora nodorum* – wheat pathosystem. *Mol. Plant Microbe Interact.* 2015;28(5):615-625. DOI 10.1094/MPMI-12-14-0396-R.
- Hafez M., Gourlie R., Despains T., Turkington T.K., Friesen T.L., Aboukhaddour R. *Parastagonospora nodorum* and related species in Western Canada: genetic variability and effector genes. *Phytopathology*. 2020;110(12):1946-1958. DOI 10.1094/PHYTO-05-20-0207-R.
- Kariyawasam G.K., Richards J.K., Wyatt N.A., Running K.L.D., Xu S.S., Liu Z., Borowicz P., Faris J.D., Friesen T.L. The *Parastagonospora nodorum* necrotrophic effector *SnTox5* targets the wheat gene *Snn5* and facilitates entry into the leaf mesophyll. *New Phytol.* 2022;233(1):409-426. DOI 10.1111/nph.17602.
- Liu Z., Faris J.D., Oliver R.P., Tan K.C., Solomon P.S., McDonald M.C., McDonald B.A., Nunez A., Lu S., Rasmussen J.B., Friesen T.L. *SnTox3* acts in effector triggered susceptibility to induce disease on wheat carrying the *Snn3* gene. *PLoS Pathog.* 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., McDonald B.A., Solomon P.S., Lu S., Shelver W.L., Xu S., Friesen T.L. The cysteine rich necrotrophic effector *SnTox1* produced by *Stagonospora nodorum* triggers susceptibility of wheat lines harboring *Snn1*. *PLoS Pathog.* 2012;8(1):e1002467. DOI 10.1371/journal.ppat.1002467.
- McDonald M.C., Ahren D., Sempendorfer S., Milgate A., Solomon P.S. The discovery of the virulence gene *ToxA* in the wheat and barley pathogen *Bipolaris sorokiniana*. *Mol. Plant Pathol.* 2017;19:432-439. DOI 10.1111/mpp.12535.
- Navathe S., Yadav P.S., Chand R., Mishra V.K., Vasistha N.K., Meher P.K., Joshi A.K., Gupta P.K. *ToxA-Tsn1* interaction for spot blotch susceptibility in Indian wheat: an example of inverse gene-for-gene relationship. *Plant Dis*. 2020;104(1):71-81. DOI 10.1094/PDIS-05-19-1066-RE.
- Richards J.K., Kariyawasam G.K., Seneviratne S., Wyatt N.A., Xu S.S., Liu Z., Faris J.D., Friesen T.L. A triple threat: the *Parastagonospora nodorum* *SnTox267* effector exploits three distinct host genetic factors to cause disease in wheat. *New Phytol.* 2022;233(1):427-442. DOI 10.1111/nph.17601.
- Sharma S. Genetics of Wheat Domestication and *Septoria Nodorum* Blotch Susceptibility in Wheat. Fargo, North Dakota: North Dakota State University, 2019.
- Shi G., Zhang Z., Friesen T.L., Bansal U., Cloutier S., Wicker T., Rasmussen J.B., Faris J.D. Marker development, saturation mapping, and high-resolution mapping of the Septoria nodorum blotch susceptibility gene *Snn3-B1* in wheat. *Mol. Genet. Genom.* 2016a;291(1):107-119. DOI 10.1007/s00438-015-1091-x.
- Shi G., Zhang Z., Friesen T.L., Raats D., Fahima T., Brueggeman R.S., Lu S., Trick H.N., Liu Z., Chao W., Frenkel Z., Xu S.S., Rasmussen J.B., Faris J.D. The hijacking of a receptor kinase-driven pathway by a wheat fungal pathogen leads to disease. *Sci. Adv.* 2016b;2(10):e1600822. DOI 10.1126/sciadv.1600822.
- van Schie C.C., Takken F.L. Susceptibility genes 101: how to be a good host. *Annu. Rev. Phytopathol.* 2014;52:551-581. DOI 10.1146/annurev-phyto-102313-045854.
- Virdi S.K., Liu Z., Overlander M.E., Zhang Z., Xu S.S., Friesen T.L., Faris J.D. 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)*. 2016;6(12):4139-4150. DOI 10.1534/g3.116.036525.
- Zhang Z., Friesen T.L., Simons K.J., Xu S.S., Faris J.D. Development, identification, and validation of markers for marker-assisted selection against the *Stagonospora nodorum* toxin sensitivity genes *Tsn1* and *Snn2* in wheat. *Mol. Breeding*. 2009;23:35-49. DOI 10.1007/s11032-008-9211-5.
- Zhang Z., Friesen T.L., Xu S.S., Shi G., Liu Z., Rasmussen J.B., Faris J.D. Two putatively homoeologous wheat genes mediate recognition of *SnTox3* to confer effector-triggered susceptibility to *Stagonospora nodorum*. *Plant J.* 2011;65(1):27-38. DOI 10.1111/j.1365-3113X.2010.04407.x.

ORCID ID

Yu.V. Zeleneva orcid.org/0000-0001-9716-288X
E.A. Konkova orcid.org/0000-0001-8607-2301

Благодарности. Исследование проведено при поддержке Российского научного фонда, проект № 19-76-30005.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Поступила в редакцию 03.04.2023. После доработки 28.06.2023. Принята к публикации 29.06.2023.