



ISSN 1727-1320 (Print),
ISSN 2308-6459 (Online)

В Е С Т Н И К ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ

PLANT PROTECTION NEWS

2025 TOM
VOLUME 108 ВЫПУСК
ISSUE 4



Санкт-Петербург
St. Petersburg, Russia

ПОДАВЛЕНИЕ ГЕНОВ ЗАЩИТНОГО ОТВЕТА ЛЮЦЕРНЫ ХМЕЛЕВИДНОЙ НА ИНФЕКЦИИ В УСЛОВИЯХ ЭФФЕКТИВНОГО СИМБИОЗА С ГРИБОМ АРБУСКУЛЯРНОЙ МИКОРИЗЫ *RHIZOPHAGUS IRREGULARIS*

А.П. Юрков^{*1}, А.А. Крюков¹, Т.Р. Кудряшова¹, А.И. Беляева¹, М.Ф. Шишова²

¹Всероссийский научно-исследовательский институт сельскохозяйственной микробиологии, Санкт-Петербург

²Санкт-Петербургский государственный университет, Санкт-Петербург

^{*}ответственный за переписку, e-mail: ap.yurkov@arriam.ru

В работе проведена оценка влияния микоризации на экспрессию генов, относящихся к группам генной онтологии GO:0050832 (защитный ответ на грибную инфекцию) и GO:0042742 (защитный ответ на бактериальную инфекцию) при развитии эффективного симбиоза в модельной системе “*Medicago lupulina* + *Rhizophagus irregularis*”. Оценка экспрессии генов проведена методом массового анализа концов кДНК (MACE-Seq). В вегетационных условиях при низком уровне доступного для питания растений фосфора в субстрате в листьях *M. lupulina* выявлена негативная регуляция 44 и 42 генов групп защитного ответа на грибную и бактериальную инфекции, соответственно, в фазу развития второго листа и фазу цветения. Показаны существенно более низкие уровни экспрессии генов (ортологи *Medtr1g021100*, *Medtr1g021110*), кодирующих белки устойчивости к мучнистой росе RPW8, при микоризации грибом *R. irregularis* как в вегетативную, так и в репродуктивную фазы развития растения. Обсуждается роль гриба арбускулярной микоризы в формировании неспецифической реакции на патогенные микроорганизмы при развитии эффективного симбиоза.

Ключевые слова: *Medicago lupulina*, микоризный симбиоз, арбускулярная микориза, мучнистая роса

Поступила в редакцию: 01.10.2025

Принята к печати: 28.11.2025

Введение

Развитие арбускулярной микоризы (АМ), формируемой грибами отдела Glomeromycota, усиливает питание растений, особенно фосфорное, и стимулирует процессы фотосинтеза (Marwanto et al., 2024; Umer et al., 2025). АМ-грибы способствуют адаптации растений к стрессовым факторам среды, способствуют защите от болезней, вызываемых патогенными грибами и бактериями (Han et al., 2023; Martin, van der Heijden, 2024), в том числе почвенными микроорганизмами (Wang et al., 2022; Han et al., 2023). В связи с этим перспективным направлением исследований является разработка препаратов на основе грибов АМ для борьбы с заболеваниями культурных растений. Однако известны случаи негативного влияния грибов АМ на развитие иммунных реакций у растения-хозяина на действие патогенов, что связано с тем, что некоторые эффекторы, способствующие микоризации, противодействуют иммунной программе растения-хозяина (Kloppholz et al., 2011). Кроме того, неоднозначно влияние АМ на иммунитет растений к заболеваниям побегов (Pozo, Azcón-Aguilar, 2007; Kaur, Suseela, 2020). Разработка

эффективных микоризных инокулянтов осложняется и тем, что механизмы взаимодействия растений с микросимбионтами, как мутуалистами, так и паразитами, до сих пор до конца не изучены.

Остается открытым вопрос о специфичности влияния грибов АМ разных видов на иммунитет растения-хозяина (Xavier, Boyetchko, 2003; Kaur, Suseela, 2020). Вопрос о влиянии микоризации на транскриптом листьев, включая гены, задействованные в реакции растения-хозяина на действие патогенов, в условиях отсутствия патогенеза практически не изучен. Слабо исследованы высокоэффективные растительно-микробные системы (РМС), обладающие кратным откликом на микоризацию. Целью настоящего исследования было оценить влияние гриба АМ на экспрессию генов защитного ответа на грибную и бактериальную инфекцию (группы GO:0050832 и GO:0042742, соответственно) в эффективной модельной РМС “MIS-1 *Medicago lupulina* + *Rhizophagus irregularis*” в условиях низкого уровня доступного для питания растений фосфора в субстрате.

Материалы и методы

Растительный и грибной материал. Использовали сильно отзывчивую на микоризацию линию MIS-1 люцерны хмелевидной (*Medicago lupulina*) и высокоэффективный штамм RCAM00320 *Rhizophagus irregularis*. Гриб является облигатным симбионтом растений, поэтому культура гриба АМ выращена на плектрантусе южном в лаборатории №4

ФГБНУ ВНИИСХМ. Приготовление АМ-инокулянта, условия роста, показатели роста и развития модельной РМС описаны ранее (Yurkov et al., 2025). Инокуляция проведена из расчета не менее 100 везикул АМ-гриба на 1 проросток *M. lupulina*.

Схема эксперимента и условия выращивания растений. Микровегетационный метод обеспечил оптимальные условия для развития АМ и позволил избежать спонтанного заражения ризобиями и другими симбиотическими микроорганизмами. Субстрат для выращивания: почва и песок в соотношении 2:1. Агрохимическая характеристика почвы: дерново-подзолистая суглинистая почва с низким содержанием доступного для питания растений фосфора – 23 мг P_2O_5 /кг, с содержанием калия – 78 мг K_2O /кг (по Кирсанову); содержание органического вещества – 3.6%; pH_{KCl} – 6.4. Семена *M. lupulina* подвергали скарификации в течение 5 мин в концентрированной H_2SO_4 , затем стратифицировали в течение 1 сут. при температуре +5°C и проращивали в течение 2 сут. при температуре +27°C в темноте. Половину растений инокулировали грибом АМ при посадке в сосуды, наполненные 210 г почво-песчаной смеси (по 2 проростка на 1 сосуд). Полив растений проводили через день, исходя из расчета 0.6 полной влагоемкости субстрата. Режим дня/ночи в фитобоксе: 18 ч./6 ч. при 24–26°C, фотосинтетически активная радиация – 150 мкмоль/м²/с. Съем опыта: на 24 сут. после посева в фазу развития 2-го листа и на 48 сут. в фазу цветения. Листья 8 растений собраны для каждого образца, взятого в 4-кратной повторности на 1 вариант. Пробы фиксировали в жидком азоте и хранили при температуре -80°C.

Выделение РНК, секвенирование, биоинформатический и статистический анализ. РНК выделяли из листьев с

использованием реагента RNeasy (MRC, Cincinnati, OH, USA) в соответствии с протоколом производителя. Качество РНК оценивали с использованием системы TapeStation 4150 (Agilent, Santa Clara, CA, USA). Концентрацию РНК измеряли с помощью кубитного флуорометра и набора для анализа кубитной РНК BR (Thermo Fisher Scientific, Waltham, MA, USA). Библиотеки MACE (Massive Analysis of cDNA Ends, массовый анализ концов кДНК) созданы с использованием набора Rapid MACE (GenXPro GmbH, Frankfurt, Germany) в соответствии с протоколом поставщика. Секвенирование MACE-Seq проведено на платформе Illumina HiSeqXTen (San Diego, CA, USA). Обработка полученных последовательностей проведена согласно (Zhernakov et al., 2016; Afonin et al., 2020). Дифференциальный анализ экспрессии генов проводился с использованием пакета DESeq2 в среде R, только гены со скорректированным значением $p_{adj} < 0.01$ считались дифференциально экспрессируемыми при микоризации. Последовательности загружены в базу данных NCBI (биопроект PRJNA873716, пробы SAMN30499749–SAMN30499752). Функциональная аннотация генов проведена двумя методами: 1) по генной онтологии (Alexa et al., 2006) и 2) с использованием онлайн-инструмента Mercator, основанного на классификации по ряду организмов – *Arabidopsis thaliana*, *Chlamydomonas reinhardtii*, *Oryza sativa* и другим видам растений (Lohse et al., 2014).

Результаты и обсуждение

Анализируемая модельная РМС “*M. lupulina* + *R. irregularis*” ранее уже показала существенную симбиотическую эффективность с фазы развития второго листа в расчете по показателям продуктивности надземных частей (Yurkov et al., 2021). Симбиотическая эффективность по массе свежих корней наблюдается с фазы развития третьего листа (Yurkov et al., 2025). При этом люцерна хмелевидная характеризуется активным развитием всех структур АМ: мицелия, арбускул и везикул в условиях низкого уровня доступного фосфора в субстрате. Существенные прибавки показателей продуктивности (выше 50% по сырому весу надземных частей и выше 90% по площади листьев; Yurkov et al., 2021) при микоризации свидетельствуют об адаптации растений с АМ к условиям дефицита фосфорного питания.

По результатам анализа MACE-Seq после выделения групп GO согласно (Alexa et al., 2006) выявлено 44 гена группы защитного ответа на грибную инфекцию GO:0050832 (“defense response to fungus”) и 42 гена группы защитного ответа на бактериальную инфекцию GO:0042742 (“defense response to bacterium”). В группе GO:0050832 18 генов характеризовались негативной регуляцией при микоризации как в фазу развития 2-го листа, так и в фазу цветения, а также 15 генов – негативной регуляцией только в фазу развития 2-го листа и 11 генов – только в фазу цветения. В группе GO:0042742 17 генов характеризовались негативной регуляцией при микоризации как в фазу развития 2-го листа, так и в фазу цветения, а также 17 генов – негативной регуляцией только в фазу развития 2-го листа и 8 генов – только в фазу цветения. Следовательно, в фазу цветения генов с регуляцией при микоризации было на 15% меньше (на 13 генов), чем в

фазу развития второго листа. По результатам аннотации описанных генов по Mercator (Lohse et al., 2014) было отобрано 10 генов группы GO:0050832 и 9 генов группы GO:0042742, играющих активную роль в реакции на внешние раздражители (“External Stimuli Response”; табл. 1). В табл. 1 можно видеть, что в группе ETI (“effector-triggered immunity”) 2 гена, кодирующие белок RPW8 устойчивости к мучнистой росе, вызываемой, например, *Erysiphe pisi* (Yaeger, Stuteville, 2002), в группе PTI (“pattern-triggered immunity”) в листьях люцерны репрессируются гены группы GO:0050832 (“defense response to fungus”; ортологи *Medtr1g021100*, *Medtr1g021110*, *Medtr5g079840* и *Medtr3g067795*) при формировании высокоэффективного симбиоза с *R. irregularis*. Также гены группы GO:0042742 (“defense response to bacterium”; ортологи *Medtr1g063910*, *Medtr8g012960*, *Medtr2g041960*), задействованные в PTI и ETI пути, обладали негативной регуляцией в высокоэффективной системе “*M. lupulina* + *R. irregularis*”. В защитных реакциях против патогенных грибов, включая пути PTI и ETI, важную роль играет салициловая кислота (Fu et al., 2013; Han et al., 2023), которая также является сигнальной молекулой в реакциях системной приобретенной устойчивости (SAR, “Systemic Acquired Resistance”). В эффективной РМС “*M. lupulina* + *R. irregularis*” среди негативно регулируемых генов имеются и 3 гена группы GO:0042742, ортологи *Medtr2g008430*, *Medtr7g111960* и *Medtr7g089800*, принимающие участие в SAR-реакциях (табл. 1). Известно, что ген *WRKY25* (ортолог *Medtr3g031220*), имеющий негативную регуляцию при микоризации в исследуемой РМС, показывает положительную регуляцию по сигнальному пути, опосредованному салициловой кислотой, но при

Таблица 1. Гены групп GO:0050832 и GO:0042742 в листьях растений *Medicago lupulina*, инокулированных *Rhizophagus irregularis*Table 1. Genes of GO:0050832 and GO:0042742 groups in leaves of *Medicago lupulina* plants inoculated with *Rhizophagus irregularis*

Локус Mt4.0 у ортолога <i>M. truncatula</i> Vector Name Mt4.0 locus tag of <i>M. truncatula</i> ortholog	FPM* в листьях растений безМ в фазу “2й лист”, [A] FPM* in leaves of nonAM plants at “2nd leaf” stage, [A]	FPM в листьях растений +АМ в фазу “2й лист”, [B] FPM in leaves of AM plants at “2nd leaf” stage, [B]	FPM в листьях растений безМ в фазу “цветение”, [C] FPM in leaves of nonAM plants at “flowering” stage, [C]	FPM в листьях растений +АМ в фазу “цветение”, [D] FPM in leaves of AM plants at “flowering” stage, [D]	[A]/[B]	[C]/[D]	P_{adj} (2й лист) (2nd leaf)	P_{adj} (цветение) (flowering)	Описание (возможная функция белка; согласно Alexa et al., 2006) Description (putative protein function; according to Alexa et al., 2006)	Функциональная аннотация по Mercator в группе реакций на внешние раздражители согласно (Lohse et al., 2014) Functional annotation by Mercator in the group of External Stimuli Response according to (Lohse et al., 2014)
<i>Medtr1g021100</i>	205.3	64	275.3	104.8	3.2	2.6	1.00E-07	9.48E-15	белок устойчивости к мучнистой росе, RPW8 (GO:0050832, защитный отклик на гриб)	патоген.сеть иммунитета, запускаемая эффекторами.TNL-опосредованный иммунитет, запускаемый эффекторами.
<i>Medtr1g021110</i>	130.8	42.8	171	65.5	3.1	2.6	1.30E-05	3.95E-09	powdery mildew resistance protein, RPW8 (GO:0050832, defense response to fungus)	регуляторный белок ADR pathogen.effector-triggered immunity (ETI) network.TNL-mediated effector-triggered immunity.regulatory protein (ADR)
<i>Medtr2g029800</i>	855	230.7	1056.1	135.3	3.7	7.8	2.67E-17	1.14E-96	пероксидаза, удаление H ₂ O ₂ , окисление токсичных восстановителей, биосинтез и деградация лигнина, реакция на атаку патогенов (GO:0050832)	патоген.защитные механизмы (не аннотирован до семейства) pathogen.defense mechanisms? (not assigned,annotated)
<i>Medtr2g029850</i>	2906	1134.8	2162.8	1013.6	2.6	2.1	2.64E-13	6.52E-22	peroxidase, removal of H ₂ O ₂ , oxidation of toxic reductants, biosynthesis and degradation of lignin, response pathogen attack (GO:0050832)	
<i>Medtr2g029820</i>	447.2	203.3	350.7	157	2.2	2.2	0.00214	3.80E-06		
<i>Medtr2g029830</i>	266.8	114.5	133.1	66.4	2.3	2.0	0.0009	6.38E-05		
<i>Medtr2g029860</i>	280.5	185.5	251.5	158.4	-	1.6	> 0.01	0.00477		патоген.защитные механизмы. иммунитет растений, зависящий от WRKY.фактор транскрипции WRKY pathogen.defense mechanisms.WRKY-dependent plant immunity.transcription factor (WRKY)
<i>Medtr3g031220</i>	71	12.8	71.3	30.5	5.6	2.3	6.18E-08	0.0004	транскрипционный фактор WRKY25 (GO:0050832) WRKY25 transcription factor (GO:0050832)	

Локус Mt4.0 у ортолога <i>M. truncatula</i> Vector Name Mt4.0 locus tag of <i>M. truncatula</i> ortholog	FPM* в листьях растений безМ в фазу “2й лист”, [A] FPM* in leaves of nonAM plants at “2nd leaf” stage, [A]	FPM в листьях растений +АМ в фазу “2й лист”, [B] FPM in leaves of AM plants at “2nd leaf” stage, [B]	FPM в листьях растений безМ в фазу “цветение”, [C] FPM in leaves of nonAM plants at “flowering” stage, [C]	FPM в листьях растений +АМ в фазу “цветение”, [D] FPM in leaves of AM plants at “flowering” stage, [D]	[A]/[B]	[C]/[D]	P_{adj} (2й лист) (2nd leaf)	P_{adj} (цветение) (flowering)	Описание (возможная функция белка; согласно Alexa et al., 2006) Description (putative protein function; according to Alexa et al., 2006)	Функциональная аннотация по Mercator в группе реакций на внешние раздражители согласно (Lohse et al., 2014) Functional annotation by Mercator in the group of External Stimuli Response according to (Lohse et al., 2014)
<i>Medtr5g079840</i>	126.5	25	95.8	54.5	5.1	-	6.38E-10	> 0.01	протеинкиназа BIK1 семейства RLK-Pelle-RLCK-VIIa-2 (GO:0050832)	патоген.сеть иммунитета, запускаемая паттернами.комплекс флагеллиновых рецепторов FLS2-BAK1 динамически ассоциированная протеинкиназа BIK1
<i>Medtr3g067795</i>	53	15.5	57.3	34	3.4	-	0.00132	> 0.01	BIK1 protein kinase, RLK-Pelle-RLCK-VIIa-2 family (GO:0050832)	pathogen.pattern-triggered immunity (PTI) network.FLS2-BAK1 flagellin receptor complex.dynamically associated protein kinase (BIK1)
<i>Medtr2g008430</i>	107.3	39.8	107	57.5	2.7	1.9	1.46E-08	9.48E-15	LL-диаминопимелатамино-трансфераза ALD1 класса I и II (GO:0042742, защитный ответ на бактерию) Aminotransferase class I and II (GO:0042742, defense response to bacterium)	патоген.защитные механизмы. системная приобретенная устойчивость.метаболизм липолиевой кислоты.аминотрансфераза ALD1
<i>Medtr1g090520</i>	26	0.8	24.1	4.3	34.7	5.7	1.99E-05	0.0001	рецепторподобная киназа LRR (GO:0042742) LRR receptor-like kinase (GO:0042742)	повреждение.Пер-активирующая пептидная рецепторная киназа damage.Pep-elicitor peptide receptor kinase (PEPR)
<i>Medtr7g111960</i>	30	4.8	39.3	9.5	6.3	4.1	0.00018	5.51E-05	кальмодулин-связывающий белок 60 (GO:0042742)	патоген.защитные механизмы. системная приобретенная устойчивость.регуляторный белок CBP60/SARD
<i>Medtr8g104490</i>	159.5	17.3	80	73.8	9.2	-	2.07E-17	> 0.01	calmodulin-binding protein 60 (GO:0042742)	pathogen.defense mechanisms.systemic acquired resistance (SAR).regulatory protein (CBP60/SARD)
<i>Medtr8g104510</i>	60.8	4.8	23.3	23.5	12.8	-	2.29E-11	> 0.01		
<i>Medtr1g063910</i>	45.5	13.8	75.3	18	3.3	4.2	0.00566	4.11E-10	рецепторподобная протеинкиназа (GO:0042742) receptor-like protein kinase (GO:0042742)	патоген.система иммунитета, запускаемая паттернами.реакция бактериальных возбудителей. протеинкиназа PCRK pathogen.pattern-triggered immunity (PTI) network.bacterial elicitor response. protein kinase (PCRK)

Продолжение таблицы 1 // Table 1 continued

Локус Mt4.0 у ортолога <i>M. truncatula</i> Vector Name Mt4.0 locus tag of <i>M. truncatula</i> ortholog	FPM* в листьях растений безМ в фазу “2й лист”, [A] FPM* in leaves of nonAM plants at “2nd leaf” stage, [A]	FPM в листьях растений +АМ в фазу “2й лист”, [B] FPM in leaves of AM plants at “2nd leaf” stage, [B]	FPM в листьях растений безМ в фазу “цветение”, [C] FPM in leaves of nonAM plants at “flowering” stage, [C]	FPM в листьях растений +АМ в фазу “цветение”, [D] FPM in leaves of AM plants at “flowering” stage, [D]	[A]/[B]	[C]/[D]	p_{adj} (2й лист) (2nd leaf)	p_{adj} (цветение) (flowering)	Описание (возможная функция белка; согласно Alexa et al., 2006) Description (putative protein function; according to Alexa et al., 2006)	Функциональная аннотация по Mercator в группе реакций на внешние раздражители согласно (Lohse et al., 2014) Functional annotation by Mercator in the group of External Stimuli Response according to (Lohse et al., 2014)
<i>Medtr8g012960</i>	194.5	64.3	175	142	3	-	1.28E-05	> 0.01	RPM1-взаимодействующий белок (GO:0042742) RPM1-interacting protein (GO:0042742)	патоген.сеть иммунитета, запускаемая эффекторами.иммунная сигнализация RIN4-RPM1.регуляторный фактор RIN4, защищенный активностью RPM1/RPS2 pathogen.effector-triggered immunity (ETI) network.RIN4-RPM1 immune signalling.regulatory factor (RIN4) guarded by RPM1/RPS2 activities
<i>Medtr2g041960</i>	14	3.8	16.3	2.8	-	5.9	> 0.01	0.00104	серин/треонин-протеинкиназа (GO:0042742) serine/threonine-protein kinase (GO:0042742)	патоген.сеть иммунитета, запускаемая эффекторами.иммунная сигнализация RIN4-RPM1.протеинкиназа RIPK, нацеленная на RIN4 pathogen.effector-triggered immunity (ETI) network.RIN4-RPM1 immune signalling.protein kinase (RIPK) targeted to RIN4
<i>Medtr7g089800</i>	172.3	81	156.5	92	-	1.7	> 0.01	0.00467	фактор транскрипции лейциновой молнии (GO:0042742) leucine zipper transcription factor (GO:0042742)	патоген.защитные механизмы. системная приобретенная устойчивость.NPR1-интерактивный фактор транскрипции TGA pathogen.defense mechanisms.systemic acquired resistance (SAR).NPR1-interactive transcription factor (TGA)

Примечание: FPM* – фрагментов на млн (“fragments per million”), “-” – нет данных. Значения $p_{adj} > 0.01$ указывают на отсутствие достоверных различий.

Note: FPM* – fragments per million, “-” – no data. $p_{adj} > 0.01$ indicate there are no significant differences.

сверхэкспрессии *WRKY25* наблюдали активный рост патогена *Pseudomonas syringae* на *Arabidopsis thaliana* (Zheng et al., 2007). В настоящем исследовании впервые показана негативная регуляция 5 генов, кодирующих пероксидазы (ортологи *Medtr2g029800*, *Medtr2g029850*, *Medtr2g029820*, *Medtr2g029830*, *Medtr2g029860*).

Таким образом, можно предположить, что у растений люцерны в отсутствии патогенов при наличии АМ подавлены механизмы инициации иммунной защиты против патогенов. Возможные причины негативной регуляции генов при микоризации могут заключаться в том, что:

1) часто исследуют развитие неэффективной или слабоэффективной АМ в различных РМС, таких как: “*Stevia rebaudiana* + *R. irregularis*”, “*Pisum sativum* + *R. irregularis*”, “*Salvia miltiorrhiza* + *Glomus versiforme*”, “*M. truncatula* + *R. irregularis*”, “*Solanum lycopersicum* + *R. irregularis*” (цит. по Yurkov et al., 2025);

2) отклик на патогены может быть разным в зависимости от специфичности симбиозов. АМ-симбиоз является слабоспецифичным, 1 вид гриба может образовать АМ со множеством видов растений и обладать значительной симбиотической эффективностью в отличие от видоспецифичного бобово-ризобияльного симбиоза (Duan et al., 2024);

3) в условиях отсутствия действия патогенов на растении защитные реакции при микоризации могут включать иные каскады генов и/или экспрессия представленных генов групп GO:0050832 и GO:0042742 существенно меняется.

Все вместе свидетельствует о необходимости более детального изучения путей формирования иммунитета в условиях микоризации в эффективной АМ-симбиосистеме с проведением инокуляции грибами и бактериями – возбудителями заболеваний растения.

Вывод. Можно полагать, что при развитии высокоэффективного симбиоза растения *M. lupulina* с грибом АМ *R. irregularis* в условиях низкого уровня доступного фосфора в субстрате выявлен феномен снижения в листьях экспрессии генов, вовлеченных в защитную систему растения-хозяина, включая подавление экспрессии генов устойчивости к некоторым патогенам – гена устойчивости к мучнистой росе, генов, задействованных в РТИ и ЕТИ пути, в SAR-реакции, что может указывать на развитие неспецифического ответа растения-хозяина на развитие эффективного гриба АМ. Следующим наиболее перспективным направлением работы представляется оценка влияния микоризации на экспрессию генов устойчивости к мучнистой росе в условиях заражения патогеном, таким как *E. pisi*.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке РФФИ №22-16-00064-П.

Исследование проведено с использованием оборудования Центра коллективного пользования научным оборудованием «Геномные технологии, протеомика и клеточная биология» ФГБНУ ВНИИСХМ.

Библиографический список (References)

- Afonin AM, Leppyanen IV, Kulaeva OA, Shtark OY et al (2020) A high coverage reference transcriptome assembly of pea (*Pisum sativum* L.) mycorrhizal roots. *Vavilovskii Zhurnal Genet Sel.* 24:331–339. <https://doi.org/10.18699/VJ20.625>
- Alexa A, Rahnenführer J, Lengauer T (2006) Improved scoring of functional groups from gene expression data by decorrelating GO graph structure. *Bioinformatics* 22:1600–1607. <https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btl140>
- Duan H-X, Luo CL, Wang X, Cheng Y-S et al (2024) Responses of legumes to rhizobia and arbuscular mycorrhizal fungi: a global meta-analysis. *Agronomy* 14(11):2597. <https://doi.org/10.3390/agronomy14112597>
- Fu ZQ, Dong X (2013) Systemic acquired resistance: turning local infection into global defense. *Annu Rev Plant Biol* 64(1):839. <https://doi.org/10.1146/annurev-arplant-042811-105606>
- Han S, Na L, Rongchao Z, Xiuqin H et al (2023) Study on signal transmission mechanism of arbuscular mycorrhizal hyphal network against root rot of *Salvia miltiorrhiza*. *Sci Rep* 13(1):16936. <https://doi.org/10.1038/s41598-023-43278-5>
- Kaur S, Suseela V (2020) Unraveling arbuscular mycorrhiza-induced changes in plant primary and secondary metabolome. *Metabolites* 10(8):335. <https://doi.org/10.3390/metabo10080335>
- Kloppholz S, Kuhn H, Requena N (2011) A Secreted fungal effector of *Glomus intraradices* promotes symbiotic biotrophy. *Current Biol* 21(14):1204–1209. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2011.06.044>
- Lohse M, Nagel A, Herter T, May P et al (2014) Mercator: A fast and simple web server for genome scale functional annotation of plant sequence data. *Plant Cell Environ* 37:1250–1258. <https://doi.org/10.1111/pce.12231>
- Martin FM, van der Heijden MGA (2024) The mycorrhizal symbiosis: research frontiers in genomics, ecology, and agricultural application. *New Phytol* 242:1486–1506. <https://doi.org/10.1111/nph.19541>
- Marwanto M, Bustamam H, Handajaningsih M, Anggraini S (2024) Co-application of arbuscular mycorrhizae via seed coating and phosphorus fertilizer for enhancing growth, yield, and nutrient uptake in ultisols for maize. *TERRA: Journal of Land Restoration* 7:8–13. <https://doi.org/10.31186/terra.7.1.8-13>
- Pozo MJ, Azcón-Aguilar C (2007) Unraveling mycorrhiza-induced resistance. *Curr Opin Plant Biol* 10(4):393–398. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2007.05.004>
- Umer M, Anwar N, Mubeen M, Li Y et al (2025) Roles of arbuscular mycorrhizal fungi in plant growth and disease management for sustainable agriculture. *Front Microbiol* 16:1616273. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2025.1616273>
- Wang H-R, Zhao X-Y, Zhang J-M, Lu C et al (2022) Arbuscular mycorrhizal fungus regulates cadmium accumulation, migration, transport, and tolerance in *Medicago sativa*. *J Hazard Mater* 435:129077. <https://doi.org/10.1016/j.jhazmat.2022.129077>
- Xavier LJC, Boyetchko SM (2003) Arbuscular mycorrhizal fungi in plant disease control. In: Arora DK (ed). *Fungal biotechnology in agricultural, food, and environmental*

- applications. New York: Dekker. 183–194. <https://doi.org/10.1201/9780203913369.ch16>
- Yaeger JR, Stuteville DL (2002) Reactions of accessions in the annual *Medicago* core germ plasm collection to *Erysiphe pisi*. *Plant Dis* 86:312–315. <https://doi.org/10.1094/PDIS.2002.86.3.312>
- Yurkov A, Puzanskiy R, Avdeeva G, Jacobi L et al (2021) Mycorrhiza-induced alterations in metabolome of *Medicago lupulina* leaves during symbiosis development. *Plants* 10(11):2506. <https://doi.org/10.3390/plants10112506>
- Yurkov AP, Puzanskiy RK, Kryukov AA, Kudriashova TR et al (2025) The effect of arbuscular mycorrhizal fungus and phosphorus treatment on root metabolome of *Medicago lupulina* during key stages of development. *Plants* 14:2685. <https://doi.org/10.3390/plants14172685>
- Zheng Z, Mosher SL, Fan B, Klessig DF et al (2007) Functional analysis of *Arabidopsis* WRKY25 transcription factor in plant defense against *Pseudomonas syringae*. *BMC Plant Biol* 7:2. <https://doi.org/10.1186/1471-2229-7-2>
- Zhernakov A, Rotter B, Winter P, Borisov A et al (2016) Massive Analysis of cDNA Ends (MACE) for transcript-based marker design in pea (*Pisum sativum* L.). *Genom Data* 11:75–76. <https://doi.org/10.1016/j.gdata.2016.12.004>

Plant Protection News, 2025, 108(4), p. 287–293

OECD+WoS: 2.08+DB (Biotechnology & Applied Microbiology); 4.01+AM (Agronomy)

<https://doi.org/10.31993/2308-6459-2025-108-4-17478>

Short communication

SUPPRESSION OF DEFENSE RESPONSE GENES IN THE BLACK MEDIC TO INFECTIONS UNDER CONDITIONS OF EFFECTIVE SYMBIOSIS WITH ARBUSCULAR MYCORRHIZAL FUNGUS *RHIZOPHAGUS IRREGULARIS*

A.P. Yurkov^{*1}, A.A. Kryukov¹, T.R. Kudriashova¹, A.I. Belyaeva¹, M.F. Shishova²

¹All-Russia Research Institute for Agricultural Microbiology, St. Petersburg, Russia

²Saint Petersburg State University, St. Petersburg, Russia

*corresponding author, e-mail: ap.yurkov@arriam.ru

The mycorrhization effect was analyzed concerning gene expression including GO:0050832 (defense reaction to fungal infection) and GO:0042742 (defence reaction to bacterial infection) groups of gene ontology under conditions of effective symbiosis in the model system “*Medicago lupulina* + *Rhizophagus irregularis*”. Massive Analysis of cDNA Ends (MACE-Seq) was applied. Under conditions of low phosphorus level, the 44 and 42 genes from defense response to the fungal and bacterial infections, respectively, were downregulated in *M. lupulina* leaves at the stage of 2nd leaf development and flowering. Significantly lower expression levels of genes (orthologs *Medtr1g021100*, *Medtr1g021110*) encoding powdery mildew resistance protein RPW8 were shown during mycorrhization by the fungus *R. irregularis* in both the vegetative and reproductive stages of development of the plant. The role of the arbuscular mycorrhiza fungus in the formation of a nonspecific reaction to pathogenic microorganisms during the development of effective symbiosis is discussed.

Keywords: *Medicago lupulina*, mycorrhizal symbiosis, arbuscular mycorrhiza, powdery mildew

Submitted: 01.10.2025

Accepted: 28.11.2025