

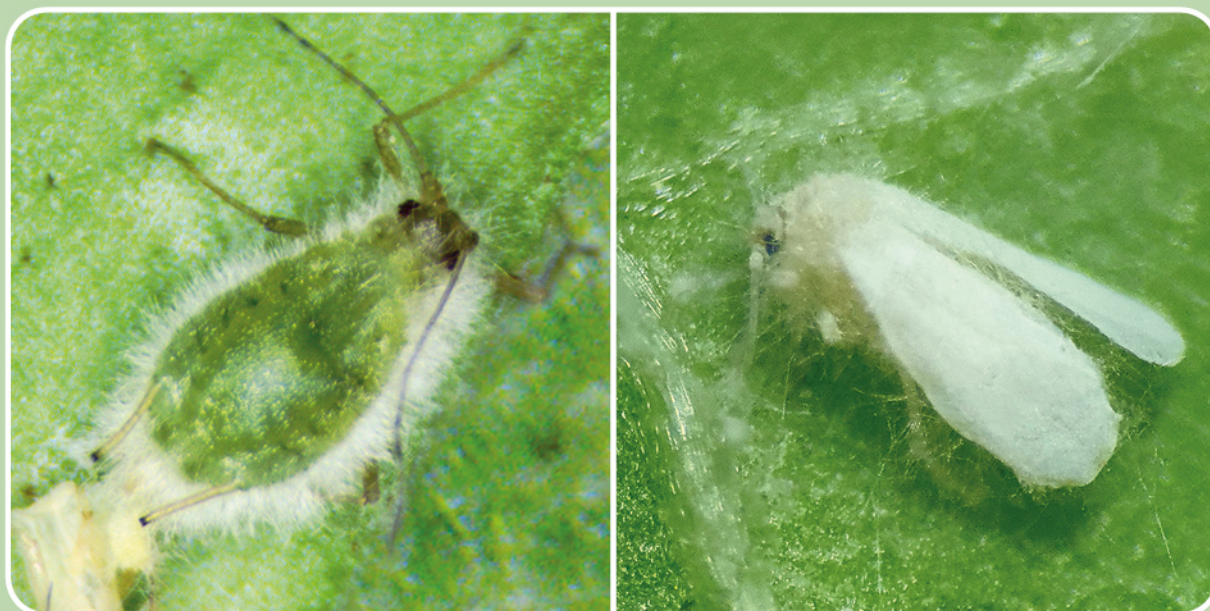


ISSN 1727-1320 (Print),
ISSN 2308-6459 (Online)

В Е С Т Н И К ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ

PLANT PROTECTION NEWS

2026 TOM 109 ВЫПУСК 1
 VOLUME ISSUE



Санкт-Петербург
St. Petersburg, Russia

Для оформления обложки использованы фотографии *Myzus persicae* и *Trialeurodes vaporariorum* при заражении изолятами *Lecanicillium*-подобных грибов. Из статьи М.А. Черепановой, Г.В. Митиной, А.А. Чоглоковой (стр. 49–62) [ориг.]

The cover design includes the photos of *Myzus persicae* and *Trialeurodes vaporariorum* infected with isolates of *Lecanicillium-like* fungi. From the article by M.A. Cherepanova, G.V. Mitina, A.A. Chogloкова (p. 49–62) [orig.]

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение
“Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений”
(ФГБНУ ВИЗР)

All-Russian Institute of Plant Protection

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

В Е С Т Н И К

ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ

PLANT PROTECTION NEWS

2026 ТОМ
VOLUME **109** ВЫПУСК
ISSUE **1**

Санкт-Петербург
St. Petersburg, Russia
2026

ВЕСТНИК ЗАЩИТЫ РАСТЕНИЙ

Научно-теоретический рецензируемый журнал

Основан в 1939 г.

Издание возобновлено в 1999 г.

Учредитель: Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений (ВИЗР)

Зарегистрирован в ГК РФ по печати № 017839 от 03 июля 1998 г.

Главный редактор: В.А. Павлюшин

Зам. гл. редактора: И.А. Белоусов, Ю.С. Токарев

Ответственный секретарь: А.Г. Конончук

Технический секретарь: С.Г. Удалов

Редактор англоязычных текстов: Токарев Ю.С.

Журнал «Вестник защиты растений» (ISSN: 1727-1320) включен в «Перечень изданий ВАК РФ» по следующим научным специальностям и отраслям науки:

1.5.14 – Энтомология (биологические науки),

1.5.18 – Микология (биологические и сельскохозяйственные науки),

4.1.1 – Общее земледелие. Растениеводство (биологические и сельскохозяйственные науки),

4.1.2 – Селекция, семеноводство и биотехнология растений (биологические и сельскохозяйственные науки),

4.1.3 – Агрохимия, агропочвоведение, защита и карантин растений (биологические и сельскохозяйственные науки)

Индексируется в RSCI & Scopus, входит в «Белый Список» –

Единый государственный перечень научных изданий

РЕДАКЦИОННАЯ КОЛЛЕГИЯ

Афанасенко О.С., дбн, академик РАН, ВИЗР

Белоусов И.А., кбн, ВИЗР

Белякова Н.А., кбн, ВИЗР

Власов Д.Ю., дбн, СПбГУ

Ганнибал Ф.Б., кбн, ВИЗР

Гричанов И.Я., дбн, ВИЗР

Дзянь Синьфу, профессор, КНР

Долженко В.И., дсхн, академик РАН, ВИЗР

Егоров Е.А., дэн, академик РАН, СКФНЦСив

Игнатов А.Н., дбн, РУДН

Косман Е., профессор, Израиль

Каракотов С.Д., дхн, академик РАН,

ЗАО «Щелково Агрохим»

Краснов Ч., PhD, Израиль

Кюссон М., PhD, Канада

Лаврищев А.В., дсхн, СПбГАУ

Лаптиева А.Б., дбн, ООО «ИЦЗР»

Лунева Н.Н., дбн, ВИЗР

Лысов А.К., ктн, ВИЗР

Мавроди Д., профессор, США

Мехрабади М., PhD, Иран

Намятова А.А., кбн, ЗИН

Новикова И.И., дбн, ВИЗР

Павлюшин В.А., дбн, академик РАН, ВИЗР

Радченко Е.Е., дбн, ВИР

Савченко И.В., дбн, академик РАН, ВИЛАР

Санин С.С., дбн, академик РАН, ВНИИФ

Сидельников Н.И., дсхн, академик РАН, ВИЛАР

Синев С.Ю., дбн, ЗИН

Соколова Ю.Я., дбн, США

Сорока С.В., дсхн, профессор, Белоруссия

Сухорученко Г.И., дсхн, ВИЗР

Ули-Маттила Т., профессор, Финляндия

Токарев Ю.С., дбн, ВИЗР

Упадышев М.Т., дбн, член-корреспондент РАН,

РГАУ-МСХА

Фролов А.Н., дбн, ВИЗР

Хлесткина Е.К., дбн, ВИР

Шамшев И.В., кбн, ЗИН

Шпанев А.М., дбн, АФИ

Ответственные редакторы выпуска:

Афанасенко О.С., Ганнибал Ф.Б., Токарев Ю.С.

Россия, 196608, Санкт-Петербург – Пушкин, шоссе Подбельского, 3, ВИЗР

Email: vestnik@vizr.spb.ru

<https://plantprotect.ru>



Содержимое данного выпуска распространяется на условиях Creative Commons Attribution License 4.0 (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

СОДЕРЖАНИЕ / CONTENT

Полнотекстовые обзоры / Full-text reviews**Генетическая защита пшеницы от листостебельных болезней в Поволжье****– проблемы и перспективы****О.А. Баранова, Н.В. Мироненко, Э.А. Конькова**

Genetic protection of wheat from leaf and stem diseases in the Volga region – problems and prospects

O.A. Baranova, N.V. Mironenko, E.A. Konkova 5

Genetic potential of wild tomato relatives for resistance breeding in *Solanum lycopersicum***A.V. Vishnyakova, A.Z. Martirosyan, S.G. Monakhos**Генетический потенциал диких родственников томата в селекции на устойчивость *Solanum lycopersicum*

A.B. Вишнякова, А.З. Мартиросян, С.Г. Монахос 29

Полнотекстовые статьи / Full-text articles**Эндофитная колонизация растений грибом *Akanthomyces muscarius* и ее влияние на персиковую тлю *Myzus persicae*****Г.В. Митина, А.А. Чоглокова, М.А. Черепанова**Endophytic colonization of plants by the fungus *Akanthomyces muscarius* and its effect on the peach aphid *Myzus persicae*

G.V. Mitina, A.A. Chogloкова, M.A. Cherepanova 41

Молекулярно-генетический анализ и изучение патогенных свойств новых природных изолятов *Lecanicillium*-подобных грибов (Ascomycota: Hypocreales)**М.А. Черепанова, Г.В. Митина, А.А. Чоглокова**Molecular genetic analysis of new natural isolates of *Lecanicillium*-like fungi and study of their pathogenic properties

M.A. Cherepanova, G.V. Mitina, A.A. Chogloкова 49

Токсичность неоникотиноидов в отношении фитосейдных клещей (Mesostigmata, Phytoseiidae)**О.В. Бабкина, Г.И. Сухорученко, Г.П. Иванова, Е.Г. Козлова, Н.А. Белякова**

Toxicity of neonicotinoids to phytoseiid mites (Mesostigmata, Phytoseiidae)

O.V. Babkina, G.I. Sukhoruchenko, G.P. Ivanova, E.G. Kozlova, N.A. Belyakova. 63

Генотипирование сортов земляники садовой по локусам устойчивости к антракнозу, вызываемому *Colletotrichum* spp.**А.С. Лыжин, И.В. Лукьянчук**Genotyping of strawberry varieties for loci of resistance to anthracnose (*Colletotrichum* spp.)

A.S. Lyzhin, I.V. Lukyyanchuk 71

Evaluation of a hyperspectral imaging data processing pipeline for early rust disease diagnosis in grain crops applied to wheat, rye, and barley phenotyping**D.V. Kuznetsova, O.A. Baranova, D.A. Emelyanov, D.Yu. Eremenko,****A.A. Fedotov, A.B. Terentev**

Оценка применимости конвейера обработки гиперспектральных данных, разработанного для ранней диагностики ржавчинных заболеваний зерновых, для фенотипирования пшеницы, ржи и ячменя

Д.В. Кузнецова, О.А. Баранова, Д.А. Емельянов, Д.Ю. Еременко, А.А. Федотов, А.Б. Терентьев 78

Infection and long-term cultivation of the microsporidium *Nosema bombycis* in Sf9 insect cell culture

I.V. Senderskiy, V.V. Dolgikh, D.A. Ismatullaeva, B.A. Mirzakhodjaev

Заражение и длительное культивирование микроспоридии *Nosema bombycis* в Sf9 культуре клеток насекомых

И.В. Сендерский, В.В. Долгих, Д.А. Исматуллаева, Б.А. Мирзаходжаев 89

Monitoring of the citrus greening disease (Huanglongbing) in relation to environmental factors in Pakistan

S. Bashir, M. Mubeen, Y. Iftikhar, M.A. Zeshan, H. Safdar, M.A. Shabbir, U. Shahzad, A. Sajid

Мониторинг позеленения цитрусовых с учётом влияния факторов окружающей среды в Пакистане

С. Башир, М. Мубин, Я. Ифтихар, М.А. Зешан, Х. Сафдар, М.А. Шаббир, У. Шахзад, А. Саджид 98

Краткие сообщения / Short Communications

Сведения о распространении полиграфа уссурийского *Polygraphus proximus* в насаждениях Свердловской области, по результатам обследований 2025 года

В.И. Пономарев, Т.В. Корлыханова, О.Е. Сушенцов, А.М. Мамытов

Information on the distribution of the four-eyed fir bark beetle *Polygraphus proximus* in the plantings of the Sverdlovsk region, based on the results of surveys in 2025

V.I. Ponomarev, T.V. Korlykhanova, O.E. Sushentsov, A.M. Mamytov 104

Хроника / Chronicle

Мы память об Учителе храним!

We keep the memory of the Teacher! 110

ГЕНЕТИЧЕСКАЯ ЗАЩИТА ПШЕНИЦЫ ОТ ЛИСТОСТЕБЕЛЬНЫХ БОЛЕЗНЕЙ В ПОВОЛЖЬЕ – ПРОБЛЕМЫ И ПЕРСПЕКТИВЫ

О.А. Баранова^{1*}, Н.В. МIRONENKO¹, Э.А. Конькова²

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

²Федеральный аграрный научный центр Юго-Востока, Саратов

*ответственный за переписку, e-mail: baranova_oa@mail.ru

В условиях меняющегося климата и появления новых вирулентных патотипов патогенов, опережающая селекция на устойчивость имеет первостепенное значение. Она основана как на изучении патогена по признаку вирулентности, отслеживании новых патотипов, путей миграции, определении эффективных генов устойчивости, так и на анализе устойчивости сортов и линий, идентификации известных генов устойчивости, поиске новых генов и введении эффективных генов устойчивости в адаптированную зародышевую плазму. Пшеница (*Triticum* spp.) является одной из наиболее важных для человека зерновых культур. В России основными зернопроизводящими регионами является Западная Сибирь, Краснодарский край и, конечно, Поволжье. В Поволжье к наиболее экономически значимым болезням пшеницы, способным вызывать существенные потери урожая, относят стеблевую (возбудитель *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*) и бурую (*P. triticea*) ржавчину, мучнистую росу (*Blumeria graminis* f. sp. *tritici*) и желтую пятнистость (*Pyrenophora tritici-repentis*). В настоящем обзоре систематизированы современные данные о вредоносности этих патогенов, особенностях их биологии и факторах патогенности. Особое внимание уделено анализу мировых и российских исследований популяционной структуры фитопатогенов на основе вирулентности и ДНК-маркеров. Приведены данные по расовому составу повожских популяций грибов, эффективным *R*-генам, устойчивости сортов пшеницы, допущенных к возделыванию на территории Поволжья. Обобщены сведения по генетике устойчивости мягкой пшеницы к рассматриваемым заболеваниям, дано описание известных генов устойчивости и их источников. Рассмотрены проблемы и перспективы использования этих генов в селекционных программах для создания устойчивых сортов.

Ключевые слова: стеблевая ржавчина, бурая ржавчина, желтая пятнистость, мучнистая роса, расы, гены устойчивости, источники устойчивости, селекция устойчивых сортов

Поступила в редакцию: 15.09.2025

Принята к печати: 08.12.2025

Введение

Пшеница (*Triticum* spp.) – одна из основных зерновых культур в мире. Она возделывается на всех континентах кроме Антарктиды. По данным ФАО (<https://openknowledge.fao.org/server/api/core/bitstreams/82c6db80-df51-4f39-ab95-1f77e2191b6e/content>) в 2023 г. мировое производство пшеницы достигло 777 миллионов тонн. В связи с увеличением роста населения планеты необходимость в повышении урожайности сортов и интенсивном использовании пахотных земель только возрастает (Frona et al., 2019).

Поволжье включает 16 областей и республик и относится к основным зернопроизводящим регионам России. Если раньше в Среднем и Верхнем Поволжье возделывали в основном яровую мягкую пшеницу, то в последнее время расширяются посевные площади под озимой пшеницей, кроме того, в регионе возделывают твердую пшеницу. Значительному снижению урожая зерна способствуют листовые и стеблевые болезни пшеницы, вызываемые грибными патогенами – возбудителями стеблевой и бурой ржавчины, желтой пятнистости, и мучнистой росы. В ходе экспедиций, проведенных нами в разных зонах Поволжья, в 2022–2023 гг. и 2025 г., было показано высокое распространение

и развитие этих заболеваний (рис. 1).

Стратегия опережающей селекции сельскохозяйственных культур, и пшеницы в том числе, на устойчивость к фитопатогенам базируется на нескольких фундаментальных принципах.

1. Фитопатологический мониторинг, который включает анализ распространения болезни не только в целевом ареале возделывания культуры, но и на сопредельных территориях для прогнозирования возможных угроз.

2. Постоянный анализ популяций патогенов по признаку вирулентности, направленный на выявление новых патотипов (рас), способных преодолевать существующие генетические барьеры устойчивости сортов. Своевременная идентификация таких патотипов позволяет оперативно определять эффективные к ним гены устойчивости.

3. Молекулярно-генетический скрининг возделываемых в регионе сортов для установления спектра используемых генов устойчивости и их комбинаций.

4. Поиск и внедрение эффективных генов устойчивости и их комбинаций в продуктивные, адаптированные к агроклиматическим условиям местные сорта (McIntosh, 1992; McIntosh, Brown, 1997).



Рисунок 1. Стеблевая (А) и бурая ржавчина (В), желтая пятнистость (С) и мучнистая роса пшеницы (D) на производственных посевах в Поволжье

Figure 1. Stem rust (A), leaf rust (B), tan spot (C) and powdery mildew (D) on production wheat crops in the Volga region

Листостебельные болезни пшеницы.

Биология и вирулентность возбудителей, гены устойчивости растения-хозяина

Стеблевая ржавчина

Стеблевая ржавчина вызывается биотрофным базидиальным грибом *Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici* Eriks. & Henn. Признаки болезни в виде урединиопустул проявляются на стеблях, листовых влагалищах, иногда на листьях, осях и колосковых чешуях. При сильном поражении пустулы сливаются между собой, вызывают разрывы эпидермиса, что может привести к полеганию растения-хозяина. Урединиоспоры *P. graminis* f. sp. *tritici* (споры бесполого размножения) эллиптической формы и имеют характерную кирпично-красную либо бурую окраску.

Под действием гриба происходит усиление транспирации и нарушение водного баланса, сильное заражение стеблей прерывает поток питательных веществ к развивающимся колосьям, что приводит к сморщиванию зерна (Leonard, Szabo, 2005). Потери урожая при поражении восприимчивых сортов могут составлять от 50 до 100% (Ashagre, 2022). Посевы пшеницы, выглядящие здоровыми за 3 недели до сбора урожая, могут быть уничтожены сильным развитием патогена, если достаточное количество инокулюма прилетит с воздушными массами с зараженных сортов (Leonard, Szabo, 2005). Возникновение в Уганде в 1999 году новой расы патогена — Ug99 (TTKSK) (Pretorius, 2000) вызвало критический пересмотр глобальной системы защиты пшеницы от стеблевой ржавчины. Ключевая особенность данного патотипа — способность инфицировать сорта, несущие широко распространенный в мировых сортах пшеницы и до того момента высокоэффективный ген устойчивости *Sr31*, локализованный в ржаной транслокации 1RS.1BL, несущей комплекс генов устойчивости к ржавчинным заболеваниям и мучнистой росе. Быстрое эволюционирование Ug99 (TTKSK) привело к тому, что к 2020 году было зафиксировано существование уже 15 различных биотипов в рамках данной расы, что создает постоянную угрозу для продовольственной безопасности и усложняет селекционные программы (источник: https://rusttracker.cimmyt.org/?page_id=22).

Эта высоковредоносная раса возбудителя стеблевой ржавчины, начав свое движение из Восточной Африки, охватила весь Африканский континент и страны Ближнего Востока. Вероятен занос урединиоспор гриба с воздушными массами на территорию Российской Федерации. С появлением Угандийской расы гриба для противодействия

ржавчинным заболеваниям и повышения урожайности пшеницы была учреждена Глобальная программа по ржавчине пшеницы WRDGP (Wheat Rust Disease Global Program). Она объединяет усилия стран — членов FAO (Food and Agriculture Organization) и экспертов Глобальной инициативы Борлоуга по ржавчине (BGRI – Borlaug Global Rust Initiative) (<https://www.fao.org/agriculture/crops/thematic-sitemap/theme/pests/wrdgp/en/>).

С другой стороны, на Евразийском континенте распространились расы *P. graminis* f. sp. *tritici*, такие как ТККТР, ТКТТФ, ТТТТФ, не относящиеся к биотипам Ug99, авирулентные к сортам, защищенным *Sr31*, однако вызывающие сильнейшее поражение восприимчивых сортов. Раса ТККТР вирулентна к линиям с генами *Sr24*, *SrTmp* и *Sr1RSAmigo* (Olivera et al., 2017), а раса ТКТТФ в 2014 г. вызвала сильнейшую эпифитотию в Эфиопии (Olivera et al., 2015) и позднее была обнаружена в странах Ближнего Востока и Европы, в том числе в Великобритании (Lewis et al., 2018). Раса возбудителя стеблевой ржавчины ТТТТФ вызвала поражение нескольких тысяч гектаров твердой пшеницы в Сицилии в 2016 и распространилась по Евразийскому континенту, причем было показано, что изоляты расы ТТТТФ 2016 года из Западной Сибири имеют местное происхождение (Patpour et al., 2022). В ходе наших исследований также выделялись изоляты с фенотипом ТТТТФ из поволжских популяций гриба, отличные от Сицилийской расы вирулентностью к гену *Sr25* (Baranova et al., 2023; Баранова и др., 2024). В 2016 году эпифитотийное развитие патогена наблюдалось в России на посевах пшеницы в Западной Сибири и Поволжье, с тех пор фитопатологическая ситуация по стеблевой ржавчине в этих регионах только усугубляется (Шаманин и др., 2020; Кельбин и др., 2020; Skolotneva et al., 2020; Baranova et al., 2023).

В 2022 году было опубликовано знаковое масштабное исследование европейских популяций возбудителя стеблевой ржавчины (Patpour et al., 2022). В работе было показано, что распространенность трех различных рас ТТРТФ, ТКТТФ и ТККТФ во многих районах, вероятно, связана с миграцией патогена и клональным размножением гриба. Авторы доказали, что распространенные европейские сорта восприимчивы к стеблевой ржавчине. В работе был сделан вывод о роли альтернативного хозяина гриба

– барбариса, на котором происходит половой процесс, в качестве функционального компонента эпидемиологии стеблевой ржавчины пшеницы в Европе. Также было установлено, что популяции из России (Омской и Новосибирской областей) имели высокое генетическое разнообразие и явно отличались от современных европейских популяций. И, самое главное, в этой работе впервые были выделены изоляты гриба из Испании и Западной Сибири вирулентные к гену *Sr31*. Ученые наглядно продемонстрировали, что вирулентность к линиям и сортам пшеницы с геном *Sr31* не является уникальной для расы Ug99. Кроме того, все изоляты испанских популяций, собранные с видов пшеницы, ржи и других злаков, были успешно размножены на пшенице, что говорит о возможном расширении специализации патогена. Эта работа имела свое продолжение – изолят *P. graminis* f. sp. *tritici* из Испании был определен как раса ТКНБК, которая вирулентна к линиям пшеницы с генами *Sr31*, *Sr33*, *Sr53* и *Sr59* (Olivera et al., 2022). Таким образом, в Европе появилась новая угроза – раса ТКНБК, не относящаяся к группе рас Ug99, но с вирулентностью к *Sr31* и первая известная раса с вирулентностью к *Sr59*. И если *Sr59* – это ген, не встречающийся в коммерческих сортах пшеницы, то *Sr31* – это последний «рубеж обороны» российских сортов, в которых устойчивость к патогену обеспечивалась до последнего времени генами *Sr31* и *Sr25*. Однако на территории Поволжья *Sr25* наряду с *Sr6Agi* потерял эффективность (Баранова и др., 2021; Baranova et al., 2023), а большинство российских сортов восприимчиво к стеблевой ржавчине. Таким образом, распространение европейских рас патогена и/или появление российских рас с вирулентностью к сортам пшеницы с геном *Sr31* будет катастрофично в условиях эпифитотийного развития болезни.

На территорию Поволжья урединиоспоры возбудителя стеблевой ржавчины могут заноситься с территории Западной Европы, Северного Кавказа, Средней Азии, Северной Африки через Ближний восток (Иран) и Каспийское море, что сильно повышает вероятность заноса как расы Ug99, так и новых европейских рас, таких как ТКНБК.

В России популяции возбудителя стеблевой ржавчины изучаются по признаку вирулентности и SSR маркерам. Среди молекулярных маркеров микросателлитные локусы (SSR) занимают ключевую позицию в популяционно-генетических исследованиях фитопатогенных грибов. Широкая представленность в геноме грибов, высокая степень полиморфизма и кодоминантный характер наследования делают их исключительно информативным инструментом. Согласно современным представлениям, микросателлитные повторы характеризуются наиболее высокой скоростью эволюции (Ellegren, 2004). К неоспоримым практическим преимуществам SSR-анализа относятся высокая воспроизводимость результатов, техническая простота постановки экспериментов и возможность детекции значительного уровня генетического разнообразия.

Для *P. graminis* f. sp. *tritici* SSR маркеры были разработаны в Американской лаборатории по заболеваниям злаков (Cereal Disease Laboratory, Minnesota) (Szabo, 2007). С использованием этих SSR маркеров было проведено исследование генетической структуры популяции Эфиопии – был сделан вывод о высоком уровне генетического разнообразия внутри трех географически разделенных

популяций и отсутствии генетической дифференциации между ними (Admassu et al., 2010). С использованием SSR маркеров (Szabo, 2007), а также AFLP маркеров, была проведена работа по генетическому сравнению изолята UVPgt55 (раса ТTKSF) с Ug99 (ТTKSK) и с другими изолятами *P. graminis* из Южной Африки и сделан вывод о его интродукции на территорию ЮАР (Visser et al., 2009). Использование SSR маркеров позволяет определить наличие полового процесса в популяции, что крайне важно для возбудителей ржавчинных болезней, как разнохозяйных грибов, популяции которых могут существовать в бесполой форме. В работе А. Берлин с соавторами с использованием SSR маркеров было доказано наличие полового процесса в популяциях *P. graminis* Таджикистана (Berlin et al., 2015). С использованием SSR маркеров проведен анализ генетической структуры популяций *P. graminis* f. sp. *tritici* из Поволжья и Центрального региона России, установлена высокая степень генетической дифференциации между популяциями патогена (Сколотнева и др., 2023). Проведено сравнение поволжских, западносибирских и популяций *Pgt* из Центрального региона России по SSR локусам. Показано разделение популяций гриба на две клады «европейскую» и «азиатскую». Несмотря на то, что Уральские горы разделяют Поволжье и Сибирь, эти регионы вошли в одну («азиатскую») кладу, а географически более близкий Центральный регион образовал отдельную («европейскую») кладу. Таким образом, показано, что Уральские горы не являются барьером, а разделение обусловлено другими факторами, такими как направление ветров и источники инокулюма (Skolotneva et al., 2023).

Определена вирулентность северокавказской популяции гриба 2008–2011 гг. (Волкова и др., 2010, Синяк и др., 2013, Sinyak et al., 2014), выделены высокоэффективные (*Sr5* и *Sr31*) и эффективные (*Sr1*, *Sr6*, *Sr9a*, *Sr9e*, *Sr13*, *Sr24*, *Sr27*, *Sr32*, *Sr35*, *Sr36*) для этого региона гены устойчивости (Волкова, Синяк, 2011). Активно изучаются западносибирские популяции патогена. По признаку вирулентности проанализированы омские и алтайские популяции возбудителя стеблевой ржавчины. Показано, что к обеим популяциям эффективен только *Sr31*. К алтайской популяции гриба эффективны гены *Sr24*, *Sr30* (Шаманин и др., 2020), выявлен расовый состав новосибирских популяций патогена с доминирующими расами TKRPF, QCRSF, QCHSF (Сколотнева и др., 2020). В наших исследованиях за время реализации проекта РНФ № №22-26-00172 было показано, что ко всем, взятым в анализ в 2022 и 2023 гг. популяциям гриба были эффективны гены *Sr2 compl*, *Sr13*, *Sr26*, *Sr31*, *Sr32*, *Sr35* и сочетания генов *Sr24+31*, *Sr36+31*, *Sr 26+9g* и *Sr17+13*. Исследования поволжских популяций *P. graminis* f. sp. *tritici* последних лет показали, что в них постоянно присутствуют агрессивные изоляты гриба, такие как TTTTF, TTSTF и TTTTP (Баранова и др., 2024).

В настоящее время известно более 60 генов устойчивости к стеблевой ржавчине, часть из них уже потеряли эффективность. Согласно данным FAO, к настоящему времени эффективность к расе Ug99 сохраняют как собственные пшеничные гены, так и гены, интродуцированные из других родственных видов злаков: *Sr28*, *Sr29*, *SrTmp* (*T. aestivum*), *Sr2*, *Sr13*, *Sr14* (*T. turgidum*), *Sr22*, *Sr35* (*T. monococcum*), *Sr37* (*T. timopheevii*), *Sr32*, *Sr39*, *Sr47* (*Ae. speltoides*), *Sr33*, *Sr45* (*Ae. tauschii*), *Sr40* (*T. araraticum*),

Sr25, *Sr26*, *Sr43* (*Ag. elongatum*), *Sr44* (*Ag. intermedium*), *Sr27* и *Sr1A.1R* (*S. cereale*) (<http://www.fao.org/agriculture/crops/rust/stem/stem-pathotypetracker/stem-effectivesgenes/en>). Ген *SrSatu* (от сорта тритикале *Satu*) тоже эффективен против расы Ug99 (Olivera et al., 2013). На текущий момент эффективность против наибольшего числа рас стеблевой ржавчины показана для генов *Sr22*, *Sr35*, *Sr26*, *Sr50*, которые, что важно, не ассоциированы с негативным влиянием на хозяйственно-ценные признаки. В то же время, гены, обеспечивающие устойчивость ко всем известным биотипам расы Ug99 (*Sr13*, *Sr25*, *Sr28*, *Sr45*, *SrTmp*, *Sr1A.1R*), часто неэффективны против иных рас патогена. Тем не менее, некоторые неэффективные гены, например, *Sr36/Pm6*, представляют значительный интерес для селекции. Их целесообразно использовать в комбинации (пирамидах) с другими *Sr* генами для расширения спектра устойчивости сорта (Волуевич, 2013).

Однако надо понимать, что из всех перечисленных выше эффективных к расе Ug99 генов устойчивости только некоторые встречаются в коммерческих сортах пшеницы. В зарубежных сортах используются *Sr2*, *Sr26*, *Sr28* и *Sr1A.1R*. В отечественных яровых сортах мягкой пшеницы, в том числе рекомендованных к возделыванию на территории Поволжья, распространен только *Sr25*, в некоторых сортах встречается *Sr28* (Baranova et al., 2023). Крайне редко используется *Sr2*, который идентифицирован в сорте яровой мягкой пшеницы Нива 55 и нескольких линиях селекции ФГБОУ ВО «Омский государственный аграрный университет имени П.А. Столыпина» (Kelbin et al., 2022).

Для 50 известных генов устойчивости пшеницы к стеблевой ржавчине разработаны соответствующие молекулярные маркеры. Однако лишь ограниченное число из них валидировано и рекомендовано для широкого использования в маркер-ориентированной селекции (marker assisted selection – MAS). Использование молекулярно-генетических маркеров предоставляет возможность точной и ранней идентификации эффективных генов устойчивости у сортов и гибридных форм. Данный подход существенно интенсифицирует отбор целевых генотипов на селекционных этапах, что в конечном итоге повышает общую эффективность и скорость селекционного процесса (Кохметова, Атишова, 2012; Letta et al., 2013).

Молекулярные маркеры используются в основном для генотипирования растительного материала, интрогрессии и пирамидирования геномных районов, содержащих локусы хозяйственно важных признаков, контролируемых главными генами (Леонова, 2013; Miedaner, Korzun, 2012). Современные подходы к идентификации генов устойчивости пшеницы к стеблевой ржавчине с использованием ДНК-маркеров активно применяются в глобальном масштабе. Проведенные исследования выявили специфическую географическую и сортовую дифференциацию в распространении *Sr* генов. Так, в генетическом пуле доминирующее положение в сортах озимой пшеницы в США занимают гены *Sr2*, *Sr6*, *Sr17*, *Sr24*, *Sr31*, *Sr36* и *SrTmp*, тогда как у яровой пшеницы наиболее распространены *Sr6*, *Sr9b*, *Sr11* и *Sr17* (Kolmer et al., 2007). Генотипирование китайских сортов выявило наличие таких генов устойчивости, как *Sr2*, *Sr31*, *Sr25*, *Sr38* (Xu et al., 2018), а также *Sr28* (Li et al., 2016). Аналогичные исследования

пакистанских сортов подтвердили присутствие в них генов *Sr2*, *Sr24*, *Sr25*, *Sr31*, *Sr38* и *Sr57* (Rehman et al., 2020). В европейских сортах также наблюдается характерное распределение генетических детерминант устойчивости. Например, у хорватских образцов пшеницы идентифицированы гены устойчивости к стеблевой ржавчине *Sr8a*, *Sr31*, *Sr36* и *Sr38* (Španić et al., 2015). В свою очередь, в Германии наиболее широко распространен ген *Sr38*, тогда как *Sr31* и *Sr24* встречаются с меньшей частотой (Flath et al., 2018).

В наших исследованиях было изучено 126 сортов пшеницы (в том числе 23 сорта твердой и 103 сорта мягкой пшеницы), допущенных к возделыванию в Поволжье, которые были оценены на устойчивость к двум образцам популяций *P. graminis* f. sp. *tritici* из разных районов Поволжья на стадии проростков. Были выявлены высокоустойчивые сорта (30 из 126). У сортов мягкой пшеницы были идентифицированы гены *Sr31* (у 19 сортов), *Sr24* (у одного сорта), *Sr25* (у 15 сортов яровой пшеницы), *Sr28* (у шести сортов), *Sr38* (у двух сортов), *Sr57* (у 15 сортов) и их комбинации – *Sr31+Sr25*, *Sr31+Sr38*, *Sr31+Sr28*, *Sr31+Sr57*, *Sr31+Sr28+Sr57* и *Sr31+Sr24* (Baranova et al., 2023). Из этих генов только *Sr31* пока сохраняет свою эффективность против стеблевой ржавчины (один или в комбинации с неэффективными генами устойчивости к *P. graminis* f. sp. *tritici*), тогда как *Sr25* и *Sr6Agi* потеряли эффективность на территории Поволжья (Баранова и др., 2021; Baranova et al., 2023). Ген *Sr24* частично эффективен – к нему в небольшом количестве выявлялись вирулентные изоляты гриба из поволжских популяций (Баранова и др., 2024), однако он сцеплен с эффективным геном устойчивости к бурой ржавчине *Lr24*, что делает его ценным для селекции.

Нами были проведены исследования устойчивости к биотическим и абиотическим факторам интрогрессивных линий яровой мягкой пшеницы, полученных в ФАНЦ Юго-Востока. Выделены устойчивые к поволжским популяциям возбудителя стеблевой ржавчины интрогрессивные линии с идентифицированными генами устойчивости. У изученных 92 интрогрессивных линий яровой мягкой пшеницы идентифицированы гены *Sr31* (45.6%), *Sr25* (56.7%), *Sr57*, *Sr38* и *Sr39*. Наиболее частой комбинацией является *Sr31+Sr25* (31.1%), также выявлены сочетания генов устойчивости *Sr25+Sr38*, *Sr25+Sr39* и *Sr22+Sr25*. Линии с этими комбинациями перспективны для использования в селекционных программах (Сибикеев и др., 2021; Баранова и др., 2023). Показана высокая эффективность против стеблевой ржавчины комбинации генов *Sr22+Sr25* как на естественном инфекционном фоне, так и в лабораторных условиях, при заражении саратовской и омской популяциями гриба, а также изолятами PgtZ1 (TKSTF) и PgtF18.6 (TKSTF+Sr33). Однако для линии с комбинацией генов *Sr22+Sr25* было отмечено некоторое снижение массы 1000 зерен по отношению к стандарту и увеличение периода «всходы – колошение» (Сибикеев и др., 2021).

Кроме этого, интрогрессивные линии и сорта пшеницы, рекомендованные к возделыванию в условиях Поволжья, были оценены на устойчивость к расе Ug99 в полевых условиях на базе Кенийского сельскохозяйственного исследовательского института (KARI) в 2018 и в 2023 гг.

Анализ проводился на фоне сильного развития болезни (на восприимчивых сортах – до 90S). В состав популяции входили такие расы как ТТКСК (Ug99), ТТКСТ (Ug99+Sr24), ТТТСК (Ug99+Sr36), ТТКТК (вирулентность к *SrTmp*), ТТКТТ (*Sr24* и *SrTmp*). Из 128 интрогрессивных линий пшеницы, изученных в Кении в 2018 г., 10 линий были иммунными (тип реакции 0), а 16 линий – среднеустойчивы (5MR). Комбинации генов, идентифицированных в этих линиях – *Sr25/Lr19+LrKuk/SrKuk*, *Sr25/Lr19+Sr31/Lr26+Sr28*, *Sr25/Lr19+Sr38/Lr37* и *Sr25/Lr19+Sr35*. Из 139 линий, изученных в Кении в 2023 г., 19 были иммунными к расе Ug99, 13 линий были устойчивы и 48 линий были среднеустойчивы к Ug99. Комбинации генов, идентифицированных в этих линиях, – *Sr25/Lr19+Sr31/Lr26*, *Sr25/Lr19+Sr38/Lr37*, *Sr25/Lr19+Sr36* и *Sr25/Lr19+Sr39+Sr47*. Из 54 проанализированных в Кении сортов пшеницы устойчивы были только сорта Александрит и Тулайковская 10. Сорта Добрыня, Хазинэ и Экада 113 были среднеустойчивы к Ug99. Все эти сорта – носители гена *Sr25* (Баранова, Сибикеев неопубликованные данные; Баранова и др., 2024). Таким образом, хотя *Sr25* потерял эффективность к поволжским популяциям гриба, он все еще эффективен против расы Ug99.

Таким образом, исходя из того, что CIMMYT рекомендует для селекции устойчивых к стеблевой ржавчине сортов пирамидирование генов возрастной устойчивости и ювенильной устойчивости, можно заключить, что, для условий Поволжья подходит сочетание гена возрастной устойчивости *Sr2* с отдельными генами ювенильной устойчивости, такими как *Sr22*, *Sr24*, *Sr25*, *Sr26* или *Sr31*.

Бурая ржавчина

Бурая ржавчина (синоним – листовая ржавчина) (возбудитель *Puccinia triticina* Erikss) наиболее распространенное заболевание пшеницы в Поволжье и других российских регионах. Эпифитотийное развитие болезни отмечается раз в 3–4 года; потери урожая могут достигать 20–30% (Сюков, 2016). Симптомы бурой ржавчины проявляется на листьях и листовых влагалищах в виде округлых, бурых пустул, содержащих шаровидные урединиоспоры гриба. Инфицирование пшеницы *P. triticina* приводит к системным негативным последствиям для растения-хозяина. Патоген снижает фотосинтетическую активность, что служит основной причиной общего угнетения развития растения. В результате комплексного воздействия болезни происходит не только значительное снижение продуктивности, но и существенное ухудшение качества зерна (Степанов, 1975; Лебедев, 1998; Койшибаев, 2012).

Вредоносность бурой ржавчины определяется фазой вегетации растений и агрессивностью физиологических рас, а также влиянием абиотических факторов (Чумаков, 1969; Маркелова, 2007). Потери урожая от ржавчины зависят от интенсивности ее развития и срока первичного поражения растений (Павлюшин и др., 2015). В исследованиях вредоносности бурой ржавчиной в условиях Поволжья, проведенных Садыговой М.К. (1994), было показано, что у пораженных растений укорачивается длительность вегетационного периода, снижается высота, масса тысячи зерен, усиливается поражение мучнистой росой, а потери урожая восприимчивых сортов по сравнению с устойчивыми достигают 40%.

В круг растений-хозяев *P. triticina*, помимо мягкой пшеницы (*Triticum aestivum*) входят многочисленные виды рода *Triticum*, такие как *T. durum*, *T. polonicum*, *T. cartholicum*, *T. turgidum*, *T. timopheevi*, *T. dicoccoides*, *T. compactum*, *T. spelta*, *T. vavilovii*, *T. sphaerococcum*, *T. thaoudar*, *T. macha*, *T. dicoccum*, *T. orientale*, *T. urartu*, а также представители рода *Aegilops* (*Aegilops cylindrica*, *Ae. squarrosa*, *Ae. biuncialis*, *Ae. triuncialis*, *Ae. crassa*) (Андреев, Плотнокова, 1989; Конькова, 2018). Длительная коэволюция патогена с культурными злаками в процессе доместики пшеницы стала ключевым фактором генетической дивергенции и видообразования *P. triticina* (Liu et al., 2014). Данный процесс привел к формированию специализированных патогенных групп. Так, молекулярно-генетические исследования выявили значительные различия между изолятами, вирулентными к *Ae. speltoideis*, твердой (*T. durum*) и мягкой (*T. aestivum*) пшенице, что подтверждает дивергентное развитие патогена в рамках разных филогенетических линий растений-хозяев (Ordoñez, Kolmer, 2007; Liu et al., 2014).

Известно, что для успешной генетической защиты пшеницы требуется разнообразие сортов с различными генами устойчивости (*Lr*-генами) к возбудителю бурой ржавчины (Gultyaeva et al., 2021).

Фундаментальные исследования вирулентности возбудителя бурой ржавчины, проводимые Cereal Disease Laboratory в США (штат Миннесота) с 1930 года, позволили выявить группы популяций, формирование которых было продиктовано генетически различающимися по устойчивости к бурой ржавчине выращиваемыми сортами. Сходная информация для российских популяций возбудителя бурой ржавчины получена в ВИЗР в 2000–2020 гг. (Gultyaeva et al., 2020). На основании проведенных исследований с использованием 52-х *Lr*-линий (*Lr1–Lr52*) во всех регионах России выявлены наиболее эффективные к возбудителю бурой ржавчины гены, к которым относятся *Lr24*, *Lr28*, *Lr29*, *Lr39* (*Lr41*) и *Lr47* (Гультяева, Баранова, 2010; Гультяева, 2018).

На территории РФ были дифференцированы четыре изолированные популяции гриба: европейская, западноазиатская, кавказская и дальневосточная (Михайлова, Васильев, 1985; Михайлова, 1995; Сорокина и др., 1990; Михайлова, 2006; Гультяева, Алпатьева, 2011; Коваленко и др., 2012). В результате многолетнего изучения (2000–2015) волжской популяции возбудителя бурой ржавчины было установлено, что она имела большее сходство с центрально-европейской, чем с западноазиатской популяцией патогена (Gultyaeva et al., 2020).

Согласно многолетним исследованиям, проводимым в ФАНЦ Юго-Востока (г. Саратов) в лаборатории иммунитета растений, вирулентность нижеволжской популяции *P. triticina* с каждым годом только возрастает (Иванова, Маркелова, 2011; Конькова, 2018). В регионе наблюдается занос инфекции из Западной Европы, Средней Азии, Северного Кавказа (Михайлова, 1996), из республики Казахстан (Gultyaeva et al., 2018). Следует отметить, что в исследованиях Е.И. Гультяевой с соавторами (Gultyaeva et al., 2018) обнаружено сходство российских изолятов из западно-азиатского региона с северо-казахстанскими изолятами популяций гриба.

В результате использования устойчивых к бурой ржавчине сортов, а также мутаций генов вирулентности гриба, в популяции *P. triticina* начинают накапливаться новые вирулентные патотипы. Вследствие чего, происходят изменения в структуре популяции патогена, приводящие к потере устойчивости к бурой ржавчине сортами пшеницы (Иванова, Маркелова, 2011; Иванова, 2013).

Наиболее распространенными генами в сортах российской и зарубежной селекции являются *Lr9* и *Lr19*. Ген *Lr9* до недавнего времени был одним из самых эффективных в РФ, однако широкое возделывание сортов – носителей этого гена в Западной Сибири и на Урале привело к утрате его эффективности (Мешкова и др., 2008). Но он сохранил эффективность на территории Поволжья. Ген *Lr19* частично утратил эффективность в Поволжье из-за массового выращивания сортов, защищенных этим геном (Сибикеев, Крупнов, 2007; Коваленко и др., 2012; Конькова, 2018). Однако стоит отметить эффективность гена *Lr19* при его использовании в комбинации с генами *Lr26* или *Lr37* (Сибикеев и др., 2011, Гуляева и др., 2020).

В конце 20-го столетия на территории Саратовской области в популяции *P. triticina* были обнаружены ранее отсутствовавшие вирулентные патотипы – *pp19*, *pp23*, *pp24* (Маркелова, 2007), в то время как на всей остальной территории России гены *Lr9*, *Lr19*, *Lr23* и *Lr24* оставались эффективными (Веденеева, 1981; Одинцова, Пешуа, 1984). Частота встречаемости *pp19* в Саратовской области достигла 85.7% в 2000–2006 гг. исследований (Маркелова, 2007), а с 2008 года не превышала 60% (Иванова, Маркелова, 2011).

Однако, дальнейший анализ саратовской популяции бурой ржавчины в 2014–2018 гг. показал, что только в популяции 2014 г. были зафиксированы изоляты, вирулентные к линии *TcLr19*. В остальные годы ген *Lr19* был эффективным. Были также выявлены высокоэффективные в регионе гены и комбинации генов *Lr41*, *Lr42*, *Lr43+24*, *Lr47*, *Lr53* (Конькова, 2018).

В исследованиях вирулентности саратовской популяции *P. triticina* Гуляевой Е.И. с соавторами (2020) в 2017 и 2018 гг. была установлена эффективность генов *Lr9*, *Lr24*, *Lr28*, *Lr29*, *Lr39*, *Lr42*, *Lr45*, *Lr47*, *Lr50*, *Lr51*, *Lr53*, *Lr6Agi*. Частота встречаемости изолятов, вирулентных к линии *TcLr19*, не превышала 20%.

При последующих исследованиях вирулентности саратовской популяции возбудителя *P. triticina*, проводимых в 2017–2019 гг., гены *Lr41*, *Lr42*, *Lr43+24*, *Lr53* продолжали демонстрировать свою эффективность. Однако следует подчеркнуть, что в саратовских популяциях 2018 и 2019 гг. были отмечены новые вирулентные изоляты *pp47* (Сибикеев и др., 2020). Тогда как в условиях Татарстана, к примеру, вирулентных патотипов на ген *Lr47* не было выявлено (Асхадуллин и др., 2023).

На территории Республики Татарстан высокой эффективностью характеризуются гены *Lr19*, *Lr38*, *Lr47*, *Lr49*, *LrAg(i)* и *LrKu*. Важно отметить, что эффективность гена *Lr19* повышается в комбинациях с генами *Lr26*, *Lr23*, *Lr14a* и *LrBz* (Асхадуллин и др., 2023).

Для разработки эффективной стратегии селекционных программ в регионах необходимо изучение расового состава возбудителя *P. triticina* и динамики вирулентности популяции. В результате миграции урединиоспор

возбудителя возможно появление новых фенотипов, не характерных для местных популяций (Гуляева, 2018).

В период с 2000 по 2017 гг., наблюдалось варьирование разнообразия нижеволжских популяций возбудителя бурой ржавчины по годам (Гуляева, 2018; Гуляева и др., 2020). В результате исследований показана высокая представленность фенотипов FGTTT, RGTTT, TGTTT, TGTTT в отдельные годы. В 2013 г. в популяции *P. triticina* впервые были обнаружены изоляты вирулентные к *Lr9* (фенотип TQTTR). В 2017 г. в саратовской популяции патогена была выделены фенотипы MHTKH, TGTTT, THTTR, а в 2018 г. – TGTTH и THTTR. Стоит отметить, что фенотип THTTR обнаруживается практически ежегодно на всей территории России (Гуляева и др., 2020). Варьирование представленности фенотипа TGTTT в саратовской популяции по годам исследований, возможно, объясняет разную степень пораженности сортов с геном *Lr19* (Гуляева и др., 2017, 2020).

В результате изучения средневолжской субпопуляции *P. triticina* также обнаружено существенное варьирование её разнообразия по годам исследований. Фенотипы PGTTT, TGTTT, MGTTH, MGTKT и другие вирулентные к *Lr19* с разной частотой представленности выявлялись в регионе ежегодно. Ежегодно встречались фенотипы группы Т. С 2010 г. в средневолжских субпопуляциях наблюдалась замена фенотипов группы F на фенотипы М и Р (Гуляева, 2018).

В региональных селекционных учреждениях Поволжья селекция на устойчивость к бурой ржавчине успешно проводится с 70-х годов прошлого столетия. Многие сорта, возделываемые в регионе, имеют расоспецифическую устойчивость и защищены олигогенами. Изменение популяции растения-хозяина в сторону увеличения численности устойчивых форм приводит к ответному отбору вирулентных форм (новых рас) в популяциях патогена. Согласно исследованиям ряда авторов, на территории России большая часть *Lr*-генов в коммерческих сортах потеряла свою эффективность (Leonova et al., 2020; Gulyaeva et al., 2021). Проведение перманентного мониторинга популяций возбудителя бурой ржавчины, а также генетического разнообразия новых сортов и перспективного материала пшеницы позволяет оценить динамику изменчивости структуры патогена и оценить ситуацию с бурой ржавчиной в последующий период.

В лаборатории генетики и цитологии ФАНЦ Юго-Востока ведется многолетняя работа по созданию почти изогенных линий на основе саратовских пшениц. Созданы линии с различными комбинациями генов устойчивости к бурой ржавчине *Lr19+Lr26*, *Lr19+Lr37*. Получены серии линий, устойчивых к местным популяциям *Puccinia triticina* и *Erysiphe graminis*. Созданы транслокация 7Age – 7D с генами устойчивости к возбудителю бурой ржавчины, а также оригинальные замещения хромосом мягкой пшеницы хромосомами пырея удлинённого 3Age (3D), 3Age (3B) (Сибикеев и др., 2018).

Следует подчеркнуть, что, несмотря на внушительный объем переносов в генофонд мягкой пшеницы межвидового и чужеродного генного материала с генетическими детерминантами устойчивости к бурой ржавчине, они пока редко успешно используются в коммерческих сортах (Сибикеев и др., 2018).

На территории Среднего Поволжья в производстве используются сорта яровой мягкой пшеницы, которые содержат эффективные в регионе гены устойчивости к *P. tritici-na*: *Lr9*, *Lr13*, *Lr19*, *Lr23*, *Lr24*, *Lr25*, *Lr31*, *L36*, *Lr37*, *Lr38*, *Lr39*, *LrAg2*. Большие площади посевов в регионе занимают сорта яровой мягкой пшеницы: Тулайковская-1, Тулайковская степная, Пирамида (ген *Lr23*); Тулайковская-108, Экада-6, Экада-113, Волгоуральская, Самсар, Юлия, (ген *Lr19*); Тулайковская-5, Тулайковская-10, Тулайковская золотистая, Тулайковская-100, Тулайковская-110 (ген *LrAg2*, результат замещения 6D на 6J хромосому *Thinopyrum intermedium* (Host) (Salina et al., 2015; Сюков и др., 2018).

В Самарском НИИСХ в селекцию озимой мягкой пшеницы привлекаются доноры генов *Lr3*, *Lr9*, *Lr10*, *Lr26*, *Lr34*, *Lr39(41)*. В скрещиваниях активно используются сорта яровой мягкой пшеницы Тулайковская Золотистая и Тулайковская 10, которые являются донорами замещенной хромосомы пырея промежуточного *6Agi2* (Долженко и др., 2022).

Идентификация генов устойчивости к бурой ржавчине в новых сортах озимой мягкой пшеницы показала отсутствие в их генотипе эффективных *Lr*-генов. Однако необходимо отметить, что удовлетворительный уровень защиты озимой мягкой пшеницы к бурой ржавчине позволяет обеспечить ген *Lr34* в комбинациях с малоэффективными генами ювенильной устойчивости *Lr3*, *Lr10* и *Lr26*, который широко представлен в генотипах изученных сортов-образцов (Гультяева и др., 2022).

Несмотря на активную селекционную работу, проводимую в различных точках Поволжья, разнообразие сортов по генам устойчивости к бурой ржавчине недостаточное. Отмечается варьирование сортов мягкой пшеницы от устойчивых к патогену до восприимчивых (Конькова, 2018).

Желтая пятнистость (пиренофороз)

Желтая пятнистость, или пиренофороз – экономически важное заболевание пшеницы во всем мире, включая Поволжье. Возбудитель болезни – аскомицетный гриб *Pyrenophora tritici-repentis* (*Drechslera tritici-repentis*). Гриб обладает большим потенциалом генетической изменчивости, размножается половым путем с образованием псевдо-теций с аскоспорами и бесполом – конидиями. Патоген

сохраняется на зараженной соломе в виде мицелия и плодовых тел. Молодые проростки озимой пшеницы заражаются весной аскоспорами, которые «выстреливаются» зрелыми псевдотециями. Дополнительными источниками инфекции являются зараженные семена и конидии с зараженных остатков культуры предыдущего вегетационного сезона или дикорастущих злаков, которые также являются хозяевами для *P. tritici-repentis*. Заболевания проявляется в виде пятен на листьях пшеницы. Сначала появляются округлые светло-коричневые пятна, которые со временем увеличиваются, приобретают темно-коричневый цвет и желтую кайму, напоминая «глаза». В течение вегетационного сезона на пятнах образуются конидии, которые легко переносятся ветром и дождем на другие растения, также вызывая болезнь.

На вредоносность желтой пятнистости влияют в первую очередь генотип растения-хозяина и расовый состав популяции возбудителя, а также иные факторы, такие как состав почвы, климатические условия и использование агротехнических приемов. Проявление болезни на уровне эпифитотии наблюдается периодически в разных зерносеющих регионах и приводит к потере урожая до 65 % (Hirrell et al., 1990; Rees et al., 1982) и ухудшению качества зерна (Ciuffetti et al., 1997).

Хозяин-специфичные токсины *P. tritici-repentis*, называемые также эффекторами, – PtrToxA, PtrToxB и PtrToxC, индуцирующие некроз и хлороз на листьях восприимчивых сортов пшеницы, относят к факторам патогенности. Патосистема «пшеница – *P. tritici-repentis*» всесторонне активно изучается более 30 лет. Популяции этого патогена изучали как в России, так и за рубежом по признакам вирулентности (Михайлова и др., 2015), по наличию генов *ToxA* и *ToxB*, кодирующих токсины PtrToxA и PtrToxB (МIRONENKO и др., 2015, 2019, 2024a) и по молекулярным маркерам – RAPD (MIRONENKO et al., 2007) и SSR (Gurung et al., 2013; MIRONENKO et al., 2016).

Расы *P. tritici-repentis* идентифицируют по способности изолятов патогена продуцировать хозяин-специфичные токсины – PtrToxA, PtrToxB и PtrToxC, индуцирующие симптомы некроза или хлороза на листьях линий/сортов дифференциаторов пшеницы. В настоящее время принята система из 8 рас (табл. 1). Все расы заражают сорт твердой пшеницы Coulter с образованием некроза и не вызывают

Таблица 1. Описание рас *Pyrenophora tritici-repentis* (по Ramos et al., 2024, с изменениями)

Table 1. Description of *Pyrenophora tritici-repentis* races (modified from Ramos et al., 2024)

Номер расы/ Race number	Обозначение токсинов, продуцируемых расой Identification of toxins produced by the race	Линии/сорта дифференциаторов с ответными реакциями на заражение отдельными расами Lines/varieties of differentiators with responses to infection by individual races	
		Некроз / Necrosis	Хлороз / Chlorosis
1	Ptr ToxA, Ptr ToxC	Glenlea, Katepwa	6B365
2	Ptr ToxA	Glenlea, Katepwa	-
3	Ptr ToxC	-*	6B365
4	нет	-	-
5	Ptr ToxB	-	Katepwa, 6B662
6	Ptr ToxB, Ptr ToxC	-	Katepwa, 6B662, 6B365
7	Ptr ToxA, Ptr ToxB	Glenlea, Katepwa	Katepwa, 6B662
8	Ptr ToxA, Ptr ToxB, Ptr ToxC	Glenlea, Katepwa	Katepwa, 6B662, 6B365

* Отсутствие симптома некроза или хлороза.

* Absence of symptoms of necrosis or chlorosis.

симптомов на сорте мягкой пшеницы Salamouni и образце твердой пшеницы 4B1149 (Ramos et al., 2024).

Всего у пшеницы идентифицировано и картировано восемь генов, ассоциированных с признаком ее устойчивости к возбудителю желтой пятнистости. В процессе их обнаружения авторы давали разные названия одним и тем же генам: доминантные гены чувствительности к отдельным токсинам или восприимчивости к изолятам, продуцирующим эти токсины. Рецессивные аллели этих же генов называли рецессивными генами устойчивости.

Таблица 2. Гены восприимчивости, рецессивной и доминантной устойчивости к *Pyrenophora tritici-repentis* (по Ramos et al., 2024, с изменениями)

Table 2. Genes of susceptibility, recessive and dominant resistance to *Pyrenophora tritici-repentis* (modified from Ramos et al., 2024)

Ген The gene	Расы патогена Races of the pathogen	Функция гена The function of the gene
<i>Tsn1</i> (= <i>Tsr1</i>)	1 и 2	Доминантный ген восприимчивости/чувствительности к Ptr ToxA Dominant gene of susceptibility/sensitivity to Ptr ToxA
<i>tsn1</i> (= <i>tsr1</i>)		Рецессивный ген устойчивости к Ptr ToxA Recessive gene of resistance to Ptr ToxA
<i>Tsc2</i> (= <i>Tsr6</i>)	5	Доминантный ген восприимчивости/чувствительности к Ptr ToxB Dominant gene of susceptibility/sensitivity to Ptr ToxB
<i>Tsc1</i>	1 и 3	Доминантный ген восприимчивости/чувствительности к Ptr ToxC Dominant gene of susceptibility/sensitivity to Ptr ToxC
<i>Tsn2</i> (= <i>Tsr2</i>)	3 и 5	Гены восприимчивости/чувствительности Genes of susceptibility/sensitivity
<i>Tsn5</i> (= <i>Tsr5</i>)		
<i>Tsn3</i> (= <i>Tsr3</i>)	1	
<i>Tsn4</i> (= <i>Tsr4</i>)	1	
<i>Tsn6</i> (= <i>Tsr6</i>)	5	
<i>tsn2</i> (= <i>tsr2</i>)	3, 5	Рецессивные гены устойчивости Recessive genes of resistance
<i>tsn5</i> (= <i>tsr5</i>)		
<i>tsn3</i> (= <i>tsr3</i>)	1	
<i>tsn4</i> (= <i>tsr4</i>)	1	
<i>tsn6</i> (= <i>tsr6</i>)	5	
<i>Tsr7</i>	1, 2, 3, 5	Доминантный ген устойчивости Dominant gene of resistance

В Российской Федерации желтая пятнистость впервые была обнаружена на Северном Кавказе в 1985 г. (Гранин и др., 1989), затем болезнь распространилась по территории Краснодарского и Ставропольского краев (Андропова, 2001) и в целом Северо-Кавказского региона (Кремнева, Волкова, 2007). Однако в южных регионах нашей страны не было отмечено вспышек этой болезни. Другая ситуация наблюдается в условиях Нижнего Поволжья (Саратовская обл.). Здесь с 2000 г. отмечается массовое распространение и сильное развитие болезни вплоть до уровней эпифитотий (Маркелова и др., 2012). Так, в 2018 г. в Саратовской области эпифитотию желтой пятнистости оценили как среднюю (поражение растений пшеницы достигало 30–40%), а в 2019 г. – как сильную (поражение достигало 80%) (Конькова, Лящева, 2020). Данная ситуация интересна тем, что эти годы были засушливыми в Поволжье, с минимальным выпадением осадков. Тем не менее, этот факт не повлиял на развитие болезни. Данное явление можно объяснить существованием в популяциях *P. tritici-repentis* изолятов, отличающихся адаптивными свойствами, позволяющими выживать в экстремальных условиях, и генотипом сортов, районированных в Поволжье, несущих гены восприимчивости к возбудителю болезни.

Чтобы унифицировать обозначения этих генов в 2013 г. им был присвоен символ *Tsr* (tan spot resistance) (McIntosh et al., 2013). Семь генов обеспечивают расоспецифичную восприимчивость/устойчивость, а восьмой – ген *Tsr7* отнесен к доминантным генам устойчивости, контролирующим устойчивость к четырем различным расам патогена (табл. 2). Кроме основных генов восприимчивости/устойчивости к возбудителю желтой пятнистости известно более 100 локусов количественных признаков устойчивости, так называемых QTL (обзор Faris et al., 2013).

Наиболее перспективный современный метод улучшения селекции пшеницы на устойчивость – отбор источников устойчивости с помощью молекулярных маркеров, сцепленных с генами устойчивости/восприимчивости. Токсин PtrToxA – основной фактор патогенности *P. tritici-repentis* (Strelkov, Lamari, 2003; Ciuffetti et al., 2010) – взаимодействует с продуктом гена восприимчивости *Tsn1* (Faris et al., 2010), что выражается в появлении симптомов некроза на образцах пшеницы, обладающих этим геном. Ген *Tsn1* хорошо изучен, клонирован и для его диагностики методом ПЦР в образцах пшеницы разработаны праймеры (Faris et al., 2010; Nuzhnaya et al., 2023).

Во всем мире практикуется негативная селекция мягкой пшеницы против доминантной аллели гена *Tsn1*, снижая, таким образом, вероятность поражения сортов изолятами *P. tritici-repentis*, продуцирующими токсин PtrToxA. Особую эффективность этот подход дает в регионах, где в популяциях патогена преобладают изоляты, продуцирующие токсин PtrToxA, например, в Австралии (See et al., 2018; See, Moffat, 2021). Кроме того, отсутствие *Tsn1* в сортах пшеницы уменьшает их поражение другими листостебельными патогенами – *Parastagonospora nodorum* и *Bipolaris sorokiniana* (Virdi et al., 2016; Liu et al., 2015), которые, как и *Pyrenophora tritici-repentis*, имеют

идентичные гены *ToxA*. Если патоген *Parastagonospora nodorum* считается «хозяином» гена *ToxA*, то *B. sorokiniana* приобрел этот ген путем горизонтального переноса (McDonald et al., 2018), также как *Pyrenophora tritici-repentis* (Friesen et al., 2006). Многими исследованиями показано, что для тетраплоидной пшеницы взаимодействие *Tsn1* и *PtrToxA* не ассоциируется с развитием болезни и зависит от генотипа хозяина (Virdi et al., 2016; Chu et al., 2010; See et al., 2020).

Следует отметить «подводные камни» негативной селекции против *Tsn1*. В некоторых исследованиях отмечены случаи, когда сорта нечувствительные к токсину *PtrToxA* и не имеющие доминантной аллели *Tsn1*, всё же показали высокую степень восприимчивости к желтой пятнистости (Dinglasan et al., 2017). И наоборот, сорта нечувствительные к токсину имеющие генотип *tsn1tsn1* оказались восприимчивы к возбудителю желтой пятнистости, что объясняется существованием других неизвестных еще индуцирующих некроз токсинов, продуцируемых *P. tritici-repentis*.

С другой стороны, в популяциях *P. tritici-repentis* с высокой частотой встречаются изоляты, которые, несмотря на присутствие в них гена *ToxA*, не способны заражать сорта с доминантной аллелем гена восприимчивости *Tsn1*. И, наоборот, встречаются изоляты *ToxA*, не продуцирующие токсин *PtrToxA*, но способные заражать сорта пшеницы генотипа *tsn1tsn1*. Объяснением данных «противоречий» в отношениях “*ToxA-Tsn1*” могут служить две гипотезы: 1) гены эффекторов могут подвергаться супрессии в результате активности транспозонов гриба в процессе колонизации растения (Fouche et al., 2021) и не экспрессироваться при заражении растения и 2) в изолятах существуют другие индуцирующие некроз токсины, кроме известного *PtrToxA*, которым соответствуют неизвестные еще гены восприимчивости в геноме пшеницы. В этом направлении начаты молекулярно-генетические исследования по идентификации новых генетических локусов вирулентности *P. tritici-repentis*. Выявлен новый локус вирулентности *VirOsler1*, который картирован на второй хромосоме гриба, обуславливающий вирулентность штамма 86-124 к линии пшеницы CDC-Osler (Guo et al., 2025).

Таким образом, можно утверждать, что взаимоотношения паразита и хозяина в патосистеме «*Triticum aestivum* – *Pyrenophora tritici-repentis*», не укладываются в рамки известных отношений комплементарных генов восприимчивости и эффекторов – *Tsn1/ToxA*, *Tsc2/ToxB* и *Tsc2/ToxC* по типу ген-на-ген «в зеркальном отражении», т.е. инверсному типу.

Селекция против доминантных аллелей генов *Tsc2* и *Tsc1* также признается полезной, так как сорта без этих аллелей будут в меньшей степени заражаться расами гриба, продуцирующими токсины *PtrToxB* и *PtrToxC*, индуцирующие хлороз на восприимчивых сортах. Однако, по причине малой распространенности изолятов гриба с геном *ToxB* практически во всех регионах мира и недостаточной изученности вопроса генетической детерминации синтеза токсина *PtrToxC*, который является вторичным метаболитом в отличие от двух других белковых токсинов, гены восприимчивости *Tsc2* и *Tsc1* были изучены в меньшей степени. В настоящее время оба гена клонированы (Running et al., personal commun., цит. по Szabo-Hever et al.,

2023) и благодаря использованию метода GWAS (genome-wide association studies) могут быть разработаны маркеры для использования в маркер-ориентированной селекции пшеницы на устойчивость к изолятам *P. tritici-repentis*, индуцирующим хлороз (Szabo-Hever et al., 2023).

Недавно в тетраплоидных и гексаплоидных пшеницах был обнаружен доминантный ген *Tsr7*, детерминирующий устойчивость к четырем расам возбудителя желтой пятнистости (Faris et al., 2020). Для этого гена были разработаны молекулярные маркеры типа STARP (semi-thermal asymmetric reverse PCR). Для поиска новых источников устойчивости к *P. tritici-repentis* проводят оценку образцов на ювенильную устойчивость в лабораторных условиях (Коваленко и др., 2022; Мироненко и др., 2023, 2024b) и на «взрослую» устойчивость в полевых условиях (Dinglasan et al., 2016; Kremneva et al., 2021). Так, в работе Кохметовой А.М. с соавторами были отобраны 27 образцов пшеницы устойчивых к *PtrToxA*, которые также были устойчивы в полевых условиях на стадии взрослых растений (Kokhmetova et al., 2019).

Отмечены случаи отсутствия корреляции устойчивости образцов пшеницы в ювенильной фазе и стадии взрослых растений (Dinglasan et al., 2016; Kokhmetova et al., 2021; Kremneva et al., 2021). В полевых оценках доля устойчивых сортов обычно существенно ниже, чем в лабораторных (Маркелова, Иванова, 2012). Так, в полевых опытах, выполненных в условиях Нижнего Поволжья, из общей выборки более 1000 образцов было выявлено только 4% высоко устойчивых и 6% умеренно устойчивых (Маркелова, Иванова, 2012). Поиск источников устойчивости к возбудителю желтой пятнистости остается актуальным. Источники устойчивости были найдены среди образцов пшеницы из коллекции Всероссийского института генетических ресурсов растений им. Н. И. Вавилова (ВИР) (Dinglasan et al., 2019; Мироненко и др., 2024b) и староместных сортов пшеницы из коллекции мягкой пшеницы CIMMYT и ВИР (Gurung et al., 2011; Мироненко и др., 2023).

Мучнистая роса

Мучнистая роса еще одна широко распространенная в зоне возделывания пшеницы болезнь, вызываемая сумчатым грибом *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* (синоним *Erysiphe graminis*). Болезнь проявляется в виде белого мучнистого налета конидий и конидиеносцев сначала на листьях нижнего яруса, а затем на всем вегетирующем растении вплоть до флаговых листьев и колосьев в стадию молочной спелости. К концу вегетации растения-хозяина на стареющем мицелии появляются мелкие темноокрашенные плодовые тела (клейстотеции), в которых созревают аски с аскоспорами. Гриб зимует в виде клейстотециев на растительных остатках или в виде мицелия на всходах озимой пшеницы и падалицы. Весной аскоспоры созревают и разлетаются, становясь первичным источником инфекции для новых посевов (Койшыбаев, 2018). Заражение грибом приводит к снижению фотосинтеза и уменьшению ассимиляционной поверхности листьев. Потери урожая на восприимчивых сортах могут составлять от 10–40 до 50% (Lalošević et al., 2022; Mapuranga et al., 2022). Мучнистая роса может развиваться как на озимой, так и на яровой пшенице на любых стадиях роста растений. Распространение патогена может происходить как конидиями

и мицелием, так и аскоспорами. За время вегетации может развиваться от 10 до 20 генераций конидиального спороношения, причем грибок отличается высокой адаптационной способностью к различным климатическим условиям и крайней вредоносностью (Асхадуллин и др., 2022а).

Мучнистая роса пшеницы относится к числу экономически значимых заболеваний, что обуславливает глобальный интерес к изучению устойчивости сортов, идентификации *Pm* генов и анализу популяций патогена. Для оценки генетического разнообразия и патогенного потенциала *B. graminis* широко применяются методы, основанные на анализе вирулентности и ДНК-маркерах. Ярким примером такого подхода является исследование Liu и соавторов (2015), в котором была проанализирована вирулентность и полиморфизм ISSR локусов у 109 изолятов гриба, представляющих популяцию возбудителя мучнистой росы провинции Сычуань в Китае. Были выделены две группы изолятов с высокой (92 изолята) и низкой (17) вирулентностью. Показано, что многие гены потеряли эффективность. Ген устойчивости *Pm21* был эффективен ко всем популяциям гриба, а *Pm13*, *Pm5b*, *Pm2+6* и *PmXBD* сохранили эффективность. В результате ISSR анализа было выявлено большое генетическое разнообразие среди популяций гриба в Сычуани (Liu et al., 2015). Проанализирована структура вирулентности и генетическое разнообразие популяций *B. graminis* f. sp. *tritici* (Bgt), выделенных из северо-восточного (Ляонин, Хэйлунцзян) и северо-западного (Ганьсу) Китая, на 37 сортах пшеницы, каждый из которых несет известный ген устойчивости к мучнистой росе (*Pm*). Показано, что *Pm21* обеспечил 100% устойчивость ко всем изолятам из всех трех провинций, в то время как *Pm13*, *Pm16*, *Pm18* и *Pm22* показали частичную устойчивость. Популяции гриба были проанализированы с использованием EST-SSR маркеров. Показано, что популяции из разных регионов демонстрируют сильную генетическую дифференциацию (Wu et al., 2019). Эффективность гена *Pm21* для китайских популяций патогена была также подтверждена в работе Zhang с соавторами (Zhang et al., 2022).

Обширное исследование популяций возбудителя мучнистой росы из многих стран мира, в том числе из России, было опубликовано в 2022 г. группой ученых (Klorpe et al., 2022). При анализе 346 изолятов *B. graminis* f. sp. *tritici* из нескольких стран были оценены частоты вирулентности. Было показано, что многие из использовавшихся длительное время генов *Pm* (*Pm1a*–*Pm17*) потеряли эффективность. Масштабное исследование вирулентности *B. graminis* f. sp. *tritici* в Сербии на 1013 изолятах гриба было проведено в период 1995–2013 гг. (Lalošević et al., 2022). На наборе из 20 линий – дифференциаторов с известными *Pm* генами устойчивости к мучнистой росе было идентифицировано 862 уникальных патотипа гриба. Частоты вирулентности для *Pm6*, *Pm7* и *Pm5+8* были высокими в течение 19-летнего периода. Выявлено большое количество генов вирулентности у изолятов гриба и большое генетическое разнообразие популяций патогена, что является наиболее влиятельным фактором для возникновения эпифитотий мучнистой росы.

У пшеницы в настоящее время идентифицировано 92 аллеля в 62 локусах (*Pm1* – *Pm65*), детерминирующих устойчивость к мучнистой росе. Более половины генов

устойчивости к мучнистой росе привнесены в геном мягкой пшеницы от родственных ей видов и родов (Радченко и др., 2020). К генам устойчивости разработаны молекулярные маркеры. С использованием молекулярных маркеров, в китайских сортах были идентифицированы гены *Pm3*, *Pm8*, *Pm16* и *Pm21* (Wu et al., 2021). В другом исследовании в коллекции из 137 диких видов пшеницы и эгилопсов были идентифицированы гены *Pm2*, *Pm4*, *Pm6*, *Pm58* и *Pm68* (Wang et al., 2024). Среди них, три аллеля *Pm4* (*Pm4a*, *Pm4b* и *Pm4f*) были идентифицированы в 4 образцах *T. aestivum* subsp. *spelta*. В этом исследовании были выделены ценные источники устойчивости к мучнистой росе, необходимые для селекции. Нельзя забывать, что отсутствие генетического разнообразия, однородность возделываемых сортов по генам устойчивости к *B. graminis* f. sp. *tritici* создает условия для адаптивной микроэволюции гриба (Радченко и др., 2020). Проводятся работы по картированию новых генов устойчивости к возбудителю мучнистой росы. С использованием популяции F₂ картирован новый ген – кандидат (*PmSN15218*) устойчивости к мучнистой росе на длинном плече хромосомы 2A (Sun et al., 2022). В результате генетического анализа картирующей популяции F₂ было доказано, что один доминирующий ген, предварительно обозначенный *PmCG15-009*, детерминирует устойчивость к изоляту *B. graminis* f. sp. *tritici* E09. Было показано, что *PmCG15-009* локализован на хромосоме 2BL и фланкирован маркерами XCINAU130 и XCINAU143 (Zhang et al., 2023).

В нашей стране большой вклад в изучение генетики устойчивости к мучнистой росе внесли работы Леоновой И. Н. (Леонова, 2019). В результате анализа устойчивости 97 сортов пшеницы было показано, что к западносибирской популяции возбудителя мучнистой росы почти все проанализированные сорта были устойчивы. С использованием ассоциативного картирования были идентифицированы восемь локусов, детерминирующих устойчивость к патогену в хромосомах 1AL, 1DS, 2BL, 5AS, 5DS, 6AL, 6DL и 7AL. В работе были сделаны выводы о том, что QTLs, локализованные на хромосомах 1DS, 5AS и 6AL являются новыми локусами устойчивости. Большое значение имеют и работы Лебедевой Т. В. по генетической детерминации устойчивости к *B. graminis* f. sp. *tritici*, проводящиеся во Всероссийском институте генетических ресурсов растений им. Н. И. Вавилова (ВИР). На обширном материале в результате генетического анализа гибридных популяций F₂ был показан моногенный контроль устойчивости к патогену сортов российской и зарубежной селекции (Лебедева, Зуев, 2015; 2021). В результате исследований образцов пшеницы из коллекции ВИР были идентифицированы перспективные источники устойчивости к мучнистой росе. В работе Лебедевой с соавторами (2019) продемонстрирована высокая эффективность гена *Pm12* к ленинградской популяции *B. graminis* f. sp. *tritici*. Эффективность данного гена против российских популяций возбудителя также подтверждена в серии исследований отечественных ученых, в ходе которых проводился скрининг сортов и коллекционного материала по устойчивости к патогену, позволивший отобрать ценные для селекции резистентные генотипы (Василова и др., 2016; Сочалова и др., 2019, 2021).

Мучнистая роса особо вредоносна для Среднего Поволжья. В селекционных учреждениях Приволжского региона ведутся целенаправленные исследования по созданию генотипов мягкой пшеницы, обладающих устойчивостью к *B. graminis* f. sp. *tritici*. Так, в Самарском НИИСХ им. Н.М. Тулайкова на протяжении многих лет ведется работа по созданию устойчивых к мучнистой росе сортов яровой и озимой пшеницы. Примером этой работы может быть сорт яровой мягкой пшеницы Тулайковская 108 с групповой устойчивостью к мучнистой росе и бурой, стеблевой и желтой ржавчинам (Сюков, 2017). В настоящее время в ФИЦ КазНЦ РАН проводится работа по выведению устойчивых к мучнистой росе сортов. Такие новые сорта, как 100 лет ТАССР, Балкыш, Хазинэ, Чистопольская, Булак, Ситара и Баракат устойчивы к мучнистой росе. Кроме того, вышеперечисленные сорта обладают групповой устойчивостью к листовым болезням пшеницы – сорта 100 лет ТАССР, Балкыш, Хазинэ, Чистопольская, Булак устойчивы кроме мучнистой росы к стеблевой и бурой ржавчинам и темно-бурой пятнистости; сорт Ситара кроме высокой полевой устойчивости к мучнистой росе устойчив к твердой головне, а сорт Баракат – к бурой ржавчине (Асхадуллин и др. 2022b, 2024). К несомненным достижениям последних лет специалистов ФГБНУ ФНЦ ЛК ОП «Пензенский НИИСХ» относится сорт озимой мягкой пшеницы Дарго – высокоустойчивый к мучнистой росе и бурой ржавчине (Косенко, 2025).

Дикie виды – источники генов устойчивости

Очевидной проблемой, касающейся не только отечественных, но и зарубежных сортов, является бедность генофонда пшеницы по многим признакам, в том числе, и по устойчивости к биотическим факторам. Этому способствовала направленность селекции пшеницы исключительно на продуктивность и качество зерна, доминирующая долгое время во всем мире (Wulff, Matthew, 2014). Решением этой проблемы является привлечение материала из генетических банков, таких, например, как коллекция генетических ресурсов растений ВИР, а также использование в селекции диких родственников пшеницы. Виды родов *Aegilops*, *Secale*, *Agropyron*, а также дикие виды пшениц представляют собой ценный и практически неисчерпаемый источник аллелей устойчивости к широкому спектру грибных заболеваний (Olivera et al., 2018; Johansson et al., 2020). Развитие методов клеточной и хромосомной инженерии позволило преодолеть ряд биологических барьеров, таких как нескрещиваемость и стерильность гибридов, что ограничивало возможности межвидовой гибридизации. Благодаря этому стал доступен обширный резервуар генетического разнообразия посредством отдаленной гибридизации пшеницы с дикорастущими и культурными видами злаков. Успешными примерами служат работы по интрогрессии ценных генов от видов следующих родов:

- Род *Agropyron*: *A. intermedium*, *A. bessarabicum*, *A. junceum*, *A. elongatum* (Xu et al., 2012; Zheng et al., 2012);
- Род *Secale*: *S. cereale* (рожь культурная);
- Род *Leymus*: *L. racemosus*, *L. mollis* (Rahmatov et al., 2012).

Показательно, что больше половины генов устойчивости к стеблевой ржавчине *Puccinia graminis* интрогрессированы от диких видов, а из 69 генов устойчивости

пшеницы к возбудителю бурой ржавчины *P. tritici* 29 генов перенесено в *Triticum aestivum* от других видов злаков (Кильчевский, Хотылева, 2008). Эффективному использованию интрогрессивных генов устойчивости в коммерческих сортах пшеницы препятствуют две основные проблемы – это одновременное введение агрономически вредных признаков, сцепленных с генами устойчивости и быстрое преодоление патогеном моногенной устойчивости. Работы по изучению интрогрессивных линий и использованию их генетического потенциала в селекционном процессе проводятся во всем мире (Rawat et al., 2011; Wulff, Matthew, 2014; Singh et al., 2016; Ali et al., 2016; Rakszegi et al., 2017; Wang et al., 2020; Donget et al., 2020). Селекция на иммунитет с использованием интрогрессивных линий активно ведется в селекционных центрах Российской Федерации. Так, в Западной Сибири (Омский ГАУ) начата работа по созданию сортов яровой пшеницы, устойчивых к стеблевой ржавчине с привлечением источников, созданных в СИММУТ (Шаманин и др., 2012). В Московском НИИСХ «Немчиновка» получены озимые и яровые интрогрессивные линии мягкой пшеницы с чужеродным генетическим материалом видов *Ae. speltoides*, *Ae. triuncialis*, *S. cereale*, устойчивые к бурой и стеблевой ржавчинам. С использованием этих линий создан оригинальный исходный селекционный материал яровой пшеницы с несколькими генами устойчивости к расе возбудителя стеблевой ржавчины Ug99 (Baranova et al., 2016; Lapochkina et al., 2017, Лапочкина и др., 2021). Наличие пшенично-ржаной транслокации 1RS.1BL, несущей комплекс сцепленных генов устойчивости к болезням – бурой, стеблевой и желтой ржавчинам и мучнистой росе (*Lr26*, *Sr31*, *Yr9* и *Pm8*), было выявлено в сортах селекции КНИИСХ (Беспалова и др., 2012; Баранова, 2020; Baranova et al., 2023). Сотрудниками ФГБНУ ИЦиГ СО РАН проводятся исследования сортов и линий пшеницы с генетическим материалом от диких видов, таких как *Ae. speltoides* (Адолина, Салина, 2007; Адолина и др., 2012, Петраш и др., 2016), *T. timopheevii* (Мальчиков и др., 2015; Леонова, Будашкина, 2016), *Thinopyrum intermedium* (Salina et al., 2015). Результатом успешной кооперации между ФГБНУ «СибНИИСХ» и ФГБНУ ИЦиГ СО РАН стало создание для условий Западной Сибири и Урала нового поколения коммерческих сортов яровой мягкой пшеницы, обладающих комплексной устойчивостью. Стратегическое привлечение доноров чужеродных генов в скрещивания позволило селекционерам СибНИИСХ вывести такие сорта, как Омская 37, Омская 38, Омская 41 и ряд конкурентоспособных линий. Накопление обширной коллекции линий с различными интрогрессиями, в свою очередь, создало основу для пирамидирования генов, контролирующих устойчивость к биотическим и абиотическим стрессам (Белан и др., 2017). В лаборатории генетики и цитологии ФАНЦ Юго-Востока получена коллекция оригинальных интрогрессивных линий яровой мягкой пшеницы с устойчивостью к комплексу патогенов (возбудителям мучнистой росы, желтой пятнистости, бурой, желтой и стеблевой ржавчины), в том числе и к расе *P. graminis* f. sp. *tritici* Ug99 (Баранова и др., 2023; Сибикеев и др., 2011; Сибикеев и др., 2018; Сибикеев и др., 2021).

Современные подходы в селекции пшеницы

В условиях сопряженной эволюции патогенов и растения-хозяина, когда появляются новые разновидности

возбудителей болезней, а гены устойчивости теряют эффективность и, кроме того, генетическое разнообразие по генам устойчивости в коммерческих сортах пшеницы крайне низко, появляется острая необходимость в идентификации и картировании новых генов устойчивости к болезням. Сегодня разработка молекулярных маркеров для маркер-ориентированной селекции, картирование QTL, поиск интрогрессий при отдаленной гибридизации, геномная селекция, полногеномный поиск ассоциаций (Genome-Wide Association Study (GWAS)) и т.д. значительно упрощаются с появлением полных и правильно аннотированных сборок геномов сельскохозяйственных растений. Все это стало возможным благодаря развитию технологий высокопроизводительного секвенирования. Однонуклеотидные полиморфизмы (SNP), идентифицированные с помощью полногеномного секвенирования (Whole Genome Sequencing (WGS)), служат маркерами для связи между генотипами и фенотипами. Полногеномное секвенирование может идентифицировать миллионы SNP, но для выполнения большинства прикладных задач такая высокая плотность SNP на генетических картах не требуется. Подходы с низким покрытием при секвенировании включают секвенирование подмножества мест, распределенных по всему геному, для уменьшения сложности генома и быстрого генотипирования образцов с использованием маркеров SNP. Генотипирование с помощью секвенирования (Genotyping-by-Sequencing (GBS)), LP-WGS метод секвенирования с низким покрытием генома (Low-Pass Whole Genome Sequencing) (Elshire et al., 2011), активно применяются в геномной селекции, картировании генов и поиске ассоциаций по всему геному у разных видов сельскохозяйственных культур (Poland et al., 2012; Liu et al., 2014; Sonah et al., 2015; Wu et al., 2016; Furuta et al., 2017). Недавно разработанный метод генотипирования путем секвенирования (GBS) применяется для генетического картирования, выявления молекулярных маркеров и геномной селекции (Pronozin et al., 2023). Так, с использованием метода GBS на картирующей популяции F₂ от скрещивания устойчивого и восприимчивого родителей были выявлены 8 генов-кандидатов, детерминирующих устойчивость *Brassica oleracea* к расе 1 бактерии *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* (Lu et al., 2023). Также с использованием метода GBS индийскими учеными впервые были картированы три QTL локуса, отвечающие за устойчивость китайской горькой тыквы к вирусу желтой мозаики (YMD) (Kaur et al., 2021). Что касается применения данного подхода к генотипированию пшеницы

и картированию новых генов, то с использованием 28644 GBS маркеров была построена консенсусная карта пшеничных хромосом (Li et al., 2015). В 2020 г. вышла статья, посвященная картированию генов устойчивости к стеблевой ржавчине (Edae et al., 2020). Всего было оценено 250 линий североамериканской яровой пшеницы на стадии проростков на устойчивость к семи изолятам *P. graminis* f. sp. *tritici*: TKKTP, TKTTF, TKTTF, TRTTF, TTRTF, TTKSK и TTKTT. Линии были генотипированы методом GBS, и 9042 SNP были использованы для идентификации участков хромосом, связанных с устойчивостью к семи изолятам гриба. Сильные сигналы ассоциации были обнаружены на хромосомах 6BL (устойчивость к расе TTRTF) и 4BS (устойчивость к расе TTKSK и TTKTT). Интересное исследование было опубликовано в 2023 г. – картирование гена устойчивости пшеницы *Gbl* к обыкновенной злаковой тле (*Schizaphis graminum*) (Xu et al., 2023). В работе американских ученых, с использованием картирующей популяций RIL линий, методом GBS было картировано несколько QTL, детерминирующих устойчивость к стеблевой ржавчине (Bajgain et al., 2016). Так же, у мягкой пшеницы с помощью GBS были обнаружены новые QTL и гены кандидаты устойчивости к желтой (*Yr*) и листовой (*Lr*) ржавчинам и фузариозу колоса (Saleem et al., 2022; Mir et al., 2023), кроме того, GBS позволяет картировать интрогрессии в геноме пшеницы при межвидовой гибридизации.

Непосредственным приложением достижений геномики стала маркер-ориентированная селекция. Этот подход позволяет вести отбор непосредственно по генотипу – наличию целевых генов, с использованием молекулярных маркеров. Как упоминалось выше, молекулярные маркеры разработаны для многих генов устойчивости. Для пшеницы существует сайт <https://maswheat.ucdavis.edu/>, где представлены маркеры генов устойчивости к стеблевой, бурой и желтой ржавчинам, а также к фузариозу колоса, валидированные и рекомендованные для MAS. Аналогичный сайт (<https://masrusplants.ru>) к настоящему времени разработан в России – в ФГБНУ ИЦиГ СО РАН. На сайте представлены не только маркеры генов устойчивости пшеницы к болезням, но и приведены сорта и гибридные линии, в которых идентифицированы соответствующие гены. Маркер-ориентированная селекция активно применяется в мире, с ее использованием созданы, например, индийские сорта, устойчивые к ржавчинным заболеваниям HD2967, HD2733 и HD2932 (Mallick et al., 2021).

Заключение

В связи с усилением вредоносности и распространением таких значимых патогенов, как возбудители стеблевой и бурой ржавчины, желтой пятнистости и мучнистой росы, во всем мире проводятся работы по анализу популяций грибов по признаку вирулентности, определению расового состава, определению генетической структуры популяций как на основе SNP полиморфизма, так и по SSR локусам. Проводится анализ сортов и селекционных линий по устойчивости к патогенам и идентификации генов устойчивости с использованием молекулярных маркеров. Ведутся работы по поиску и картированию новых генов устойчивости. Активно ведется селекционная работа по

выведению устойчивых сортов. В условиях сопряженной эволюции патогена и растения-хозяина, опережающая селекция на устойчивость всегда будет иметь первостепенное значение (Вавилов, 1986). Создание и возделывание устойчивых сортов – это наиболее экологичный и рациональный способ борьбы с болезнями и вредителями (Радченко и др., 2020; Колесова и др., 2020, Randhawa et al., 2018; Basnet et al., 2022) и условие обеспечения продовольственной безопасности нашей страны.

Создание исходного материала для селекции на устойчивость является острой необходимостью для России. Одной из общемировых проблем, возникших в результате

длительной селекционной работы, сфокусированной исключительно на продуктивности и качестве зерна, стало значительное снижение генетического разнообразия пшеницы. Это привело к утрате таких ценных признаков, как устойчивость к биотическим и абиотическим факторам, в частности, устойчивость к грибным болезням (Wulff, Matthew, 2014). Так, устойчивость сортов российской селекции к возбудителю стеблевой ржавчины в основном детерминирована генами *Sr31* и *Sr25*. Ген *Sr25* в настоящее время сохраняет эффективность против западносибирских популяций патогена, однако, как упоминалось выше, он утратил эффективность против поволжских популяций гриба.

Расширение генетической основы сортов, получение селекционного материала, разнообразного по генам устойчивости является чрезвычайно актуальным. Проблема поиска новых генов устойчивости успешно решается использованием в селекции родственных видов пшениц, а также представителей родов *Aegilops*, *Secale* и *Agropyron*. Использование современных методов, таких как маркер-ориентированная и геномная селекция, встроенных как инструмент в классический селекционный процесс, наряду с изучением популяций грибов по признаку вирулентности, расширят наши знания об эффективных генах устойчивости, что позволит создавать устойчивые сорта, так необходимые для России в современных условиях.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке РФФИ, проект №25-16-00287, <https://ias.rscf.ru/ext/shot/10457251>.

Библиографический список (References)

- Адонина ИГ, Петраш НВ, Тимонова ЕМ, Христов ЮА, Салина ЕА (2012) Создание и изучение устойчивых к листовой ржавчине линий мягкой пшеницы с транслокациями от *Aegilops speltoides* Tausch. *Генетика*. 48(4):488–494
- Адонина ИГ, Салина ЕА (2007) Механизмы изменчивости субтеломерных повторов «Spelt1» в потомстве интрогрессивной линии *T. aestivum* L. *Ae. speltoides* Tausch. *Генетика*. 43(4):567–569
- Андреев ЛН, Плотникова ЮМ (1989) *Ржавчина пшеницы: цитология и физиология*. М.: Наука. 301 с.
- Андропова АЕ (2001) Пиренофороз озимой пшеницы на юго-западе России. *Защита и карантин растений*. 5:32
- Асхадуллин ДФ, Асхадуллин ДФ, Василова НЗ, Зуев ЕВ и др (2022a) Источники устойчивости яровой мягкой пшеницы к мучнистой росе. *Аграрный научный журнал*. 10:10–15. <http://dx.doi.org/10.28983/asj.y2022i10pp10-15>
- Асхадуллин ДФ, Асхадуллин ДФ, Василова НЗ, Тазутдинова МР, Хусаинова ИИ, Багавиева ЭЗ, Баранова ОА (2022b) Реакция яровой мягкой пшеницы на возбудителей твердой головни (*Tilletia caries* и *T. laevis*) в условиях Татарстана. *Зерновое хозяйство России*. 14(3):89–94. DOI: 10.31367/2079-8725-2022-81-3-89-9
- Асхадуллин ДФ, Асхадуллин ДФ, Василова НЗ, Тазутдинова ЕВ и др (2023) Характеристика эффективности генов устойчивости к листовой бурой ржавчине яровой пшеницы в условиях Республики Татарстан. *Зерновое хозяйство России*. 15(4):109–113. <https://doi.org/10.31367/2079-8725-2023-87-4-109-113>
- Асхадуллин ДФ, Асхадуллин ДФ, Василова НЗ, Тазутдинова МР, Хусаинова ИИ, Гайфуллина ГР (2024) Характеристика сорта яровой мягкой пшеницы Балкыш. *Зерновое хозяйство России*. 16(2):36–42. DOI: 10.31367/2079-8725-2024-91-2-36-42
- Баранова ОА (2020) Молекулярная идентификация генов устойчивости к стеблевой ржавчине у новых допущенных к использованию сортов пшеницы. *Вестник защиты растений*. 103(2):113–118. <https://doi.org/10.31993/2308-6459-2020-103-2-4936>
- Баранова ОА, Сибикеев СН, Дружин АЕ, Созина ИД (2021) Потеря эффективности генов устойчивости к стеблевой ржавчине *Sr25* и *Sr6Agi* на территории Нижнего Поволжья. *Вестник защиты растений*. 104(2):105–112. <https://doi.org/10.31993/2308-6459-2021-104-2-14994>
- Баранова ОА, Адонина ИГ, Сибикеев СН (2024) Молекулярно-цитогенетическая характеристика новых интрогрессивных линий яровой мягкой пшеницы, устойчивых к стеблевой ржавчине. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 28(4):377–386. <https://doi.org/10.18699/vjgb-24-43>
- Баранова ОА, Сибикеев С., Конькова ЭА (2024) Анализ вирулентности поволжских популяций *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* 2022–2023 гг. В сб.: *Современная микология в России. Материалы Международного микологического Форума*. Москва. С. 236–238
- Белан ИА, Россеева ЛП, Мешкова ЛВ, Блохина НП и др (2017) Создание сортов мягкой пшеницы, устойчивых к грибным заболеваниям, для условий Западной Сибири и Урала. *Вестник Алтайского государственного аграрного университета*. 147(1):5–14
- Беспалова ЛА, Васильев АВ, Аблова ИБ, Филобок ВА и др (2012) Применение молекулярных маркеров в селекции пшеницы в Краснодарском НИИСХ им. П.П. Лукьяненко. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 16(1):37–43
- Вавилов НИ (1986) *Иммунитет растений к инфекционным заболеваниям*. М.: Наука. 519 с.
- Василова НЗ, Асхадуллин ДФ, Асхадуллин ДФ, Багавиева ЭЗ и др (2016) Полевая устойчивость образцов яровой мягкой пшеницы к *Erysiphe (Blumeria) graminis* в условиях Предкамской зоны Республики Татарстан. *Зерновое хозяйство России*. 6:59–62
- Волкова ГВ, Синяк ЕВ (2011) Эффективные гены устойчивости пшеницы к возбудителю стеблевой ржавчины пшеницы на юге России. *Наука Кубани*. 2:34–36.
- Волкова ГВ, Синяк ЕВ, Балапанов ИМ (2010) Стеблевая ржавчина пшеницы на Северном Кавказе: распространение, внутривидовая структура и изменчивость по вирулентности. *Наука Кубани*. 2:38–41
- Волуевич ЕА (2013) Генетические подходы в селекции мягкой пшеницы на устойчивость к стеблевой ржавчине. *Молекулярная и прикладная генетика*. 16:72–81.
- Гранин ЕФ, Монастырская ЭМ, Краева ГА, Кочубей КЮ (1989) Пиренофороз озимой пшеницы на Северном Кавказе. *Защита растений*. 1:21

- Гулятьева ЕИ (2018) *Генетическая структура популяций Puccinia trititina в России и ее изменчивость под влиянием растения-хозяина: дис. ... д-ра биол. наук.* Санкт-Петербург-Пушкин. 42 с.
- Гулятьева ЕИ, Алпатъева НВ (2011) Устойчивость к бурой ржавчине сортов пшеницы, испытываемых на госсортоучастках Северо-запада РФ. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 168:95–106
- Гулятьева ЕИ, Аристова МК, Шайдаюк ЕЛ, МIRONENKO НВ и др (2017) Генетическая дифференциация *Puccinia trititina* Erikss. на территории России. *Генетика*. 53(9):1053–1060. <https://doi.org/10.7868/S0016675817070037>
- Гулятьева ЕИ, Баранова ОА (2010) Тенденции изменчивости популяций *Puccinia trititina* под влиянием выращиваемых сортов пшеницы и эффективность *Lr*-генов в основных зернопроизводящих регионах РФ. В сб.: *Технологии создания и использования сортов и гибридов с групповой и комплексной устойчивостью к вредным организмам в защите растений*. СПб: ВНИИЗР. С. 26–48
- Гулятьева ЕИ, Сибикеев СН, Дружин АЕ, Шайдаюк ЕЛ (2020) Расширение генетического разнообразия сортов яровой мягкой пшеницы по устойчивости к бурой ржавчине (*Puccinia trititina* Erikss.) в Нижнем Поволжье. *Сельскохозяйственная биология*. 55(1):27–44. <https://doi.org/10.15389/agrobiology.2020.1.27rus>
- Гулятьева ЕИ, Шайдаюк ЕЛ, Веселова ВВ, Смирнова РЕ, Зуев ЕВ, Хакимова АГ, Митрофанова ОП (2022) Разнообразие новых российских сортов мягкой пшеницы по генам устойчивости к бурой ржавчине. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 183(4):208–218. <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2022-4-208-218>
- Долженко ДО, Мальчиков ПН, Зуева АА, Менибаев АИ и др (2022) Перспективы селекции озимой мягкой пшеницы на устойчивость к бурой ржавчине с использованием молекулярных маркеров. *Известия Самарского научного центра Российской академии наук. Сельскохозяйственные науки*. 1(2(2)):44–50. <https://doi.org/10.37313/2782-6562-2022-1-2-44-50>
- Иванова ОВ (2013) *Источники устойчивости яровой пшеницы к бурой ржавчине и изменчивость структуры популяции возбудителя в условиях Нижнего Поволжья: автореф. дис. ... канд. биол. наук.* Саратов. 24 с.
- Иванова ОВ, Маркелова ТС (2011) Динамика структуры популяции *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* Rob. et Desm. в Поволжье. *Защита и карантин растений*. 9:20–21.
- Кельбин ВН, Сколотнева ЕС, Салина Е.А. (2020) Возможности и перспективы формирования генетической защиты мягкой пшеницы от стеблевой ржавчины в Западной Сибири. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 24(8):821–828. <http://doi.org/10.18699/VJ20.679>
- Кильчевский АВ, Хотылева ЛВ (2008) *Генетические основы селекции растений. В 4 т. Т. 1. Общая генетика растений*. Минск: Белорус. наука. 551 с.
- Коваленко ЕД, Жемчужина АИ, Киселева МИ, Коломиец ТМ и др (2012) Современное состояние популяций возбудителя бурой ржавчины и создание генбанка источников и доноров устойчивости пшеницы. В сб.: *Иммуногенетическая защита сельскохозяйственных культур от болезней: теория и практика. Материалы Международной научно-практической конференции, посвященной 125-летию со дня рождения Н.И. Вавилова*. Большие Вяземы. С. 69–80
- Коваленко НМ, Шайдаюк ЕЛ, Гулятьева ЕИ (2022) Характеристика устойчивости районированных сортов мягкой пшеницы к возбудителю желтой пятнистости. *Биотехнология и селекция растений* 5(2):15–24. <http://doi.org/10.30901/2658-6266-2022-2-03>
- Койшыбаев М (2018) *Болезни пшеницы: монография*. Анкара: ФАО. 365 с.
- Колесова МА, Чикида НН, Белоусова МХ, Тырышкин ЛГ (2020) Эффективная устойчивость образцов рода *Aegilops* L. к мучнистой росе. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 181(3):135–140. <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2020-3-135-140>
- Конькова ЭА (2018) Структура популяции *Puccinia trititina* Erikss. на посевах озимой и яровой мягкой пшеницы в Саратовской области. *Вестник защиты растений*. 4(98):44–49. [https://doi.org/10.31993/2308-6459-2018-4\(98\)-44-49](https://doi.org/10.31993/2308-6459-2018-4(98)-44-49)
- Конькова ЭА, Лящева СВ (2020) Желтая пятнистость листьев озимой мягкой пшеницы в Саратовской области. *Зерновое хозяйство России*. 3(69):67–71.
- Косенко СВ (2025) Дарго: новый высокоурожайный сорт озимой мягкой пшеницы с устойчивостью к мучнистой росе и бурой ржавчине. *Зерновое хозяйство России*. 17(4):16–20. DOI: 10.31367/2079-8725-2025-99-4-16-20
- Кохметова АМ, Атишова МН (2012) Идентификация источников устойчивости к стеблевой ржавчине пшеницы с использованием молекулярных маркеров. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 16(1):132–141
- Кремнева ОЮ, Волкова ГВ (2007) Структура популяции *Pyrenophora tritici-repentis* на Северном Кавказе по вирулентности и морфолого-культуральным признакам. *Микология и фитопатология*. 41(4):356–361
- Лапочкина ИФ, Гайнуллин НР, Баранова ОА, Коваленко НМ и др (2021) Комплексная устойчивость линий яровой и озимой мягкой пшеницы к биотическим и абиотическим стрессам. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 25(7):723–731. <https://doi.org/10.18699/VJ21.082>
- Лебедев ВВ (1998) *Ржавчина пшеницы в Нижнем Поволжье*. Саратов. 296 с.
- Лебедева ТВ, Зуев ЕВ (2015) Изучение устойчивости к мучнистой росе (*Blumeria graminis* f. sp. *tritici* Golov.) сортов мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.). *Достижения науки и техники АПК*. 29(7):17–19.
- Лебедева ТВ, Зуев ЕВ (2021) Генетический контроль ювенильной устойчивости к мучнистой росе образцов яровой мягкой пшеницы коллекции ВИР. *Vavilovia*. 4(1):25–35
- Лебедева ТВ, Зуев ЕВ, Брыкова АН (2019) Перспективность использования современных европейских сортов яровой мягкой пшеницы для селекции на устойчивость к мучнистой росе в Северо-Западном регионе РФ. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 180(4):170–176
- Левитин ММ, Афанасенко ОС, Гагкаева ТЮ, Ганнибал ФБ и др (2019) Популяционные исследования грибов – возбудителей болезней зерновых культур. *Вестник защиты растений*. 4(102):5–16. <https://doi.org/10.31993/2308-6459-2019-4-102-5-16>
- Леонова ИН (2013) Молекулярные маркеры: использование в селекции зерновых культур для идентификации,

- интрогрессии и пирамидирования генов. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 17(2):314–325
- Леонова ИН, Будашкина ЕБ (2016) Изучение признаков продуктивности у интрогрессивных линий *T. aestivum*/*T. timopheevii*, устойчивых к грибным болезням. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 20(3):311–319. <https://doi.org/10.18699/VJ16.120>
- Мальчиков ПН, Мясникова МГ, Леонова ИН, Салина ЕА (2015) Интрогрессия устойчивости к мучнистой росе (*Blumeria graminis* DC.F. *Tritici*) от *Triticum timopheevii* Zhuk. и *Triticum dicoccum* Shuebl. в геном *Triticum durum* Desf. *Зерновое хозяйство России*. 2:134–144
- Маркелова ТС (2007) Изучение структуры и изменчивости популяций бурой ржавчины пшеницы в Поволжье. *Агро XXI*. 4–6:37–39
- Маркелова ТС, Иванова ОВ (2012) Устойчивость образцов яровой и озимой пшеницы к желтой пятнистости листьев в условиях нижнего Поволжья. *Сельскохозяйственная биология*. 47(3):118–121
- Мешкова ЛВ, Росеева ЛП, Шрейдер ЕР, Сидоров АВ (2008) Вирулентность патотипов возбудителя бурой ржавчины пшеницы к *ThLr9* в регионах Сибири и Урала. В сб.: *Вторая Всероссийская конференция «Современные проблемы иммунитета растений к вредным организмам»*. СПб. С. 70–73
- Мироненко НВ, Баранова ОА, Коваленко НМ, Михайлова ЛА (2015) Распространение гена *ToxA* в популяциях *Puccinia tritici-repentis* на Северном Кавказе и Северо-Западе России. *Микология и фитопатология*. 49(5):325–329
- Мироненко НВ, Коваленко НМ, Баранова ОА (2019) Характеристика географически отдаленных популяций *Puccinia tritici-repentis* по вирулентности и генам токсинообразования *ToxA* и *ToxB*. *Вестник защиты растений*. 1(99):24–29. [http://doi.org/10.31993/2308-6459-2019-1\(99\)-24-29](http://doi.org/10.31993/2308-6459-2019-1(99)-24-29)
- Мироненко НВ, Коваленко НМ, Баранова ОА, Митрофанова ОП (2023) Устойчивость стародавней озимой мягкой пшеницы к желтой пятнистости. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 184(4):205–214. <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2023-4-205-214>
- Мироненко НВ, Орина АС, Коваленко НМ, Зубко Н. (2024а) Расовый состав и изменчивость гена *ToxA* в географически отдаленных популяциях *Puccinia tritici-repentis*. *Микология и фитопатология*. 58(3):246–253
- Мироненко НВ, Коваленко НМ, Баранова ОА, Хакимова АГ и др (2024b) Ювенильная устойчивость озимых и яровых сортов мягкой пшеницы к *Puccinia tritici-repentis*. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 185(2):95–105. <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2024-2-95-105>
- Михайлова ЛА (1995) Структура популяций возбудителя бурой ржавчины пшеницы. III Оценка степени сходства популяций на территории СНГ в 1988–1990 гг. *Микология и фитопатология*. 29(3):45–51
- Михайлова ЛА (1995) Структура популяций возбудителя бурой ржавчины пшеницы на территории СНГ. IV. Оценка степени сходства популяций на территории СНГ в 1988–1990 гг. *Микология и фитопатология*. 30(3):84–90
- Михайлова ЛА (2006) *Генетика взаимоотношений возбудителя бурой ржавчины и пшеницы*. Санкт-Петербург: ВИЗР. 80 с.
- Михайлова ЛА, Васильев СВ (1985) Ареалы популяций возбудителя листовой ржавчины пшеницы. *Микология и фитопатология*. 19(2):158–163.
- Михайлова ЛА, Коваленко НМ, Мироненко НВ, Росеева ЛП (2015) Популяции *Puccinia tritici-repentis* на территории России. *Микология и фитопатология*. 49(4):257–261
- Одинцова ИГ, Пешуа ХО (1984) О сложности локуса *Lr23*, контролирующего устойчивость пшеницы к бурой ржавчине. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции*. 85:13–19
- Павлюшин ВА, Долженко ВИ, Шпанев АМ, Лаптев АБ и др (2015) Интегрированная защита озимой пшеницы. *Защита и карантин растений*. 5:38–71
- Петраш НВ, Леонова ИН, Адонина ИГ, Салина ЕА (2016) Влияние транслокаций от *Aegilops speltoides* Tausch на устойчивость к грибным болезням и продуктивность мягкой пшеницы. *Генетика*. 52(12):1407–1417. <https://doi.org/10.7868/S0016675816120092>
- Радченко ЕЕ, Абдуллаев РА, Анисимова ИН (2020) Генетическое разнообразие зерновых культур по устойчивости к мучнистой росе. *Экологическая генетика*. 18(1):59–78. <https://doi.org/10.17816/ecogen14530>
- Садыгова МК (1994) *Вредоносность бурой ржавчины и селекционная защита яровой пшеницы от нее в Поволжье: автореф. дис. ... канд. биол. наук*. Москва. 20 с.
- Сибикеев СН, Дружин АЕ, Власовец ЛТ, Калинцева ТВ и др (2018) Стратегия использования интрогрессивных генов устойчивости к листовой ржавчине в селекции яровой мягкой пшеницы. *Аграрный вестник Юго-Востока*. 2(19):15–16
- Сибикеев СН, Конькова ЭА, Салмова МФ (2020) Характеристика вирулентности возбудителя бурой ржавчины мягкой пшеницы в условиях саратовской области. *Аграрный научный журнал*. 9:40–44. <https://doi.org/10.28983/asj.y2020i9pp40-44>
- Сибикеев СН, Крупнов ВА (2007) Эволюция листовой ржавчины и защита от нее пшеницы в Поволжье. *Вестник Саратовского Гос. Университета им. Вавилова. Спецвыпуск*. С. 92–94
- Сибикеев СН, Маркелова ТС, Дружин АЕ, Веденеева МЛ и др (2011) Оценка набора интрогрессивных линий яровой мягкой пшеницы селекции НИИСХ Юго-Востока на устойчивость к расе стеблевой ржавчины Ug99+Sr24 (TTKST). *Доклады РАСХН*. 2:3–5
- Синяк ЕВ, Волкова ГВ, Надыкта ВД (2013) Характеристика популяций *Puccinia graminis* f.sp. *tritici* по вирулентности в Северо-Кавказском регионе России. *Доклады РАСХН*. 6:27–30
- Сколотнева ЕС, Кельбин ВН, Моргунов АИ, Бойко НИ и др (2020) Расовый состав новосибирской популяции *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*. *Микология и фитопатология*. 54(1):49–58. <https://doi.org/10.31857/S0026364820010092>
- Сколотнева ЕС, Лаприна ЮВ, Баранова ОА, Коломиец ТМ и др (2023) Характеристика популяций *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*, существующих на мягкой пшенице в Поволжском и Центральном регионах России, по

- микросателлитным локусам. *Письма в Вавиловский журнал генетики и селекции* 9(4):201–208. <https://doi.org/10.18699/LettersVJ-2023-9-2>
- Сорокина ГК, Смирнова ЛА, Лангаева ВК (1990) *Использование эффективных Lr-генов в селекции пшеницы на устойчивость к бурой ржавчине: Методические рекомендации*. М.: ВНИИФ, ВАСХНИЛ. 31 с.
- Сочалова ЛП, Зуев ЕВ, Пискарев ВВ (2021) Оценка устойчивости генетически разнообразных образцов мягкой пшеницы (*Triticum aestivum* L.) к поражению *Blumeria graminis* в условиях Новосибирской области. *Достижения науки и техники АПК*. 35(10):39–44. https://doi.org/10.53859/02352451_2021_35_10_39
- Сочалова ЛП, Пискарев ВВ (2019) Устойчивость образцов мягкой пшеницы к *Blumeria graminis* и *Puccinia recondita* с известными генами устойчивости. *Достижения науки и техники АПК*. 33(11):34–42. <https://doi.org/10.24411/0235-2451-2019-11108>
- Степанов КМ (1975) *Ржавчина зерновых культур*. Л.: Колос. 72 с.
- Сюков ВВ (2016) *Листовая бурая ржавчина: фитопатологические и селекционно-генетические аспекты*. Самара. 145 с.
- Сюков ВВ, Вьюшков АА, Поротькин СЕ (2017) Сорт яровой мягкой пшеницы Тулайковская 108. *Зерновое хозяйство России*. (4):1–7
- Сюков ВВ, Менибаев АИ, Зуева АА (2018) Селекция яровой мягкой пшеницы на устойчивость к листовой бурой ржавчине в Самарском НИИСХ. *Известия Самарского научного центра Российской академии наук*. 20(2-3(82)):533–535
- Тырышкин ЛГ, Захаров ВГ, Сюков ВВ (2014) Сравнительная характеристика вирулентности *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici* Eriks в Среднем Поволжье. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 18(2):373–377
- Чумаков АЕ (1969) *Ржавчина пшеницы и борьба с ней*. М.: Колос. 9 с.
- Шаманин ВП, Моргунов АИ, Манес Я, Зеленский ЮИ и др (2012) Селекционно-генетическая оценка популяций яровой мягкой пшеницы Сибирского питомника челночной селекции СИММИТ. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 16(1):21–32
- Шаманин ВП, Потоцкая ИВ, Шепелев СС, Пожерукова ВЕ и др (2020) Стеблевая ржавчина в Западной Сибири – расовый состав и эффективные гены устойчивости. *Вавиловский журнал генетики и селекции*. 24(2):131–138. <https://doi.org/10.18699/VJ20.608>
- Admassu B, Friedt W, Ordon F (2010) Genetic characterization of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* populations from Ethiopia by SSRs. *Journal of Phytopathology* 158:806–812. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0434.2010.01702.x>
- Ali N, Heslop-Harrison JS, Ahmad H, Graybosch RA (2016) Introgression of chromosome segments from multiple alien species in wheat breeding lines with wheat streak mosaic virus resistance. *Heredity* 117(2):114–23. <https://doi.org/10.1038/hdy.2016.36>
- Andrie RM, Schoch CL, Hedges R, Spatafora JW et al (2008) Homologs of ToxB, a host-selective toxin gene from *Pyrenophora tritici-repentis*, are present in the genome of sister-species *Pyrenophora bromi* and other members of the Ascomycota. *Fungal Genetics and Biology* 45(3):363–77. <https://doi.org/10.1016/j.fgb.2007.10.014>
- Ashagre ZA (2022) Detection of wheat stem rust (*Puccinia graminis* f. sp. *tritici*) physiological races from major wheat producing regions of Ethiopia. *Aquaculture and Fisheries Studies* 4:1–6
- Bajgain P, Rouse MN, Tsilo TJ, Macharia GK et al (2016) Nested Association Mapping of Stem Rust Resistance in Wheat Using Genotyping by Sequencing. *PLoS ONE* 11(5): e0155760. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0155760>
- Baranova O, Solyanikova V, Kyrova E, Kon'kova E et al (2023) Evaluation of Resistance to Stem Rust and Identification of Sr Genes in Russian Spring and Winter Wheat Cultivars in the Volga Region. *Agriculture* 13:635. <https://doi.org/10.3390/agriculture13030635>
- Baranova OA, Anisimova AV, Lapochkina IF, et al (2016) Identification Of Sr Genes In New Common Wheat Sources Of Resistance To Stem Rust Race Ug99 Using Molecular Markers. *Russian Journal of Genetics: Applied Research* 6(3):344–350
- Baranova OA, Sibikeev SN, Druzhin AE (2019) Molecular identification of the stem rust resistance genes in the introgression lines of spring bread wheat. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding* 23(3):296–303. <https://doi.org/10.18699/VJ19.494>
- Basnet B, Juliana P, Bhattarai K, Upreti U (2022) A Review on Major Rust Resistance Gene and Amino Acid Changes on Wheat (*Triticum aestivum* L.). *SSRN Electronic Journal*. <https://ssrn.com/abstract=4258549> or <http://dx.doi.org/10.2139/ssrn.4258549>
- Berlin A, Rahmatov M, Muminjanov H, Yuen J (2015) Sexual reproduction contributes to genotypic variation in the population of *Puccinia graminis* in Tajikistan. *European Journal of Plant Pathology* 141:159–168. <https://doi.org/10.1007/s10658-014-0534-2>
- Chu CG, Chao S, Friesen TL, Faris JD et al (2010) Identification of novel tan spot resistance QTLs using an SSR-based linkage map of tetraploid wheat. *Molecular Breeding* 25(2):327–338. <https://doi.org/10.1007/s11032-009-9335-2>
- Ciuffetti LM, Manning VA, Pandelova I, Betts MF, Martinez JP (2010) Host-selective toxins, Ptr ToxA and Ptr ToxB, as necrotrophic effectors in the *Pyrenophora tritici-repentis*-wheat interaction. *New Phytologist* 187:911–919. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2010.03362.x>
- Ciuffetti LM, Tuori RP, Gaventa JM (1997) A single gene encodes a selective toxin causal to the development of tan spot of wheat. *The Plant Cell* 9:135–144
- Dinglasan E, Godwin ID, Mortlock MY, Hickey LT (2016) Resistance to yellow spot in wheat grown under accelerated growth conditions. *Euphytica* 209:693–707
- Dinglasan E, Godwin ID, Phan HTT, Tan K-C et al (2017) Vavilov wheat accessions provide useful sources of resistance to tan spot (syn. yellow spot) of wheat. *Plant Pathology* 66:1076–1087
- Dinglasan EG, Singh D, Shankar M, Afanasenko O et al (2019) Discovering new alleles for yellow spot resistance in the Vavilov wheat collection. *Theoretical and Applied Genetics* 132:149–162. <https://doi.org/10.1007/s00122-018-3204-5>
- Dong Z, Ma C, Tian X, Zhu C, et al (2020) Genome-wide impacts of alien chromatin introgression on wheat gene

- transcriptions. *Scientific Reports* 10:4801. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-61888-1>
- Eade EA, Rouse MN (2020) Association mapping of resistance to emerging stem rust pathogen races in spring wheat using genotyping-by-sequencing. *The Plant Genome* 13(3):e20050. <https://doi.org/10.1002/tpg2.20050>
- Elshire RJ, Glaubitz JC, Sun Q, Poland JA et al (2011) A robust, simple genotyping-by-sequencing (GBS) approach for high diversity species. *PLoS One* 6(5):e19379. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0019379>
- Faris JD, Overlander ME, Kariyawasam GK, Carter A et al (2020) Identification of a major dominant gene for race-nonspecific tan spot resistance in wild emmer wheat. *Theoretical and Applied Genetics* 133(3):829–841. <https://doi.org/10.1007/s00122-019-03509-8>
- Faris JD, Liu Z, Xu SS (2013) Genetics of tan spot resistance in wheat. *Theor Appl Genet* 126(9):2197–2217. <https://doi.org/10.1007/s00122-013-2157-y>
- Faris JD, Zhang Z, Lu H, Lu S et al (2010) A unique wheat disease resistance-like gene governs effector-triggered susceptibility to necrotrophic pathogens. *Proc Natl Acad Sci* 107:13544–13549. <https://doi.org/10.1073/pnas.1004090107>
- Flath K, Miedaner T, Olivera P, Matthew N et al (2018) Genes for wheat stem rust resistance postulated in German cultivars and their efficacy in seedling and adult-plant field tests. *Plant Breeding* 137:378–392. <https://doi.org/10.1111/pbr.12591>
- Fouche S, Oggenfuss U, Chanclud E, Croll D (2022) A devil's bargain with transposable elements in plant pathogens. *Trends Genet* 38(3):222–230. <https://doi.org/doi:10.1016/j.tig.2021.08.005>
- Friesen TL, Stukenbrock EH, Liu Z, Meinhardt S, et al (2006) Emergence of a new disease as a result of interspecific virulence gene transfer. *Nature Genetics* 38:953–956. <https://doi.org/10.1038/ng1839>
- Furuta T, Ashikari M, Jena KK, Doi K, Reuscher S (2017) Adapting genotyping-by-sequencing for rice F2 populations. *G3: Genes, Genomes, Genetics* 7:881–93. <https://doi.org/10.1534/g3.116.038190>
- Gluck-Thaler E, Ralston T, Konkel Z, Ocampos CG et al (2022) Giant Starship elements mobilize accessory genes in fungal genomes. *Molecular Biology and Evolution* 39(5):msac109. <https://doi.org/10.1093/molbev/msac109>
- Gourlie R, McDonald M, Hafez M, Ortega Polo R et al (2022) The pangenome of the wheat pathogen *Pyrenophora tritici-repentis* reveals novel transposons associated with necrotrophic effectors ToxA and ToxB. *BMC Biology* 20:239. <https://doi.org/10.1186/s12915-022-01433-w>
- Gulyaeva EI, Kovalenko NM, Shamanin VP, Tyunin VA et al (2018) Population structure of leaf pathogens of common spring wheat in the West Asian regions of Russia and North Kazakhstan in 2017. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding* 22(3):363–369. <https://doi.org/10.18699/VJ18.372>
- Gulyaeva EI, Shaydayuk EL, Gannibal PB (2021) Leaf rust resistance genes in wheat cultivars registered in Russia and their influence on adaptation processes in pathogen populations. *Agriculture* 11(4):319
- Guo J, Shi G, Islam M, Kariyawasam G et al (2025). Identification of a novel genetic locus conferring virulence in the wheat tan spot pathogen *Pyrenophora tritici-repentis*. *Fungal Genetics and Biology* 179:104002. <https://doi.org/doi:10.1016/j.fgb.2025.104002>
- Gurung S, Mamidi S, Bonman JM, Jackson EW et al (2011) Identification of novel genomic regions associated with resistance to *Pyrenophora tritici-repentis* races 1 and 5 in spring wheat landraces using association analysis. *Theoretical and Applied Genetics* 123:1029–1041
- Gurung S, Short DPG, Adhikari TB (2013) Global population structure and migration patterns suggest significant population differentiation among isolates of *Pyrenophora tritici-repentis*. *Fungal Genetics and Biology* 52:32–41. <https://doi.org/10.1016/j.fgb.2013.01.003>
- Johansson E, Henriksson T, Prieto-Linde ML, Andersson S, Ashraf R, Rahmatov M (2020) Diverse Wheat-Alien Introgression Lines as a Basis for Durable Resistance and Quality Characteristics in Bread Wheat. *Frontiers in Plant Science* 11:1067. <https://doi.org/10.3389/fpls.2020.01067>
- Hirrell MC, Spradley JP, Mitchell JK, Wilson EW (1990) First report of tan spot caused by *Drechslera tritici-repentis* on winter wheat in Arkansas. *Plant Disease* 74(3):252
- Kaur G, Pathak M, Singla D, Sharma A et al (2021) High-Density GBS-Based Genetic Linkage Map Construction and QTL Identification Associated With Yellow Mosaic Disease Resistance in Bitter Melon (*Momordica charantia* L.). *Frontiers in Plant Science* 12:671620. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.671620>
- Kelbin, V. N., Skolotneva, E. S., Shamanin, V. P., & Salina, E. A. (2022). Diversity of stem rust resistance in modern Siberian bread wheat (*Triticum aestivum*) germplasm. *Plant Breeding*, 141(2):194–203. <https://doi.org/10.1111/pbr.12999>
- Kloppe T, Boshoff W, Pretorius Z, Lesch D et al (2022) Virulence of *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* in Brazil, South Africa, Turkey, Russia, and Australia. *Frontiers in Plant Science* 13:954958. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.954958>
- Kolmer JA, Jin Y, Long DL (2007) Wheat leaf and stem rust in the United States. *Australian Journal of Agricultural Research* 58:631–638
- Kolmer JA, Ordonez ME (2007) Genetic differentiation of *Puccinia triticina* populations in Central Asia and the Caucasus. *Phytopathology* 97:1141–1149
- Kolmer JA, Ordoñez ME, German S, Morgounov A, et al (2019) Multilocus Genotypes of the Wheat Leaf Rust Fungus *Puccinia triticina* in Worldwide Regions Indicate Past and Current Long-Distance Migration. *Phytopathology* 109(8):1453–1463. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-10-18-0411-R>
- Kokhmetova AM, Atishova MN, Kumarbayeva MT, Leonova IN (2019) Phytopathological screening and molecular marker analysis of wheat germplasm from Kazakhstan and CIMMYT for resistance to tan spot. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding* 23(7):879–886. <https://doi.org/10.18699/VJ19.562>
- Kremneva OYu, Mironenko NV, Volkova GV, Baranova OA et al (2021) Resistance of winter wheat varieties to tan spot in the North Caucasus region of Russia. *Saudi Journal of Biological Sciences* 28(3):1787–1794. <https://doi.org/10.1016/j.sjbs.2020.12.021>
- Lalošević M, Jevtić R, Župunski V, Maširević S, Orbović B (2022) Virulence Structure of the Wheat Powdery

- Mildew Population in Serbia. *Agronomy* 12:45. <https://doi.org/10.3390/agronomy12010045>
- Lapochkina IF, Baranova OA, Shamanin VP, Volkova GV et al (2017) The Development Of The Initial Material Of Spring Common Wheat For Breeding For Resistance To Stem Rust (*Puccinia Graminis* Pers. f.sp. *tritici*), Including The Ug99 Rase In Russia. *Russian Journal of Genetics: Applied Research* 7(3):308–317
- Leonard KJ, Szabo LJ (2005) Stem rust of small grains and grasses caused by *Puccinia graminis*. *Molecular Plant Pathology* 6(2):99–111. <https://doi.org/10.1111/J.1364-3703.2004.00273.X>
- Leonova IN, Skolotneva ES, Salina EA (2020) Genome-wide association study of leaf rust resistance in Russian spring wheat varieties. *BMC Plant Biology* 20:135. <https://doi.org/10.1186/s12870-020-02333-3>
- Letta T, Maccaferri M, Badebo A, Ammar K et al (2013) Searching for novel sources of field resistance to Ug99 and Ethiopian stem rust races in durum wheat via association mapping. *Theoretical and Applied Genetics* 126(5):1237–1256. <https://doi.org/10.1007/s00122-013-2050-8>
- Lewis CM, Persoons A, Bebbler DP, Kigathi RN, et al (2018) Potential for re-emergence of wheat stem rust in the United Kingdom. *Communications Biology* 1:13. <https://doi.org/10.1038/s42003-018-0013-y>
- Li H, et al. (2015) A high density GBS map of bread wheat and its application for dissecting complex disease resistance traits. *BMC Genomics* 16:216. <https://doi.org/10.1186/s12864-015-1424-5>
- Li TY, Cao YY, Wu XX, Xu XF et al (2016) Seedling Resistance to Stem Rust and Molecular Marker Analysis of Resistance Genes in Wheat Cultivars of Yunnan, China. *PLOS ONE* 11(10):e0165640. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0165640>
- Liu H, Bayer M, Druka A, Russell JR, et al (2014) Anevaluation of genotyping by sequencing (GBS) to map the Breviaristatum-e (ari-e) locus in cultivated barley. *BMC Genomics* 15:104. <https://doi.org/10.1186/1471-2164-15-104>
- Liu M, Rodrigue N, Kolmer J (2014) Population divergence in the wheat leaf rust fungus *Puccinia triticina* is correlated with wheat evolution. *Heredity* 112:443–453
- Liu N, Liu ZL, Gong G, Zhang M, et al (2015) Virulence Structure of *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* and Its Genetic Diversity by ISSR and SRAP Profiling Analyses. *PLoS ONE* 10(6):e0130881. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0130881>
- Liu Z, El-Basyoni I, Kariyawasam G, Zhang G et al (2015) Evaluation and association mapping of resistance to tan spot and *Stagonospora Nodorum* blotch in adapted winter wheat germplasm. *Plant Disease* 99(10):1333–1341. <https://doi.org/10.1094/PDIS-11-14-1131-RE>
- Lu L, Choi SR, Lim YP, Kang S-Y, Yi SY (2023) A GBS-based genetic linkage map and quantitative trait loci (QTL) associated with resistance to *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* race 1 identified in Brassica oleracea. *Frontiers in Plant Science* 14:1205681. <https://doi.org/10.3389/fpls.2023.1205681>
- Mallick N, Agarwal P, Jha S, Murukan N et al (2021). Marker-assisted breeding for rust management in wheat. *Indian Phytopathology*. 74. <https://doi.org/10.1007/s42360-020-00317-9>.
- McDonald MC, Ahren D, Simpfendorfer S, Milgate A, Solomon PS (2018) The discovery of the virulence gene ToxA in the wheat and barley pathogen *Bipolaris sorokiniana*. *Molecular Plant Pathology* 19(2):432–439. <https://doi.org/10.1111/mpp.12535>
- McDonald MC, Taranto AP, Hill E, Schwessinger B et al (2019) Transposon-mediated horizontal transfer of the host-specific virulence protein ToxA between three fungal wheat pathogens. *mBio* 10:e01515-19. <https://doi.org/10.1128/mBio.01515-19>
- McIntosh RA (1992) Pre-emptive breeding to control wheat rusts. *Euphytica* 63:103–113
- McIntosh RA, Brown GN (1997) Anticipatory breeding for resistance to rust diseases in wheat. *Annual Review of Phytopathology* 35:311–326. <https://doi.org/10.1146/annurev.phyto.35.1.311>
- McIntosh RA, Yamazaki Y, Dubcovsky J, Rogers J et al (2013) Catalogue of Gene Symbols for Wheat. Suppl. 204–2017. Available at: www.shigen.nig.ac.jp/wheat/komugi/genes/
- Miedaner T, Korzun V (2012) Marker-assisted selection for disease resistance in wheat and barley breeding. *Phytopathology* 102:560–566. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-05-11-0157>
- Mir ZA, Chandra T, Saharan A, Budhlakoti N et al (2023) Recent advances on genome-wide association studies (GWAS) and genomic selection (GS); prospects for Fusarium head blight research in Durum wheat. *Molecular Biology Reports* 50(4):3885–3901
- Mironenko NV, Baranova OA, Kovalenko NM, Mikhailova LA, Rosseva LP (2016) Genetic structure of the Russian populations of *Pyrenophora tritici-repentis*, determined by using microsatellite markers. *Russian Journal of Genetics* 52(8):771–779
- Mironenko NV, Timopheeva EN, Mikhailova LA, Kopahnke D (2007) Intraspecific genetic diversity of *Pyrenophora tritici-repentis* (Died.) Drechs. (Drechslera tritici-repentis [Died.] Shoem.) detected by random amplified polymorphic DNA assays. *Archives of Phytopathology and Plant Protection* 40:431–440. <https://doi.org/10.1080/03235400600627965>
- Nuzhnaya T, Veselova S, Burkhanova G, Rumyantsev S et al (2023) Novel sources of resistance to *Stagonospora nodorum* and role of effector-susceptibility gene interactions in wheat of Russian breeding. *International Journal of Plant Biology* 14:377–396. <https://doi.org/10.3390/ijpb14020031>
- Olivera P, Villegas D, Cantero-Martínez C, Szabo LJ (2022) A unique race of the wheat stem rust pathogen with virulence on *Sr31* identified in Spain and reaction of wheat and durum cultivars to this race. *Plant Pathology* 71:873–889. <https://doi.org/10.1111/ppa.13530>
- Olivera P, Newcomb M, Flath K, Sommerfeldt N et al (2017) Characterization of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* isolates derived from an unusual wheat stem rust outbreak in Germany in 2013. *Plant Pathology* 66(9): 1149–1158. <https://doi.org/10.1111/ppa.12674>
- Olivera P, Newcomb M, Szabo LJ, Rouse M (2015) Phenotypic and genotypic characterization of race TKTTF of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* that caused a wheat stem rust epidemic in southern Ethiopia in 2013–14. *Phytopathology* 105(7):917–928. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-11-14-0302-FI>
- Olivera PD, Pretorius ZA, Badebo A, Jin Y (2013) Identification of resistance to races of *Puccinia graminis* f.

- sp. *tritici* with broad virulence in triticale ($\times$ Triticosecale). *Plant Disease* 97(4):479–484. <https://doi.org/10.1094/PDIS-05-12-0459-RE>
- Olivera PD, Rouse MN, Jin Y (2018) Identification of New Sources of Resistance to Wheat Stem Rust in *Aegilops* spp. in the Tertiary Genepool of Wheat. *Frontiers in Plant Science* 9:1719. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01719>
- Ordoñez ME, Kolmer JA (2007) Virulence phenotypes of a worldwide collection of *Puccinia triticina* from durum wheat. *Phytopathology* 97(3):344–351. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-97-3-0344>
- Patpour M, Hovmöller MS, Rodriguez-Algaba J B Randazzo (2022) Wheat Stem Rust Back in Europe: Diversity, Prevalence and Impact on Host Resistance. *Frontiers in Plant Science* 13:882440. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.882440>
- Poland J, Endelman J, Dawson J, Rutkoski J (2012) Genomic selection in wheat breeding using genotyping-by-sequencing. *The Plant Genome* 5(3):103–113. <https://doi.org/10.3835/plantgenome2012.06.0006>
- Pretorius ZA, Singh RP, Wagoire WW, Payne TS (2000) Detection of virulence to wheat stem rust resistance gene *Sr31* in *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* in Uganda. *Plant Disease* 84(2):203. <https://doi.org/10.1094/PDIS.2000.84.2.203B>
- Pronozin AY, Salina EA, Afonnikov DA (2023) GBS-DP: a bioinformatics pipeline for processing data coming from genotyping by sequencing. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding* 27(7):737–745. <https://doi.org/10.18699/VJGB-23-86>
- Rahmatov M, Andrsson S, Gustavsson L, Wanyera R. et al (2012) Analysis of adult plant and seedling stem rust resistance in wheat-alien introgression lines. In: *Disease Risk and Food Security: Proc. of the 13th Int. Cereal Rusts and Powdery Mildew Conf.* Beijing, China, 28 Aug.–1 Sept. 2012. P. 63
- Rakszegi M, Molnár I, Lovegrove A, Darko E et al (2017) Addition of *Aegilops* U and M Chromosomes Affects Protein and Dietary Fiber Content of Wholemeal Wheat Flour. *Frontiers in Plant Science* 8:1529. <https://doi.org/10.3389/fpls.2017.01529>
- Ramos ERA, Kutcher HR, Dallagnol JL (2023) *Pyrenophora tritici-repentis*: a worldwide threat to wheat. In: Wanyera R, Wamalwa M (eds) *Wheat Research and Utilization*. IntechOpen. <https://doi.org/10.5772/intechopen.110306>
- Randhawa MS, Singh RP, Dreisigacker S, Bhavani S et al (2018) Identification and Validation of a Common Stem Rust Resistance Locus in Two Bi-parental Populations. *Frontiers in Plant Science* 9:1788. <https://doi.org/10.3389/fpls.2018.01788>
- Rawat N, Neelam K, Tiwari VK, Randhawa G (2011) Development and molecular characterization of wheat-*Aegilops kotschy* addition and substitution lines with high grain protein, iron, and zinc. *Genome* 54(11):943–953. <https://doi.org/10.1139/g11-059>
- Rees R, Platz G, Mayer R (1982) Yield losses in wheat from yellow spot: comparison of estimates derived from single tillers and plots. *Australian Journal of Agricultural Research* 33(6):899–908. <https://doi.org/10.1071/AR9820899>
- Rehman MU, Gale S, Brown-Guedira G, Jin Y (2020) Identification of seedling resistance to stem rust in advanced wheat lines and varieties from Pakistan. *Crop Science* 60(2):804–811. <https://doi.org/10.1002/csc2.20056>
- Saleem K, Shokat S, Waheed MQ, Arshad HMI (2022) A GBS-based GWAS analysis of leaf and stripe rust resistance in diverse pre-breeding germplasm of bread wheat (*Triticum aestivum* L.). *Plants* 11(18):2363. <https://doi.org/10.3390/plants11182363>
- Salina EA, Adonina IG, Badaeva ED, Kroupin PYu (2015) A *Thinopyrum intermedium* chromosome in bread wheat cultivars as a source of genes conferring resistance to fungal diseases. *Euphytica* 204(1):91–101. <https://doi.org/10.1007/s10681-014-1344-5>
- See PT, Marathamuthu KA, Iagallo EM, Oliver RP, Moffat CS (2018) Evaluating the importance of the tan spot ToxA–*Tsn1* interaction in Australian wheat varieties. *Plant Pathology* 67(5):1066–1075. <https://doi.org/10.1111/ppa.12835>
- See PT, Moffat CS (2021) Evaluation of a novel molecular marker associated with the tan spot disease response in wheat. *Agriculture* 11(6):513. <https://doi.org/10.3390/agriculture11060513>
- See PT, Schultz N, Moffat CS (2020) Evaluation of *Pyrenophora tritici-repentis* infection of wheat heads. *Agriculture* 10(9):417. <https://doi.org/10.3390/agriculture10090417>
- Singh J, Imran S, Prachi S, Kumar S (2016) Transfer of HMW glutenin subunits from *Aegilops kotschy* to wheat through radiation hybridization. *Journal of Food Science and Technology* 53(9):3543–3549. DOI: 10.1007/s13197-016-2333-6
- Sinyak EV, Volkova GV, Nadykta VD (2014) Characteristics of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* population by virulence in the North Caucasus Region of Russia. *Russian Agricultural Sciences* 40(1):32–34. DOI: 10.3103/S106836741401016X
- Skolotneva ES, Kosman E, Kelbin VN, Morozova EV et al (2023) SSR variability of stem rust pathogen on spring bread wheat in Russia. *Plant Disease* 107(2):493–499. <https://doi.org/10.1094/PDIS-10-22-2373-RE>
- Skolotneva ES, Kosman E, Patpour M, Kelbin VN et al (2020) Virulence Phenotypes of Siberian Wheat Stem Rust Population in 2017–2018. *Frontiers in Agronomy* 2:6. <https://doi.org/10.3389/fagro.2020.00006>
- Sonah H, O'Donoghue L, Cober E, Rajcan I, Belzile F (2015) Identification of loci governing eight agronomic traits using a GBS-GWAS approach and validation by QTL mapping in soya bean. *Plant Biotechnology Journal* 13(2):211–221. <https://doi.org/10.1111/pbi.12249>
- Spanic V, Rouse MN, Kolmer JA, Anderson JA (2015) Leaf and stem seedling rust resistance in wheat cultivars grown in Croatia. *Euphytica* 203(2):437–448. <https://doi.org/10.1007/s10681-014-1312-0>
- Strelkov SE, Lamari L (2003) Host-parasite interactions in tan spot of wheat. *Canadian Journal of Plant Pathology* 25(4):339–349. DOI: 10.1080/07060660309507089
- Sun M, Liu Q, Han Y, Liu G (2022) PmSN15218: A Potential New Powdery Mildew Resistance Gene on Wheat Chromosome 2AL. *Frontiers in Plant Science* 13:931778. <https://doi.org/10.3389/fpls.2022.931778>
- Szabo LJ (2007) Development of simple sequence repeat markers for the plant pathogenic rust fungus, *Puccinia graminis*. *Molecular Ecology Notes* 7(1):92–94. <https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2006.01550.x>

- Szabo-Hever A, Singh G, Haugrud ARP, Running KLD et al (2023) Association Mapping of Resistance to Tan Spot in the Global Durum Panel. *Phytopathology* 113(10):1967–1978. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-02-23-0047-R>
- Virdi SK, Liu Z, Overlander ME, Zhang Z et al (2016) 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: Genes, Genomes, Genetics* 6(12):4139–4150. <https://doi.org/10.1534/g3.116.036525>
- Visser B, Herselman L, Pretorius ZA (2009) Genetic comparison of Ug99 with selected South African races of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*. *Molecular Plant Pathology* 10(2):213–222. <https://doi.org/10.1111/j.1364-3703.2008.00526.x>
- Wang J, Xu H, Qie Y, Han R et al (2024) Evaluation and identification of powdery mildew-resistant genes in 137 wheat relatives. *Frontiers in Genetics* 15:1342239. <https://doi.org/10.3389/fgene.2024.1342239>
- Wang Y, Long D, Wang Y, Wang Ch. et al (2020) Characterization and Evaluation of Resistance to Powdery Mildew of Wheat–*Aegilops geniculata* Roth 7Mg (7A) Alien Disomic Substitution Line W16998. *International Journal of Molecular Sciences* 21(5):1861. <https://doi.org/10.3390/ijms21051861>
- Wu X, Bian Q, Gao Y, Xinyu N et al (2021) Evaluation of resistance to powdery mildew and identification of resistance genes in wheat cultivars. *PeerJ* 9:e10425. [10.7717/peerj.10425](https://doi.org/10.7717/peerj.10425)
- Wu XX, Xu XF, Ma DX, Chen RZ et al (2019) Virulence structure and its genetic diversity analyses of *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* isolates in China. *BMC Evolutionary Biology* 19:183. <https://doi.org/10.1186/s12862-019-1511-3>
- Wu Y, San Vicente F, Huang K, Dhliwayo T et al (2016) Molecular characterization of CIMMYT maize inbred lines with genotyping-by-sequencing SNPs. *Theoretical and Applied Genetics* 129(4):753–765. <https://doi.org/10.1007/s00122-016-2664-8>
- Wulff BBH, Moscou MJ (2014) Strategies for transferring resistance into wheat: from wide crosses to GM cassettes. *Frontiers in Plant Science* 5:692. <https://doi.org/10.3389/fpls.2014.00692>
- Xu SS, Klindworth DL, Niu Z, Zhang Q-J et al (2012) Introgression of alien genes for resistance to Ug99 stem rust in wheat. In: *Disease Risk and Food Security: Proc. 13th Int. Cereal Rusts and Powdery Mildew Conf.* Beijing, China, 28 Aug.–1 Sept. 2012. P. 145.
- Xu X, Li G, Bai G, Carver BF (2023) Genomic location of Gb1, a unique gene conferring wheat resistance to greenbug biotype F. *The Crop Journal* 11(6):1595–1599. <https://doi.org/10.1016/j.cj.2023.02.002>
- Xu X, Yuan D, Li D, Gao Yu et al (2018) Identification of stem rust resistance genes in wheat cultivars in China using molecular markers. *PeerJ* 6:e4882. <https://doi.org/10.7717/peerj.4882>
- Zhang C, Liu Y, Zhai X, Xiao L (2023) Characterization and identification of the powdery mildew resistance gene in wheat breeding line ShiCG15–009. *BMC Plant Biology* 23:113. <https://doi.org/10.1186/s12870-023-04132-y>
- Zhang Y, Wu X, Wang W, Xu Y et al (2022) Virulence characteristics of *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* and its genetic diversity by EST-SSR analyses. *PeerJ*. 10:e14118. <https://doi.org/10.7717/peerj.14118>
- Zheng Q, Klindworth D, Niu Z-X, Rouse M et al (2012) Stem rust resistance in *Thinopyrum* species. *Disease Risk and Food Security. Proc. 13th Int. Cereal Rusts and Powdery Mildew Conf.* 28 Aug.–1 Sept. 2012, Beijing

Translation of Russian References

- Adonina IG, Petrash NV, Timonova EM, Khristov YuA, Salina EA (2012) [Development and study of leaf rust resistant lines of common wheat with translocations from *Aegilops speltoides* Tausch]. *Genetika* 48(4):488–494 (In Russian)
- Adonina IG, Salina EA (2007) [Mechanisms of variability of subtelomeric repeats “Spelt1” in the progeny of an introgressive line *T. aestivum* L. *Ae. speltoides* Tausch]. *Genetika* 43(4):567–569 (In Russian)
- Andreev LN, Plotnikova YuM (1989) [Wheat rust: cytology and physiology]. Moscow: Nauka. P. 3–4; 182–186 (In Russian)
- Andronova AE (2001) [Tan spot of winter wheat in the southwest of Russia]. *Zashchita i karantin rasteniy* 5:32 (In Russian)
- Askhadullin DF, Askhadullin DF, Vasilova NZ, Zuev EV, Khusainova II (2022a) [Sources of resistance of spring common wheat to powdery mildew]. *Agrarnyy nauchnyy zhurnal* 10:10–15 (In Russian) <http://dx.doi.org/10.28983/asj.y2022i10pp10-15>
- Askhadullin DF, Askhadullin DF, Vasilova NZ, Tazutdinova MR, Khusainova II, Bagavieva EZ, Baranova OA (2022b) [Reaction of spring soft wheat to common bunt pathogens (*Tilletia caries* and *T. laevis*) in the conditions of Tatarstan]. *Zernovoe khozyaystvo Rossii* 14(3):89–94 (In Russian) DOI: 10.31367/2079-8725-2022-81-3-89-9
- Askhadullin DF, Askhadullin DF, Vasilova NZ, Tazutdinova EV et al (2023) [Characterization of the effectiveness of resistance genes to leaf brown rust of spring wheat in the conditions of the Republic of Tatarstan]. *Zernovoe khozyaystvo Rossii* 15(4):109–113 (In Russian) <https://doi.org/10.31367/2079-8725-2023-87-4-109-113>
- Askhadullin DF, Askhadullin DF, Vasilova NZ, Tazutdinova MR, Khusainova II, Gayfullina GR (2024) [Characteristics of the spring soft wheat variety Balkysh]. *Zernovoe khozyaystvo Rossii* 16(2):36–42 (In Russian) DOI: 10.31367/2079-8725-2024-91-2-36-42
- Baranova OA, Sibikeev SN, Druzhin AE, Sozina ID (2021) [Loss of effectiveness of resistance genes to stem rust Sr25 and Sr6Agi in the Lower Volga region]. *Vestnik zashchity rasteniy* 104(2):105–112 (In Russian) <https://doi.org/10.31993/2308-6459-2021-104-2-14994>
- Baranova OA, Sibikeev SN, Konkova EA (2024) [Analysis of virulence of the Volga region populations of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* in 2022–2023]. In: *Sovremennaya mikologiya v Rossii. Materialy Mezhdunarodnogo micheskogo Foruma*. Moscow. P. 236–238 (In Russian)
- Belan IA, Rosseeva LP, Meshkova LV, Blokhina NP et al (2017) [Creation of common wheat varieties resistant to fungal diseases for the conditions of Western Siberia and

- the Urals]. *Vestnik Altayskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta* 147(1):5–14 (In Russian)
- Bespalova LA, Vasilev AV, Ablova IB, Filobok VA (2012) [Application of molecular markers in wheat breeding at the Krasnodar Research Institute of Agriculture named after P.P. Lukyanenko]. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii* 16(1):37–43 (In Russian)
- Vavilov NI (1986) [Plant immunity to infectious diseases]. Moscow: Nauka. 519 p. (In Russian)
- Vasilova NZ, Askhadullin DF, Askhadullin DF, Bagavieva EZ et al (2016) [Field resistance of spring common wheat samples to *Erysiphe (Blumeria) graminis* in the Pre-Kama zone of the Republic of Tatarstan]. *Zernovoe khozyaystvo Rossii* 6:59–62 (In Russian)
- Vedeneeva ML (1981) [Racial composition of the wheat brown rust pathogen in the Saratov region]. In: *Puti intensivatsii ispolzovaniya zemel v Povolzh'ye*. Saratov. P. 82–87 (In Russian)
- Volkova GV, Sinyak EV (2011) [Effective wheat resistance genes to the stem rust pathogen in the south of Russia]. *Nauka Kubani* 2:34–36 (In Russian)
- Volkova GV, Sinyak EV, Balapanov IM (2010) [Wheat stem rust in the North Caucasus: distribution, intrapopulation structure and variability in virulence]. *Nauka Kubani* 2:38–41 (In Russian)
- Voluevich EA (2013) [Genetic approaches in common wheat breeding for resistance to stem rust]. *Molekulyarnaya i prikladnaya genetika* 16:72–81 (In Russian)
- Granin EF, Monastyrskaya EM, Kraeva GA, Kochubey KYu (1989) [Tan spot of winter wheat in the North Caucasus]. *Zashchita rasteniy* 1:21 (In Russian)
- Gultiaeva EI, Alpatieva NV (2011) [Resistance to brown rust of wheat varieties tested at the state variety testing stations of the North-West of the Russian Federation]. *Trudy po prikladnoy botanike, genetike i seleksii* 168:95–106 (In Russian)
- Gultiaeva EI (2012) [Methods for identifying wheat resistance genes to brown rust using DNA markers and characterization of the effectiveness of *Lr* genes]. St. Petersburg: VIZR. (In Russian)
- Gultiaeva EI (2012) [Genetic diversity of Russian common wheat varieties for resistance to the brown rust pathogen]. *Doklady Rosselskhozakademii* 2:29–32 (In Russian)
- Gultiaeva EI, Aristova MK, Shaidayuk EL, Mironenko NV et al (2017) [Genetic differentiation of *Puccinia triticina* Erikss. in Russia]. *Genetika* 53(9):1053–1060 (In Russian) <https://doi.org/10.7868/S0016675817070037>
- Gultiaeva EI, Baranova OA (2010) [Trends in variability of *Puccinia triticina* populations under the influence of cultivated wheat varieties and the effectiveness of *Lr*-genes in the main grain-producing regions of the Russian Federation]. In: *Tekhnologiya sozdaniya i ispolzovaniya sortov i gibridov s gruppovoy i kompleksnoy ustoichivostyu k vrednym organizmam v zashchite rasteniy*. St. Petersburg: RASKhN. P. 26–48 (In Russian)
- Gultiaeva EI, Sibikeev SN, Druzhin AE, Shaidayuk EL (2020) [Expansion of the genetic diversity of spring common wheat varieties for resistance to brown rust (*Puccinia triticina* Eriks.) in the Lower Volga region]. *Sel'skokhozyaystvennaya biologiya* 55(1):27–44 (In Russian) <https://doi.org/10.15389/agrobiologia.2020.1.27rus>
- Gultiaeva EI (2018) [Genetic structure of *Puccinia triticina* populations in Russia and its variability under the influence of the host plant: Dr. Biol. Sci. Thesis]. St. Petersburg-Pushkin. 42 p. (In Russian)
- Gultiaeva EI, Baranova OA (2010) [Trends in variability of *Puccinia triticina* populations under the influence of cultivated wheat varieties and the effectiveness of *Lr*-genes in the main grain-producing regions of the Russian Federation]. In: *Tekhnologii sozdaniya i ispolzovaniya sortov i gibridov s gruppovoy i kompleksnoy ustoichivostyu k vrednym organizmam v zashchite rasteniy*. St. Petersburg: VNIIZR. P. 26–48 (In Russian)
- Gultiaeva EI, Shaidayuk EL, Veselova VV, Smirnova RE et al (2022) [Diversity of new Russian common wheat varieties for resistance genes to brown rust]. *Trudy po prikladnoy botanike, genetike i seleksii* 183(4):208–218 (In Russian)
- Dolzhenko DO, Malchikov PN, Zueva AA, Menibaev AI, Bugakova NE (2022) [Prospects for breeding winter common wheat for resistance to brown rust using molecular markers]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk. Sel'skokhozyaystvennyye nauki* 1(2(2)):44–50 (In Russian) <https://doi.org/10.37313/2782-6562-2022-1-2-44-50>
- Ivanova OV (2013) [Sources of resistance of spring wheat to brown rust and variability of the population structure of the pathogen in the conditions of the Lower Volga region: Cand. Biol. Sci. Thesis Abstract]. Saratov. 24 p. (In Russian)
- Ivanova OV, Markelova TS (2011) [Dynamics of the population structure of *Puccinia recondita* f. sp. *tritici* Rob. et Desm. in the Volga region]. *Zashchita i karantin rasteniy* 9:20–21 (In Russian)
- Kelbin VN, Skolotneva ES, Salina EA (2020) [Opportunities and prospects for the formation of genetic protection of common wheat from stem rust in Western Siberia]. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii* 24(8):821–828 (In Russian) <http://doi.org/10.18699/VJ20.679>
- Kilchevskiy AV, Kotyleva LV (2008) [Genetic bases of plant breeding. In 4 vols. Vol. 1. General genetics of plants]. Minsk: Belorusskaya nauka. 551 p. (In Russian)
- Kovalenko ED, Zhemchuzhina AI, Kiseleva MI, Kolomiets TM et al (2012) [Current state of brown rust pathogen populations and creation of a genebank of sources and donors of wheat resistance]. In: **Immunogeneticheskaya zashchita sel'skokhozyaystvennykh kul'tur ot bolezney: teoriya i praktika. Materialy Mezhdunarodnoy nauchno-prakticheskoy konferentsii, posvyashchennoy 125-letiyu so dnya rozhdeniya N.I. Vavilova**. Bolshiye Vyazemy. P. 69–80 (In Russian)
- Kovalenko NM, Shaydayuk EL, Gultiaeva EI (2022) [Characterization of commercial common wheat cultivars for resistance to tan spot causative agent]. *Biotehnologiya i selektsiya rasteniy* 5(2):15–24 (In Russian)
- Koishibayev MK (2002) [Diseases of cereal crops: symptoms, distribution and harmfulness, specialization, biological features, structure of pathogen populations and integrated crop protection]. Almaty: Bastau. 368 p. (In Russian)
- Koishybaev M (2018) [Wheat diseases: monograph]. Ankara: FAO. 365 p. (In Russian)
- Kolesova MA, Chikida NN, Belousova MKh, Tyryshkin LG (2020) [Effective resistance of samples of the genus *Aegilops* L. to powdery mildew]. *Trudy po prikladnoy botanike,*

- genetike i seleksii* 181(3):135–140 (In Russian) <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2020-3-135-140>
- Konkova EA (2018) [Population structure of *Puccinia triticina* Erikss. on crops of winter and spring common wheat in the Saratov region]. *Vestnik zashchity rasteniy* 4(98):44–49 (In Russian) [https://doi.org/10.31993/2308-6459-2018-4\(98\)-44-49](https://doi.org/10.31993/2308-6459-2018-4(98)-44-49)
- Konkova EA, Lyashcheva SV (2020) [Yellow leaf spot of winter common wheat in the Saratov region]. *Zernovoe khozyaystvo Rossii* 3(69):67–71 (In Russian)
- Kokhmetova AM, Atishova MN (2012) [Identification of sources of resistance to stem rust of wheat using molecular markers]. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii* 16(1):132–141 (In Russian)
- Kosenko SV (2025) [Dargo: a new high-yielding winter soft wheat variety with resistance to powdery mildew and leaf rust]. *Zernovoe khozyaystvo Rossii* 17(4):16–20 (In Russian) DOI: 10.31367/2079-8725-2025-99-4-16-20
- Kremneva OYu, Volkova GV (2007) [Structure of the *Pyrenophora tritici-repentis* population in the North Caucasus by virulence and morphological-cultural characteristics]. *Mikologiya i fitopatologiya* 41(4):356–361 (In Russian)
- Lapochkina IF, Gainullin NR, Baranova OA, Kovalenko NM et al (2021) [Complex resistance of spring and winter common wheat lines to biotic and abiotic stresses]. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii* 25(7):723–731 (In Russian) <https://doi.org/10.18699/VJ21.082>
- Lebedev VB (1998) [Wheat rust in the Lower Volga region]. Saratov. 296 p. (In Russian)
- Lebedeva TV, Zuev EV (2021) [Genetic control of juvenile resistance to powdery mildew in spring common wheat samples from the VIR collection]. *Vavilovia* 4(1):25–35 (In Russian)
- Lebedeva TV, Zuev EV, Brykova AN (2019) [Prospects of using modern European spring common wheat varieties for breeding for resistance to powdery mildew in the North-West region of the Russian Federation]. *Trudy po prikladnoy botanike, genetike i seleksii* 180(4):170–176 (In Russian)
- Lebedeva TV, Zuev EV (2015) [Study of resistance to powdery mildew (*Blumeria graminis* f. sp. *tritici* Golov.) of common wheat varieties (*Triticum aestivum* L.)]. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK* 29(7):17–19 (In Russian)
- Levitin MM, Afanasenko OS, Gagkaeva TYu, Gannibal FB et al (2019) [Population studies of fungi - pathogens of cereal crops]. *Vestnik zashchity rasteniy* 4(102):5–16 (In Russian) <https://doi.org/10.31993/2308-6459-2019-4-102-5-16>
- Leonova IN, Budashkina EB (2016) [Study of productivity traits in introgressive lines *T. aestivum*/*T. timopheevii* resistant to fungal diseases]. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii* 20(3):311–319 (In Russian) <https://doi.org/10.18699/VJ16.120>
- Leonova IN (2013) [Molecular markers: use in cereal breeding for identification, introgression and pyramiding of genes]. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii* 17(2):314–325 (In Russian)
- Malchikov PN, Myasnikova MG, Leonova IN, Salina EA (2015) [Introgression of resistance to powdery mildew (*Blumeria graminis* DC.F. *Tritici*) from *Triticum timopheevii* Zhuk. and *Triticum dicoccum* Shuebl. into the genome of *Triticum durum* Desf.]. *Zernovoe khozyaystvo Rossii* 2:134–144 (In Russian)
- Markelova TS, Ivanova OV, Naryshkina EA, Baukenova EA (2013) [Biological features of wheat brown rust]. In: *Problemy mikologii i fitopatologii v XXI veke: materialy Mezhdunarodnoy nauchnoy konferentsiyi, posvyashchennoy 150-letiyu so dnya rozhdeniya chlena-korrespondenta AN SSSR, professora Artura Arturovicha Yachevskogo*. P. 177–179 (In Russian)
- Markelova TS (2007) [Study of the structure and variability of wheat brown rust populations in the Volga region]. *Agro XXI* 4–6:37–39 (In Russian)
- Markelova TS, Ivanova OV (2012) [Resistance of spring and winter wheat samples to tan spot in the conditions of the Lower Volga region]. *Sel'skokhozyaistvennaya biologiya* 47(3):118–121 (In Russian)
- Meshkova LV, Roseeva LP, Shreyder ER, Sidorov AV (2008) [Virulence of pathotypes of the wheat brown rust pathogen to *ThLr9* in the regions of Siberia and the Urals]. In: *Vtoraya Vserossiyskaya konferentsiya «Sovremennye problemy immuniteta rasteniy k vrednym organizmam»*. St. Petersburg. P. 70–73 (In Russian)
- Meshkova LV, Roseeva LP, Shreyder ER, Sidorov AV (2008) [Virulence of pathotypes of the wheat brown rust pathogen to *ThLr9* in the regions of Siberia and the Urals]. In: *Vtoraya Vserossiyskaya konferentsiya «Sovremennye problemy immuniteta rasteniy k vrednym organizmam»*. St. Petersburg. P. 70–73 (In Russian)
- Mironenko NV, Baranova OA, Kovalenko NM, Mikhailova L (2015) [Distribution of the *ToxA* gene in populations of *Pyrenophora tritici-repentis* in the North Caucasus and North-West Russia]. *Mikologiya i fitopatologiya* 49(5):325–329 (In Russian)
- Mironenko NV, Kovalenko NM, Baranova OA (2019) [Characteristics of geographically distant populations of *Pyrenophora tritici-repentis* by virulence and toxin-producing genes *ToxA* and *ToxB*]. *Vestnik zashchity rasteniy* 1(99):24–29 (In Russian) [http://doi.org/10.31993/2308-6459-2019-1\(99\)-24-29](http://doi.org/10.31993/2308-6459-2019-1(99)-24-29)
- Mironenko NV, Kovalenko NM, Baranova OA, Mitrofanova OP (2023) [Resistance of old winter common wheat to tan spot]. *Trudy po prikladnoy botanike, genetike i seleksii* 184(4):205–214 (In Russian) <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2023-4-205-214>
- Mironenko NV, Kovalenko NM, Baranova OA, Khakimova AG, Mitrofanova OP (2024) [Juvenile resistance of winter and spring common wheat varieties to *Pyrenophora tritici-repentis*]. *Trudy po prikladnoy botanike, genetike i seleksii* 185(2):95–105 (In Russian) <https://doi.org/10.30901/2227-8834-2024-2-95-105>
- Mironenko NV, Orina AS, Kovalenko NM, Zubko NG (2024) [Racial composition and variability of the *ToxA* gene in geographically distant populations of *Pyrenophora tritici-repentis*]. *Mikologiya i fitopatologiya* 58(3):246–253 (In Russian)
- Mikhailova LA (2006) [Genetics of the relationship between the brown rust pathogen and wheat]. St. Petersburg: VIZR. 80 p. (In Russian)
- Mikhailova LA (1995) [Structure of populations of the wheat brown rust pathogen. III Assessment of the degree

- of similarity of populations in the CIS in 1988–1990]. *Mikologiya i fitopatologiya* 29(3):45–51 (In Russian)
- Mikhailova LA (1995) [Structure of populations of the wheat brown rust pathogen in the CIS. IV. Assessment of the degree of similarity of populations in the CIS in 1988–1990]. *Mikologiya i fitopatologiya* 30(3):84–90 (In Russian)
- Mikhailova LA, Vasilev SV (1985) [Areas of populations of the wheat leaf rust pathogen]. *Mikologiya i fitopatologiya* 19(2):158–163 (In Russian)
- Mikhailova LA, Kovalenko NM, Mironenko NV, Rosseeva LP (2015) [Populations of *Pyrenophora tritici-repentis* in Russia]. *Mikologiya i fitopatologiya* 49(4):257–261 (In Russian)
- Odintsova IG, Peshua KhO (1984) [On the complexity of the Lr23 locus controlling wheat resistance to brown rust]. *Trudy po prikladnoy botanike, genetike i seleksii* 85:13–19 (In Russian)
- Pavlyushin VA, Dolzhenko VI, Shpanev AM, Laptiev AB et al (2015) [Integrated protection of winter wheat]. *Zashchita i karantin rasteniy* 5:38–71 (In Russian)
- Petrash NV, Leonova IN, Adonina IG, Salina EA (2016) [Influence of translocations from *Aegilops speltoides* Tausch on resistance to fungal diseases and productivity of common wheat]. *Genetika* 52(12):1407–1417 (In Russian) <https://doi.org/10.7868/S0016675816120092>
- Radchenko EE, Abdullaev RA, Anisimova IN (2020) [Genetic diversity of cereal crops for resistance to powdery mildew]. *Ekologicheskaya genetika* 18(1):59–78 (In Russian) <https://doi.org/10.17816/ecogen14530>
- Rsaliev ShS (2008) [Virulence of new pathotypes of stem rust in Kazakhstan]. In: *Vtoraya Vserossiyskaya konferentsiya. Sovremennye problemy immuniteta rasteniy k vrednym organizmam*. St. Petersburg. (In Russian)
- Sadygova MK (1994) [Harmfulness of brown rust and breeding protection of spring wheat from it in the Volga region: Cand. Biol. Sci. Thesis Abstract] Moscow. 20 p. (In Russian)
- Sibikeev SN, Druzhin AE, Vlasovets LT, Kalintseva TV et al (2018) [Strategy for using introgressive resistance genes to leaf rust in spring common wheat breeding]. *Agrarnyy vestnik Yugo-Vostoka* 2(19):15–16 (In Russian)
- Sibikeev SN, Markelova TS, Druzhin AE, Vedeneeva ML, Sing D (2011) [Evaluation of a set of introgressive lines of spring common wheat from the selection of the Research Institute of Agriculture of the South-East for resistance to the stem rust race UG99+SR24 (TTKST)]. *Doklady Rossiyskoy akademii sel'skokhozyaystvennykh nauk* 2:3–5 (In Russian)
- Sibikeev SN, Druzhin AE, Krupnov VA (2012) [Increasing the genetic diversity of Saratov wheats by the method of introgressive selection as a development of the ideas of N.I. Vavilov]. *Vestnik Saratovskogo gosudarstvennogo universiteta im. N.I. Vavilova* 10:33–37 (In Russian)
- Sibikeev SN, Krupnov VA (2007) [Evolution of leaf rust and protection of wheat from it in the Volga region]. *Vestnik Saratovskogo Gos. Universiteta im. Vavilova*. Spetsvypusk. P. 92–94 (In Russian)
- Sibikeev SN, Markelova TS, Druzhin AE, Vedeneeva ML et al (2011) [Evaluation of a set of introgressive lines of spring common wheat from the selection of the Research Institute of Agriculture of the South-East for resistance to the stem rust race Ug99+Sr24 (TTKST)]. *Doklady RASKhN* 2:3–5 (In Russian)
- Sibikeev SN, Konkova EA, Salmova MF (2020) [Characteristics of the virulence of the common wheat brown rust pathogen in the conditions of the Saratov region]. *Agrarnyy nauchnyy zhurnal* 9:40–44 (In Russian) <https://doi.org/10.28983/asj.y2020i9pp40-44>
- Sinyak EV, Volkova GV, Mitrofanova OP (2011) [Sources of resistance of wheat and *Aegilops* to stem rust (causative agent *Puccinia graminis* Pers. f. sp. *tritici* Erikss. et Henn)]. *Nauchnyy zhurnal KubGAU* 67(03):1–7 (In Russian)
- Sinyak EV, Volkova GV, Nadykta VD (2013) [Characteristics of the *Puccinia graminis* f.sp. *tritici* population by virulence in the North Caucasus region of Russia]. *Doklady RASKhN* 6:27–30 (In Russian)
- Skolotneva ES, Kelbin VN, Morgunov AI, Boyko NI et al (2020) [Racial composition of the Novosibirsk population of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*]. *Mikologiya i fitopatologiya* 54(1):49–58 (In Russian) <https://doi.org/10.31857/S0026364820010092>
- Skolotneva ES, Laprina YuV, Baranova OA, Kolomiets TM et al (2023) [Characteristics of *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* populations existing on common wheat in the Volga and Central regions of Russia by microsatellite loci]. *Pis'ma v Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii* 9(4):201–208 (In Russian) <https://doi.org/10.18699/LettersVJ-2023-9-2>
- Sorokina GK, Smirnova LA, Langavaya VK (1990) [Use of effective Lr-genes in wheat breeding for resistance to brown rust: Methodical recommendations]. Moscow: VNIIF, VASKhNIL. 31 p. (In Russian)
- Sochalova LP, Zuev EV, Piskarev VV (2021) [Evaluation of resistance of genetically diverse common wheat (*Triticum aestivum* L.) samples to *Blumeria graminis* infection in the conditions of the Novosibirsk region]. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK* 35(10):39–44 (In Russian) https://doi.org/10.53859/02352451_2021_35_10_39
- Sochalova LP, Piskarev VV (2019) [Resistance of common wheat samples to *Blumeria graminis* and *Puccinia recondita* with known resistance genes]. *Dostizheniya nauki i tekhniki APK* 33(11):34–42 (In Russian) <https://doi.org/10.24411/0235-2451-2019-11108>
- Stepanov KM (1975) [Rust of cereal crops]. Leningrad: Kolos. 72 p. (In Russian)
- Syukov VV (2016) [Leaf brown rust: phytopathological and breeding-genetic aspects]. Samara. (In Russian)
- Syukov VV, Vyushkov AA, Porotkin SE (2017) [Spring soft wheat variety Tulaykovskaya 108]. *Zernovoe khozyaystvo Rossii* (4):1–7 (In Russian)
- Syukov VV, Menibaev AI, Zueva AA (2018) [Breeding of spring common wheat for resistance to leaf brown rust at the Samara Research Institute of Agriculture]. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra Rossiyskoy akademii nauk* 20(2–3(82)):533–535 (In Russian)
- Tyryshkin LG, Zakharov VG, Syukov VV (2014) [Comparative characteristics of the virulence of *Puccinia recondita* Rob. ex Desm. f. sp. *tritici* Eriks] (In Russian)
- Chumakov AE (1969) [Wheat rust and control measures]. Moscow: Kolos. 9 p. (In Russian)
- Shamanin VP, Morgunov AI, Manes Ya, Zelensky YU et al (2012) [Breeding and genetic evaluation of spring common

wheat populations of the Siberian Shuttle Breeding Nursery CIMMYT]. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i selektsii* 16(1):21–32 (In Russian)
 Shamanin VP, Pototskaya IV, Shepelev SS, Pozherukova VE et al (2020) [Stem rust in Western Siberia – racial composition

and effective resistance genes]. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i selektsii* 24(2):131–138 (In Russian) <https://doi.org/10.18699/VJ20.608>

Plant Protection News, 2026, 109(1), p. 5–28

OECD+WoS: 4.01+AM (Agronomy); 1.06+KM (Genetics & Heredity)

<https://doi.org/10.31993/2308-6459-2026-109-1-17386>

Full-text review

GENETIC PROTECTION OF WHEAT FROM LEAF AND STEM DISEASES IN THE VOLGA REGION – PROBLEMS AND PROSPECTS

O.A. Baranova^{1*}, N.V. Mironenko¹, E.A. Konkova²

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

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

*corresponding author, e-mail: baranova_oa@mail.ru

In the conditions of changing climate and emergence of new virulent pathotypes of pathogens, advanced breeding for resistance is of primary importance. Its strategy includes both studying the pathogen by virulence, tracking new pathotypes, migration routes, determining effective resistance genes; and analysis of resistance of varieties and lines, identification of known resistance genes, search for new genes and introduction of effective resistance genes into adapted germplasm. Wheat (*Triticum* spp.) is one of the most important grain crops for humans. In Russia, the main grain-producing regions are Western Siberia, Krasnodar Krai and, of course, the Volga region. Stem and leaf rust, powdery mildew and tan spot are dangerous diseases of wheat, common in the Volga region, causing crop losses and reducing grain quality. The causative agents of the diseases are basidiomycetes *Puccinia graminis* f. sp. *tritici* (stem rust), *P. triticina* (leaf rust) and ascomycete fungi – *Pyrenophora tritici-repentis* (*Drechslera tritici-repentis*) (tan spot) and *Blumeria graminis* f. sp. *tritici* (*Erysiphe graminis*) (powdery mildew). This review systematizes modern data on the harmfulness of these pathogens, the features of their biology and pathogenicity factors. Particular attention is paid to the analysis of world and Russian studies of the population structure of phytopathogens based on virulence and DNA markers. Data on the racial composition of the Volga region fungal populations, R-genes effective against them, and the resistance of wheat varieties approved for cultivation in the Volga region are presented. The article summarizes information on the genetics of resistance of bread wheat to the diseases under consideration, including a description of known resistance genes and their sources. The problems and prospects of using these genes in breeding programs to create resistant varieties are considered.

Keywords: stem rust, leaf rust, tan spot, powdery mildew, races, resistance genes, sources of resistance, breeding of resistant varieties

Submitted: 15.09.2025

Accepted: 08.12.2025

GENETIC POTENTIAL OF WILD TOMATO RELATIVES FOR RESISTANCE BREEDING IN *SOLANUM LYCOPERSICUM*

A.V. Vishnyakova*, A.Z. Martirosyan, S.G. Monakhos

Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy, Moscow, Russia

*corresponding author, e-mail: a.vishnyakova@rgau-msha.ru

The tomato *Solanum lycopersicum* ranks among the top three most produced vegetables worldwide, yet it remains vulnerable to various diseases, pests and abiotic stresses. Climate change exacerbates disease severity and abiotic impacts, increasing the demand for adaptive varieties and hybrids. Interspecific hybridization expands genetic diversity via introgression of target trait genes, potentially reducing reliance on chemical protectants, enhancing plant adaptive potential and improving abiotic stress tolerance. Recent studies focus on wild *Solanum* species as a source of valuable traits for tomato breeding. This review addresses the reproductive barriers between cultivated and wild species, which are of critical significance for plant breeding and examines the methodologies developed to overcome these barriers. Currently, wild species are most actively involved in breeding programs and in the introgression of traits into the cultivated tomato include *S. cheesmaniae*, *S. habrochaites*, *S. pennellii*, *S. pimpinellifolium*. Species *S. peruvianum*, *S. chmielewskii*, *S. corneliomulleri*, *S. sitiens*, *S. ochranthum*, *S. lycopersicoides*, *S. sisymbriifolium* are difficult to hybridize with cultivated tomato, and have not yet contributed substantially to the introgression of valuable traits. The success of interspecific hybridization with wild relatives largely depends on the choice of compatible tomato genotypes, the utilization of cultivated tomato as the maternal parent, and the application of embryo culture techniques to rescue hybrids in cases of embryo abortion. Somatic hybridization offers an alternative approach for overcoming interspecific crossing barriers. However, its effectiveness in facilitating the introgression of desirable traits into tomato remains insufficiently evaluated.

Keywords: interspecific hybridization, wild *Solanum* species, sources of resistance, abiotic stress, disease resistance, incompatibility

Submitted: 31.10.2025

Accepted: 29.12.2025

Introduction

The tomato *Solanum lycopersicum* L. is among the most economically valuable vegetable crops worldwide. The global tomato market was valued at approximately USD 207.17 billion in 2024 and is projected to reach USD 261.41 billion by 2029 (Lopes Sobrinho et al., 2024). Russia ranks 12th globally in tomato production. Tomato crop is highly susceptible to a wide range of pathogens and stresses, including late blight, viral mosaics, root and stem rot, fusarium and verticillium wilts, various insect pests, as well as several abiotic stress factors (Sarwar et al., 2022). To mitigate crop losses, a combination of agronomic practices, chemical control measures, and integrated pest management strategies is employed, particularly the use of resistant varieties and hybrids, along with biological control methods, which collectively help to reduce dependence on chemical pesticides (Abbas et al., 2024).

The principal approach to developing genetically resistant tomato genotypes involves the creation of interspecific hybrids and the introgression of resistance genes from wild relatives into cultivated varieties (Ajaharuddin et al., 2024). The genus *Solanum*, comprising approximately 1,500 species, is the largest in the Solanaceae family; however, the domestication of *S. lycopersicum* resulted in the retention of less than 5% of the genetic diversity present within the *Lycopersicon* section (Bai, Lindhout, 2007). This genetic erosion has led to the loss of several important characteristics such as fruit flavor and aroma, color variability, shelf life, and resistance to biotic and abiotic stresses (Almeida et al., 2023). Interspecific hybridization has

a long and successful history in tomato breeding and continues to serve as an effective strategy for crop improvement (Menda et al., 2014; Pyshnaya, Dzhos, 2021).

To date, numerous disease-resistance genes from wild *Solanum* species have been successfully introgressed into cultivated tomato (Zamir et al., 1994; Merk et al., 2012; Rubio et al., 2016; Chunwongse et al., 2002; Hanson et al., 2006; Seah et al., 2004; Barham, Winstead, 1957; Yerasu et al., 2023). However, due to the high variability and adaptability of pathogens, many of these resistance genes gradually lose their effectiveness as new virulent strains emerge (Jewehan, 2022a). Moreover, diseases that were previously of minor importance have become economically significant, such as tomato brown rugose fruit virus, which has recently caused severe damage in greenhouse production systems (Karimova et al., 2023). Both wild species within the *Lycopersicon* section and those belonging to other sections of the *Solanum* genus serve as valuable sources of resistance genes. Nevertheless, their utilization in breeding programs remains limited (Foolad, 2007), primarily due to pre- and post-zygotic incompatibility barriers that restrict gene transfer and practical exploitation of the available genetic diversity (Abbas et al., 2024). In this article, we review the genetic resources of the *Solanum* genus as sources of resistance to biotic and abiotic stresses, the reproductive barriers between the tomato and its wild relatives, and the outcomes of interspecific hybridization research.

Adaptive Strategies and Reproductive Mechanisms

Wild tomatoes (section *Lycopersicon*) and their related *Solanum* species from the sections *Lycopersioides* and *Juglandifolia* share a common center of origin in the Andean region of South America and the Galápagos Islands. These species occupy diverse ecological niches, which underlie their remarkable adaptive potential to a wide range of environmental conditions. Currently, twelve species of wild tomatoes are recognized: *Solanum arcanum* Peralta, *Solanum cheesmaniae* (L. Riley) Fosberg, *S. chilense* Dunal, *S. chmielewskii* (C. M. Rick, Kesicki, Fobes, and M. Holle) D. M. Spooner, G. J. Anderson and R. K. Jansen, *S. corneliomulleri* J. F. Macbride, *S. galapagense* S. C. Darwin and Peralta, *S. habrochaites* S. Knapp and D. M. Spooner, *S. huaylasense* Peralta, *S. neorickii* D. M. Spooner, G. J. Anderson and R. K. Jansen, *S. pennellii* Correll, *S. peruvianum* L., and *S. pimpinellifolium* L. Additionally, four closely related species from two phylogenetically allied sections – *Juglandifolia* and *Lycopersioides* – include *S. juglandifolium* Dunal, *S. ochranthum* Dunal, *S. lycopersioides* Dunal, and *S. sitiens* I. M. Johnston (Peralta et al., 2008). *Solanum sisymbriifolium* Lam., which originates from the Southern Cone of South America (Biswas et al., 2023), is also regarded as a promising sources of valuable traits for introgression

into cultivated tomato. This has been confirmed through the successful production of viable hybrid progeny (Piosik et al., 2019).

For the effective utilization of wild species in breeding programs, it is essential to have comprehensive information on their ecological requirements, pollination systems, self-compatibility, and cross-compatibility with the cultivated tomato (Table 1).

A study by Ramírez-Ojeda et al. (2021) reported that *Solanum* species such as *S. habrochaites*, *S. arcanum*, *S. ochranthum*, and *S. juglandifolium* exhibit a high degree of adaptability to diverse climatic conditions. In contrast, species such as *S. sitiens*, *S. lycopersioides*, *S. corneliomulleri*, and *S. chmielewskii* display more restricted ecological preferences. Based on median elevation data, *S. cheesmaniae*, *S. galapagense*, and *S. pimpinellifolium* occur within a relatively narrow altitudinal range, whereas *S. lycopersioides*, *S. sitiens*, and *S. ochranthum* are distributed across a much broader range of elevations.

Thermophilic species such as *S. cheesmaniae*, *S. galapagense*, and *S. pimpinellifolium* are typically distributed in regions with mean annual temperatures above 20 °C; whereas *S. lycopersioides* and *S. sitiens* are adapted to cooler

Table 1. Biological characteristics of wild *Solanum* species

Species	Compatibility	Pollination system	Crossability with tomato	Ecological distribution (Peralta et al., 2008)
<i>S. cheesmaniae</i>	SC	S	♀♂	Endemic to the Galapagos Islands. It inhabits dry, open, and rocky slopes
<i>S. galapagense</i>	SC	S	♀♂	Endemic to the Galápagos Islands; coastal lava flows and volcanic slopes
<i>S. pimpinellifolium</i>	SC	FS	♀♂	From southern Ecuador to northern Chile; coastal areas, plains
<i>S. lycopersicum</i> var. <i>cerasiforme</i>	SC	S	♀♂	Found worldwide in tropical and subtropical regions
<i>S. arcanum</i>	SI, rarely SC	S, C, FC	-	Northern Peru in inter-Andean dry valleys and coastal ecosystems with seasonal fog. Generally dry sites, rocky slopes
<i>S. chmielewskii</i>	SC	FC	♂	Southern zone of Peru and the northern zone of Bolivia. Wet and well-drained rocky slopes
<i>S. neorickii</i>	SC	S	♂	Southern Ecuador to southern Peru, in inter-Andean dry valleys
<i>S. corneliomulleri</i>	SI	C	♂	Southern Peru, western slopes of the Andes, dry and rocky slopes
<i>S. peruvianum</i>	SI, rarely SC	C	♂	Central region of Peru to northern Chile. Dry coastal deserts and slopes
<i>S. chilense</i>	SI	C	-	Coastal zone of Chile and northern Peru, on dry rocky slopes, and occasionally saline
<i>S. habrochaites</i>	SI, rarely SC	FC	♂	Andean region of Ecuador and Peru in montane forests and dry slopes, occasionally found in seasonal fog ecosystems
<i>S. pennellii</i>	SI	FC	♂	North of Peru to the north of Chile, in areas of dry slopes, generally in flat areas
<i>S. ochranthum</i>	SI	C	-	Andean region of Colombia, Ecuador, and Peru, areas of mountain mesophilic forest
<i>S. lycopersioides</i>	SI	C	♂	Southern area of Peru and northern Chile. In ravines and rocky slopes
<i>S. sitiens</i>	SI	C	♂	Endemic to the Atacama Desert, hyper-arid areas
<i>S. juglandifolium</i>	SI	C	-	Andean region of Colombia, Ecuador, and Peru in areas of mountain mesophilic forest
<i>S. sisymbriifolium</i>	SI	C	♂*	Areas with tropical, subtropical, and temperate climates

Note: SC – self-compatible, SI – self-incompatible; S – self-pollinator, C – cross-pollinator, FS – facultative self-pollinator, FC – facultative cross-pollinator; ♀♂ – hybrid seeds may be produced when acting as both the paternal and maternal components of the cross; ♂ – hybrid seeds may be produced when acting as the paternal component of the cross, ♂* – hybrid seeds may be produced when acting as the paternal component of the cross, but the hybrid origin of the seeds without the use of embryo culture has not been proven; «-» – does not produce hybrid seeds without the use of additional techniques.

Таблица 1. Биологические особенности дикорастущих видов *Solanum*

Вид	Совместимость	Тип опыления	Скрещиваемость с томатом	Происхождение и условия произрастания (по Peralta et al., 2008)
<i>S. cheesmaniae</i>	СС	С	♀♂	Эндемик Галапагосских островов, сухие, открытые, каменистые склоны
<i>S. galapagense</i>	СС	С	♀♂	Эндемик Галапагосских островов, прибрежные лавовые потоки и вулканические склоны
<i>S. pimpinellifolium</i>	СС	ФС	♀♂	От Южного Эквадора до севера Чили. Прибрежные районы, равнины
<i>S. lycopersicum</i> <i>var. cerasiforme</i>	СС	С	♀♂	Распространен по всему миру в тропиках и субтропиках
<i>S. arcanum</i>	СН, редко СС	С, П, ФП	-	Север Перу. Прибрежные зоны с сезонными туманами и внутренние долины Анд, на сухих каменистых склонах
<i>S. chmielewskii</i>	СС	ФП	♂	Юг Перу и север Боливии. Влажные и хорошо дренированные каменистые склоны
<i>S. neorickii</i>	СС	С	♂	Юг Эквадора - юг Перу. В сухих долинах между Андами
<i>S. corneliomulleri</i>	СН	П	♂	Южное Перу, Западные склоны Анд, сухие каменистые склоны
<i>S. peruvianum</i>	СН, редко СС	П	♂	Центральный регион Перу, север Чили. Сухие прибрежные пустыни и склоны
<i>S. chilense</i>	СН	П	-	Прибрежная зона Чили и северного Перу, на сухих каменистых склонах, иногда на солончаках
<i>S. habrochaites</i>	СН, редко СС	ФП	♂	Регион Анд Эквадора и Перу. Горные леса, сухие склоны и иногда экосистемы с сезонными туманами
<i>S. pennellii</i>	СН	ФП	♂	От севера Перу до севера Чили, на равнинных сухих каменистых склонах и песчаных участках
<i>S. ochranthum</i>	СН	П	-	Регион Анд Колумбии, Эквадора и Перу. Горные леса
<i>S. lycopersicoides</i>	СН	П	♂	Юг Перу и север Чили. Ущелья и каменистые склоны.
<i>S. sitiens</i>	СН	П	♂	Эндемик пустыни Атакама, гипераридные районы
<i>S. juglandifolium</i>	СН	П	-	Умеренные дождевые леса Колумбии, Эквадора и Перу
<i>S. sisymbriifolium</i>	СН	П	♂*	Регионы с тропическим, субтропическим и умеренным климатом

Примечание: СС – самосовместимость, СН – самонесовместимость; С – самоопылитель, П – перекрестник, ФС – факультативный самоопылитель, ФП – факультативный перекрестник; ♀♂ – возможно получение гибридных семян, когда выступает как в качестве отцовского, так и материнского компонента скрещивания, ♂ – возможно получение гибридных семян, когда выступает отцовским компонентом скрещивания; ♂* – возможно получение семян, когда выступает отцовским компонентом скрещивания, однако гибридное происхождение семян без применения эмбриокультуры не доказано; «-» – не завязывает гибридных семян без применения дополнительных методик.

environments. *S. peruvianum* occurs in habitats characterized by relatively stable daily temperatures, in contrast to *S. chilense*, which thrives under conditions of high diurnal temperature variation. *S. juglandifolium* and *S. ochranthum* are associated with humid regions, while *S. lycopersicoides* and *S. sitiens* are characteristic of arid zones. *S. pennellii*

exhibits exceptional drought tolerance, attributed to efficient regulation of transpiration, high water-use efficiency, and salinity tolerance (Ramírez-Ojeda et al., 2021). Additionally, *S. sisymbriifolium* demonstrates broad adaptive capacity and has become widely established across multiple regions globally (Biswas et al., 2023).

Genomic research and chromosomal characteristics

All species listed in Table 1 possess a diploid chromosome complement of 24 ($2n = 24$), whereas natural tetraploid populations have been reported only in *S. chilense*. In wild tomatoes and related species, gene order is highly conserved despite the presence of some chromosomal rearrangements, which facilitates trait introgression (Kole, 2011). Although successful hybridization between *S. sisymbriifolium* and tomato has been reported (Piosik et al., 2019), this species remains poorly studied. No genetic map has yet been constructed, although high-quality karyotyping has been performed and chromosome morphology has been described (Biswas et al., 2024).

A set of genomes from wild tomato species, including *S. pimpinellifolium*, *S. habrochaites*, *S. pennellii*, *S. galapagense*, *S. chilense*, *S. arcanum*, *S. peruvianum*, *S. corneliomulleri*, *S. neorickii*, *S. chmielewskii*, and *S. lycopersicoides*, has been successfully sequenced, thereby providing a foundation for the identification and mapping of valuable traits (Du et al., 2025). To date, tomato researchers have identified thousands of QTLs and hundreds of genes associated with key agronomic traits, including disease resistance. In this review, we focus specifically on the major biotic stress-resistance genes identified in wild tomato relatives.

Resistance to biotic and abiotic stresses

Over the past decade, research interest in wild tomato species and several related *Solanum* species as sources of resistance to tomato diseases has increased markedly. When considering wild species as donors of valuable traits, it is important to note that different accessions within the same species may exhibit substantially different levels of resistance, as shown by Grushetskaya et al. (2010), Jewehan et al. (2022b), Solankey et al. (2017), and Arafa et al. (2017). Therefore, prior to their inclusion in hybridization programs, the target trait should be carefully evaluated in the selected material. Table 2 summarizes wild species and the valuable resistance traits to biotic and abiotic stresses identified in them.

When considering sources for improved tomato tolerance to abiotic stresses, particular attention should be given to species such as *S. sitiens*, which exhibits resistance to soil salinity, drought, and sub-zero temperatures (Rick, 1988; Chetelat et al., 2009). Foolad (2004) identified *S. pimpinellifolium*, *S. peruvianum*, and *S. pennellii* as important genetic sources of salinity tolerance. *S. habrochaites* carries genes conferring resistance to chilling injury, and successful introgression of these genes into cultivated tomato has been reported (Dolstra et al., 2002).

An important research priority is the transfer of insect resistance genes, given that insects serve as primary vectors of tomato viral diseases. This resistance is primarily conferred by a high density of glandular trichomes (Almeida et al., 2023). Among wild species, *S. pennellii*, *S. habrochaites* var. *hirsutum*, and *S. galapagense* exhibit resistance to whiteflies attributable to these traits. Low susceptibility to the tomato leafminer *Tuta absoluta* (Meyrick, 1917) has been observed in *S. pennellii*, *S. chmielewskii*, *S. habrochaites*, and *S. galapagense*, associated with the production of allelochemicals, glandular trichome density, and specific leaf morphology; notably, high heritability of both trichome density and allelochemical content has been demonstrated, including in interspecific crosses (Almeida et al., 2023). *S. sisymbriifolium* is distinguished by its resistance to the carmine spider mite *Tetranychus cinnabarinus* Boisduval; although the heritability of this trait remains unstudied (Piosik et al., 2019).

In uncontrolled field conditions, particularly in protected and open-ground cultivation in southern Russia, root-knot nematodes *Meloidogyne* spp. cause substantial damage to tomato crops. Resistance to these nematodes is primarily conferred by *Mi* genes, several of which have been successfully introduced into cultivated tomatoes. These genes were originally identified in *S. peruvianum* (*Mi1–Mi8*) and *S. arcanum* (*Mi-9*), with the latter mapped to chromosome 6 and notable for retaining activity at elevated temperatures (Jiang et al., 2023). Additionally, *S. sisymbriifolium* represents a promising alternative source of nematode resistance that is employed as a trap crop (Hajihassani et al., 2020; Perpétuo et al., 2021).

Bacterial diseases of tomato cause significant yield losses and have a worldwide distribution. Genetic resistance to the bacterial canker, caused by *Clavibacter michiganensis* subsp. *michiganensis* (Smith) Davis et al., has been identified in *S. chilense*, *S. habrochaites*, and *S. pimpinellifolium* (Khazaei, Madduri, 2022). Resistance to the bacterial spot, induced by *Xanthomonas* spp., occurs in *S. habrochaites* (Almeida et al., 2023), *S. pennellii*, and *S. pimpinellifolium* (Khazaei,

Madduri, 2022). Finally, resistance to the bacterial wilt, provoked by *Ralstonia solanacearum* (Smith) Yabuuchi et al., has been reported in *S. pimpinellifolium* (Khazaei, Madduri, 2022) and *S. sisymbriifolium* (Collonnier et al., 2003). In wild and related tomato species, resistance to bacterial diseases is predominantly polygenic, with QTLs mapped in only a limited number of species. For example, resistance to bacterial spot is controlled by the *Pto/Prf* gene cluster from *S. pimpinellifolium*, which has been successfully introgressed into several modern tomato varieties (Hassan et al., 2024).

Among the most dangerous viral diseases of tomato classified as quarantine pathogens in Russia are Pepino mosaic virus (PepMV), Tomato spotted wilt virus (TSWV), and tomato brown rugose fruit virus (ToBRFV) (“Dangerous Quarantine Diseases of Tomatoes,” 2024), for which no effective control measures currently exist. Resistance to PepMV has been identified in *S. habrochaites* (Ling, Scott, 2007) and in *S. lycopersicoides* (Soler et al., 2011). However, successful introgression of this trait into cultivated tomato has not been reported. Tolerance to ToBRFV has been reported in *S. pimpinellifolium*, *S. pennellii*, and *S. chilense* (Kabas et al., 2022), with highly resistant accessions specifically identified among *S. pimpinellifolium* (Jaiswal et al., 2024).

Qi et al. (2021) identified eight resistance genes against tomato spotted wilt virus (genus *Tospovirus*) in wild tomato species, including *S. pimpinellifolium*, *S. peruvianum* and *S. chilense*, of which only the dominant *Sw-5* gene, originally derived from *S. peruvianum*, confers high-level resistance. This gene also provides resistance to tomato chlorotic spot virus (Shahriari, 2023). Additional sources of Tomato spotted wilt virus (TSWV) resistance have been identified by Kabaş et al. (2021) in accessions of *S. pennellii*, *S. chmielewskii*, *S. habrochaites*, *S. peruvianum*, and *S. sitiens*.

Tobacco mosaic virus, tomato mosaic virus, and tomato brown rugose fruit virus belong to the genus *Tobamovirus*. The principal defense against tobamoviruses in tomato is provided by three mapped resistance genes: *Tm-1* on chromosome 2 of *S. habrochaites*, which is inherited in an incompletely dominant manner and confers partial resistance, and the dominant genes *Tm-2* and *Tm-2²* on chromosome 9 of *S. peruvianum*, of which *Tm-2²* is the most effective (Shahriari et al., 2023). In addition, Jewehan et al. (2022b) detected high resistance to tobacco mosaic virus and tomato mosaic virus in two *S. ochranthum* accessions.

Tomato yellow leaf curl disease, caused by begomoviruses of the family Geminiviridae, severely impacts tomato yield and fruit quality. To date, six major independently inherited resistance genes *Ty-1*, *Ty-3*, *Ty-4*, and *Ty-6* from *S. chilense*; *Ty-2* from *S. habrochaites*; and *Ty-5* from *S. peruvianum*, along with several QTLs, have been identified and mapped in wild tomato species (Dhaliwal et al., 2020). The *Ty-1*, *Ty-2*, *Ty-3*, *Ty-4*, and *Ty-6* genes are dominantly inherited, whereas *Ty-5* is recessive; notably, *Ty-1* and *Ty-5* exhibit broad-spectrum activity, while *Ty-4* and *Ty-6* genes merely enhance the resistance conferred by *Ty-3* and *Ty-5* (Shahriari et al., 2023).

Resistance to Tomato chlorosis virus (ToCV) has been identified in accessions of *S. peruvianum* and *S. chmielewskii* (García-Cano et al., 2010; Mansilla-Córdova et al., 2018); subsequent studies confirmed the quantitative nature of this resistance inheritance (Gao et al., 2025).

Among the fungal diseases affecting tomato cultivation in Russia, late blight (causal agent *Phytophthora infestans* de Bary), *Alternaria* blight (*Alternaria* spp.), and leaf mold (*Fulvia fulva* (Cooke) Cif.) are particularly destructive. Sources of late blight resistance have been identified in *S. chilense* (Solankey et al., 2017; Arafa et al., 2017), *S. peruvianum* (Solankey et al., 2017), and *S. habrochaites* (Ph-4 gene; Khazaei, Madduri, 2022). *S. sisymbriifolium* exhibits hypersensitivity response to several European isolates of *P. infestans* pathogenic to potato (Flier et al., 2003). Several late blight resistance genes have been mapped, including the *Ph-2* gene from *S. pimpinellifolium*, located on the long arm of chromosome 10 and conferring

partial resistance that effectively slows disease progression. The *Ph-3* gene from the same species, mapped to the long arm of chromosome 9, provides more reliable resistance (Zhi et al., 2021). The *Ph-5*, also derived from *S. pimpinellifolium*, is mapped to the long arm of chromosome 1 (Foolad et al., 2014).

Resistance to the *F. fulva* has been identified in *S. neorickii* (Grushetskaya et al., 2010), *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* (Khazaei, Madduri, 2022; Grushetskaya et al., 2010), and *S. cheesmaniae* (Grushetskaya et al., 2010). Among the leaf mold resistance genes, *Cf-9* first identified in *S. pimpinellifolium*, and *Cf-4* from *S. habrochaites* have been most extensively characterized (Kahlon et al., 2020).

Table 2. Genetic sources of resistance to biotic and abiotic stresses in the genus *Solanum*

	<i>S. cheesmaniae</i>	<i>S. galapagense</i>	<i>S. pimpinellifolium</i>	<i>S. lycopersicum</i> var. <i>cerasiforme</i>	<i>S. arcanum</i>	<i>S. chmielewskii</i>	<i>S. neorickii</i>	<i>S. cornelomulleri</i>	<i>S. peruvianum</i>	<i>S. chilense</i>	<i>S. habrochaites</i>	<i>S. pennellii</i>	<i>S. ochranthum</i>	<i>S. lycopersicoides</i>	<i>S. sitiens</i>	<i>S. sisymbriifolium</i>
Abiotic stress																
Heat tolerance	+		+			+					+	+				
Drought tolerance	+		+							+	+	+				+
Salinity tolerance			+				+				+	+				
Pests																
Whitefly <i>Bemisia tabaci</i>		+				+					+	+				
Two-spotted spider mite <i>Tetranychus urticae</i>																+
Root-knot nematode <i>Meloidogyne</i> spp					+				+							+
Tomato leafminer <i>Tuta absoluta</i>											+	+				
Bacterial diseases																
Bacterial spot <i>Xanthomonas euvesicatoria</i> ex Doidge, <i>X. vesicatoria</i> ex Doidge, <i>X. perforans</i> , <i>X. gardneri</i> Šutic			+								+	+				
Bacterial wilt <i>Ralstonia solanacearum</i> (Smith) Yabuuchi et al.			+													+
Bacterial stem canker of tomato					+						+	+				
<i>Clavibacter michiganensis</i> subsp. <i>michiganensis</i> (Smith) Davis et al.			+							+	+					
Bacterial speck <i>Pseudomonas syringae</i> pv. <i>tomato</i> van Hall			+													
Viral diseases																
Tomato brown rugose fruit disease			+	+				+	+	+	+		+			
Tomato brown rugose fruit virus, ToBRFV									+	+	+					
Tomato yellow leaf curl disease Tomato yellow leaf curl virus, TYLCV			+						+	+	+					
Pepino mosaic [Pepino mosaic potexvirus, PepMV]											+			+		
Tomato mosaic Tomato mosaic tobamovirus, ToMV									+		+		+			
Tobacco mosaic Tobacco mosaic tobamovirus, TMV													+			
Tomato spotted wilt Tomato spotted wilt orthotospovirus, TSWV			+			+			+	+	+	+			+	
Tomato chlorotic spot virus Tomato chlorotic spot virus, TCSV									+							
Tomato chlorosis virus Tomato chlorosis virus (ToCV)						+			+							
Fungal diseases																
Alternaria blight <i>Alternaria linariae</i> (Neerg.) E.G. Simmons, <i>A. solani</i> Sorauer, <i>A. alternata</i> (Fr.) Keissl			+									+				
Verticillium wilt			+	+												+
<i>Verticillium albo-atrum</i> Reinke & Berthold and <i>V. dahliae</i> Kleb.																
Leaf mold <i>Fulvia fulva</i> (Cooke) Cif.	+		+	+			+				+					
Powdery mildew <i>Erysiphe neolyopersici</i> (L. Kiss) H. Y. Hsiao & Y. M. Shen, <i>Leveillula taurica</i> (Lév.) G. Arnaud			+	+	+				+	+	+					
Gray mold <i>Botrytis cinerea</i> Pers.			+				+				+					
Fusarium wilt <i>Fusarium oxysporum</i> Schltdl., rarely <i>F. solani</i>			+						+			+				
Late blight <i>Phytophthora infestans</i> (Mont.) de Bary	+		+						+	+	+	+				+
Septoria leaf spot <i>Septoria lycopersici</i> Speg.			+	+					+	+	+					
Gray leaf spot <i>Stemphylium solani</i> G. F. Weber, <i>S. lycopersici</i> (Enjoji) W. Yamam., <i>S. botryosum</i> Wallr.			+						+		+					

Таблица 2. Генетические источники устойчивости к биотическим и абиотическим стрессам в роде *Solanum*

	<i>S. cheesmaniae</i>	<i>S. galapagense</i>	<i>S. pimpinellifolium</i>	<i>S. lycopersicum</i> <i>var. cerasiforme</i>	<i>S. arcanum</i>	<i>S. chmielewskii</i>	<i>S. neorickii</i>	<i>S. corneliumulleri</i>	<i>S. peruvianum</i>	<i>S. chilense</i>	<i>S. habrochaites</i>	<i>S. pennellii</i>	<i>S. ochreanthum</i>	<i>S. lycopersicoides</i>	<i>S. sitiens</i>	<i>S. sisymbriifolium</i>
Абиотический стресс																
Жаростойкость	+		+			+					+	+				
Засухоустойчивость	+		+							+	+	+				+
Устойчивость к засолению почвы			+				+				+	+				
Вредители																
Табачная белокрылка <i>Bemisia tabaci</i>		+				+					+	+				
Красный паутинный клещ <i>Tetranychus urticae</i>																+
Нематода <i>Meloidogyne</i> spp					+				+							+
Томатная минирующая моль <i>Tuta absoluta</i>											+	+				
Бактериальные заболевания																
Бактериальная пятнистость <i>Xanthomonas euvesicatoria</i> ex Doidge, <i>X. vesicatoria</i> ex Doidge, <i>X. perforans</i> , <i>X. gardneri</i> Šutic			+								+	+				
Бактериальное увядание <i>Ralstonia solanacearum</i> (Smith) Yabuuchi et al.			+													+
Бактериальный рак стеблей томата <i>Clavibacter michiganensis</i> subsp. <i>michiganensis</i> (Smith) Davis et al.			+		+					+	+					
Бактериальная крапчатость томата <i>Pseudomonas syringae</i> pv. <i>tomato</i> van Hall			+													
Вирусные заболевания																
Бурая (коричневая) морщинистость томата <i>Tomato brown rugose fruit virus</i> , ToBRFV			+	+				+	+	+	+		+			
Желтая курчавость листьев томата <i>Tomato yellow leaf curl virus</i> , TYLCV			+						+	+	+					
Мозаика пегино <i>Pepino mosaic potexvirus</i> , PepM											+			+		
Мозаика томата <i>Tomato mosaic tobamovirus</i> , ToMV									+		+		+			
Табачная мозаика <i>Tobacco mosaic tobamovirus</i> , TMV													+			
Бронзовость, или пятнистое увядание томата <i>Tomato spotted wilt orthotospovirus</i> , TSWV			+		+			+	+	+	+				+	
Вирус хлоротической пятнистости томатов <i>Tomato chlorotic spot virus</i> , TCSV									+							
Вирус хлороза томатов <i>Tomato chlorosis virus</i> , (ToCV)					+			+								
Грибные заболевания																
Альтернариоз томата <i>Alternaria linariae</i> (Neerg.) E.G. Simmons, <i>A. solani</i> Sorauer, <i>A. alternata</i> (Fr.) Keissl			+									+				
Вертициллез <i>Verticillium albo-atrum</i> Reinke & Berthold u <i>V. dahliae</i> Kleb.			+	+												+
Кладоспориоз <i>Fulvia fulva</i> (Cooke) Cif.	+		+	+		+					+					
Мучнистые росы томата <i>Erysiphe neolyopersici</i> (L. Kiss) H. Y. Hsiao & Y. M. Shen, <i>Leveillula taurica</i> (Lév.) G. Arnaud			+	+	+				+	+	+					
Серая гниль <i>Botrytis cinerea</i> Pers.			+				+				+					
Фузариоз <i>Fusarium oxysporum</i> Schltdl., реже <i>F. solani</i>			+						+			+				
Фитофтороз паслёновых <i>Phytophthora infestans</i> (Mont.) de Bary	+		+						+	+	+	+				+
Септориоз, или белая пятнистость <i>Septoria lycopersici</i> Speg.			+	+					+	+	+					
Серая пятнистость листьев <i>Stemphylium solani</i> G. F. Weber, <i>S. lycopersici</i> (Enjoji) W. Yamam., <i>S. botryosum</i> Wallr.			+						+		+					

Genetic resistance to *Alternaria* pathogens has been identified in *S. pennellii*, which carries the *Asc* gene conferring resistance to *Alternaria* stem canker, and in *S. pimpinellifolium*, which harbors the *EB-5* and *EB-9* genes for resistance to *Alternaria* blight (Khazaei, Madduri, 2022). Additionally, resistance to *Alternaria* spp. has been documented in *S. peruvianum*, *S. habrochaites*, and *S. arcanum*, where

multiple QTLs contributing to this resistance have been mapped (Adhikari et al., 2017).

Resistance to powdery mildew has been detected in multiple wild tomato species, including *S. pimpinellifolium* and *S. peruvianum* (Emelina et al., 2010), *S. habrochaites* (Emelina et al., 2010; Khazaei, Madduri, 2022), *S. lycopersicum* var. *cerasiforme*, *S. chilense*, and *S. arcanum* (Khazaei, Madduri,

2022). Among the characterized resistance genes, *Ol-1* and *Ol-3* were mapped from *S. habrochaites*, *Ol-4* from *S. peruvianum*, three QTLs were identified in *S. neorickii*, and a recessive *ol-2* gene was detected in *S. lycopersicum* var. *cerasiforme* (Bai et al., 2005).

Three major genes conferring resistance to Fusarium wilt (causal agent *Fusarium oxysporum* Schltdl.) – *I*, *I-2*, and *I-3* – have been successfully introgressed into cultivated tomato varieties. The dominant genes *I* and *I-2*, originating from *S. pimpinellifolium*, confer resistance to races 1 and 2 of the pathogen, respectively, while *I-3*, introgressed from *S. pennellii*, provides resistance to races 1 through 3 (Shamshin et al., 2022).

Two dominant genes *Ve-1* and *Ve-2*, conferring resistance to Verticillium wilt induced by *Verticillium dahliae* Kleb. and *V. albo-atrum* Reinke & Berthold, have been introgressed into cultivated tomato from *S. pimpinellifolium*. These genes, mapped to the short arm of chromosome 9, have been extensively characterized using molecular genetic approaches (Robb and Nazar, 2021). *Ve-1* provides resistance to race 1 strains of both pathogens but offers no protection against race 2 (Fradin et al., 2009). Additionally, *S. sisymbriifolium* represents a promising novel source of Verticillium wilt resistance (Piosik et al., 2019).

Reproductive barriers and optimal strategies for interspecific hybridization between *S. lycopersicum* and wild relatives

Information on reproductive relationships between *Solanum* species is critical for effective breeding strategies (Bukharova, Bukharov, 2009). Most *Solanum* species exhibit S-RNase-based gametophytic self-incompatibility (GSI), controlled by the S-locus. This system is based on the interaction of S-RNases in the pistil and S-locus F-box proteins in pollen, which form an SCF-type ubiquitin ligase complex that mediates the recognition and degradation of incompatible S-RNases via the ubiquitin-proteasome pathway. Self-compatibility (SC) in *S. lycopersicum*, *S. cheesmaniae*, *S. galapagense* and *S. pimpinellifolium* results from disruption of this system that occurred due to the loss of functional S-RNase alleles and key pollen factors, including the SpSLF-23 protein (encoded by the *ui1.1* gene) and Cullin1 (*ui6.1*) (Li and Chetelat, 2015). In addition to the aforementioned species, *S. chmielewskii* and *S. neorickii* are self-compatible; however, they exhibit unilateral incompatibility (UI) when crossed with cultivated tomato. UI represents a post-mating reproductive barrier that restricts hybridization between related species, in which pollen from a self-compatible species is rejected by the pistil of a self-incompatible species, whereas the reciprocal cross typically succeeds. The molecular basis of UI is closely associated with self-incompatibility (SI). Core components of the SI pathway, including S-RNase, the CUL1 protein (encoded by the *ui6.1* locus), and the HT protein, have been shown to play critical roles in mediating UI responses (Li and Chetelat, 2015). Within the tomato clade, several wild species such as *S. corneliomulleri*, *S. chilense*, *S. pennellii*, *S. ochranthum*, *S. lycopersicoides*, *S. sitiens*, *S. juglandifolium*, and *S. sisymbriifolium* are characterized by self-incompatibility. Conversely, self-compatible forms have been identified in *S. arcanum*, *S. peruvianum*, and *S. habrochaites* (Table 1).

Interspecific hybridization within the genus *Solanum* is governed by prezygotic and postzygotic incompatibility barriers

Cultivated tomato exhibits high susceptibility to gray mold, caused by *Botrytis cinerea* Pers. Resistance identified in wild species such as *S. neorickii* and *S. pimpinellifolium* is predominantly quantitative in nature (Khazaei, Madduri, 2022). Partial resistance has also been documented in *S. habrochaites*, associated with a QTL locus (Finkers et al., 2007).

Tomato septoria leaf spot (causal agent *Septoria lycopersici* Spreng.) is widespread throughout Russia, particularly in the southern regions, Siberia, and the Far East. Wild tomato species serve as important sources of resistance, with *S. chilense*, *S. habrochaites*, *S. peruvianum*, and *S. cerasiforme* demonstrating high levels of disease resistance (Pandey et al., 2024). Although resistance loci have been successfully transferred from *S. habrochaites* and *S. peruvianum* (Pandey et al., 2024), no commercial tomato varieties currently offer resistance levels satisfactory to vegetable growers.

Gray leaf spot poses low risk in Russia, primarily affecting open fields and plastic greenhouse cultivation. A single dominant resistance gene *Sm* from *S. pimpinellifolium* has been introgressed into tomato. Reis and Boiteux (2020) additionally identified resistant accessions in *S. lycopersicum*, *S. peruvianum*, and *S. habrochaites*; however, it remains unclear whether this resistance represents *Sm* alleles or novel genes.

(Bedinger et al., 2011). Several wild and semi-domesticated species, including *S. cheesmaniae*, *S. galapagense*, *S. pimpinellifolium*, and the ancestral form *S. lycopersicum* var. *cerasiforme*, exhibit minimal reproductive barriers and readily hybridize with cultivated tomato in both direct and reciprocal crosses (Kole, 2011). Crosses between *S. lycopersicum* and certain wild relatives, such as *S. habrochaites* and *S. pennellii*, tend to produce hybrid seeds; however, a substantial proportion of these seeds remain underdeveloped, reflecting partial postzygotic incompatibility (Bukharova, Bukharov, 2009). Moreover, interspecific hybridization involving *S. habrochaites* displays unilateral incompatibility when this species serves as the maternal parent (Hogenboom, 1972).

Crosses between *S. lycopersicum* and *S. peruvianum* are typically characterized by unilateral incompatibility and frequent embryo abortion (Kole, 2011). Nonetheless, recent studies by Zeist et al. (2023) have reported successful seed set in reciprocal crosses between these species. In earlier work, Bukharova and Bukharov (2009) observed a fruit set of approximately 40% in *S. lycopersicum* × *S. peruvianum* hybrids, although seed germination remained relatively low (27%). Among the resulting progeny, only 3% were confirmed hybrids, while the majority were determined to be of apomictic origin. These findings indicate that judicious selection of *S. lycopersicum* cultivars can facilitate hybridization with wild *Solanum* species and enhance the efficiency of interspecific hybrid production.

All wild species hybridized with *S. lycopersicum* possess a diploid chromosome number of $2n = 24$; thus, manipulations involving polyploidization or chromosome doubling—techniques commonly employed in interspecific potato hybridization (Jansky, 2006)—are not required.

To address incompatibility barriers related to impaired pollen tube growth and fertilization in various dicotyledonous

plants, including members of the Solanaceae family, *in vitro* pollination has been successfully combined with ovule, ovary, or isolated embryo culture techniques (Tomiczak et al., 2022). However, to date, no reports describe the application of such approaches to overcome reproductive barriers within the genus *Solanum*.

To promote pollen tube germination, fertilization, and hybrid embryo development, various pre- and post-pollination treatments with phytohormones have been employed (Jansky, 2006; Pershina, Trubacheeva, 2016, Vishnyakova et al., 2024). Another effective technique involves pollination using a mixture of pollen from cultivated and wild relatives (Pico et al., 2002). Within the genus *Solanum*, Pico et al. (2002) applied these methods to facilitate hybridization between *S. lycopersicum* and the wild species *S. peruvianum* and *S. chilense*. Pretreatment of tomato stigmas with boric acid followed by pollination with *S. peruvianum* pollen, combined with gibberellic acid application to prevent fruit abscission, yielded globular embryos with low seed set, some of which were successfully regenerated into plants via embryo culture. Additionally, the use of mixed pollen proved beneficial in overcoming the limited growth of *S. chilense* pollen tubes within tomato stigmas, resulting in a small number of hybrid plants, with *S. chilense* crosses producing approximately 0.1–0.6 hybrid seeds per fruit.

The classical bridge method developed by I.V. Michurin has been employed to overcome incompatibility between *S. lycopersicum* and wild species such as *S. sitiens* and *S. pennellii* (DeVerna et al., 1990, 1991). In many cases, incompatibility could only be bypassed through somatic hybridization, which enables the fusion of protoplasts from

distinct species to produce viable heterokaryons and hybrid plants (Handley et al., 1986; Kochevenko et al., 1996; Kobayashi et al., 1996; Gavrilenko et al., 2001).

A promising direction for overcoming interspecific incompatibility in *Solanum* hybridization involves genetic engineering approaches that target the modification or suppression of genes responsible for reproductive barriers. Such genes include S-locus genes encoding S-RNases and HT-B proteins (Bedinger et al., 2011). Alternatively, once these barrier-associated genes are identified and characterized, marker-assisted selection could be used to identify genotypes from natural populations that lack undesirable genes and to incorporate them into hybridization programs (Bedinger et al., 2011).

Postzygotic incompatibility barriers associated with defects in embryonic development in the genus *Solanum* can generally be overcome successfully through the *in vitro* culture of immature embryos. This approach has been successfully applied to facilitate the introgression of resistance genes from *S. peruvianum* (De Nettancourt et al., 1974; Sohrab et al., 2015) and has proven effective even in relatively distant crosses, such as *S. lycopersicum* × *S. sisymbriifolium* (Piosik et al., 2019) and *S. lycopersicum* × *S. sitiens* (Chetelat, 2016).

In some instances, postzygotic incompatibility is expressed as sterility in the hybrid progeny, as observed in crosses between *S. lycopersicum* and *S. peruvianum* (De Nettancourt et al., 1974), and between *S. lycopersicum* and *S. sisymbriifolium* (Piosik et al., 2019). Fertility restoration in sterile interspecific hybrids has been achieved through chromosome doubling with colchicine treatment during hybridization involving *S. sitiens* (DeVerna et al., 1990).

Conclusion

Tomato breeding relies heavily on the introgression of beneficial traits from wild *Solanum* species. The incorporation of these species into breeding programs is often prompted by the emergence of new diseases, virulent pathogen strains, or environmental stresses associated with climate change. Wild tomato relatives have served as important genetic donors, contributing resistance and adaptive traits to cultivated *S. lycopersicum*. The most frequently utilized species include *S. cheesmaniae*, *S. pimpinellifolium*, *S. habrochaetes*, *S. pennellii*, and *S. peruvianum*. Using genes from these taxa, both Russian and international breeding programs have developed cultivars such as Gardemarin and Linkor, which carry powdery mildew resistance derived from *S. cheesmaniae* (Emelina et al., 2010), as well as Plum Regal containing the Ph-3 gene and Mountain Merit with Ph-2 and Ph-3 genes from *S. pimpinellifolium* (Coomber et al., 2025). Species such as *S. chmielewskii*, *S. corneliomulleri*, *S. ochranthum*, *S. lycopersicoides*, *S. sitiens*, and *S. sisymbriifolium* are difficult to cross with cultivated tomato, which has limited

their use in breeding to date. In interspecific hybridization, unilateral incompatibility is frequently observed, with higher success rates achieved when *S. lycopersicum* serves as the female parent. Numerous studies have demonstrated that hybridization efficiency and trait introgression are highly dependent on the selection of the *S. lycopersicum* genotype employed.

A recurrent phenomenon in distant hybridization of tomatoes is apomixis; therefore, the use of cultivated forms carrying marker traits – such as the potatoleaf type – can facilitate the identification and selection of true hybrid plants. To overcome prezygotic barriers, approaches including pollination with pollen mixtures, phytohormone treatments, the bridge-cross method, and somatic hybridization have proven effective. In cases of postzygotic barriers, *in vitro* embryo culture and chromosome doubling using colchicine are the primary methods for rescuing hybrid embryos and restoring fertility in sterile progeny.

Acknowledgements

This research was conducted within the framework of a thematic research program commissioned by the Ministry of Agriculture of the Russian Federation and supported by Federal funding in 2024.

References

- Bukharova AR, Bukharov AF (2009) [Commonality and specificity of introgressive processes in the generic complexes of tomato, pepper and eggplant]. *Vestnik Altayskogo gosudarstvennogo agrarnogo universiteta* 6:5–9 (In Russian)
- Emelina MN, Gorshkova NS, Ignatova SI, Tereshonkova TA (2010) [Sources and donors of tomato resistance to powdery mildew and breeding results]. *Kartofel' i ovoshchi* 7:22–23 (In Russian)
- Federal Service for Veterinary and Phytosanitary Surveillance in Oryol and Kursk Regions (2007–2024) [Dangerous quarantine diseases of tomato]. https://57.fsvps.gov.ru/news/opasnye_karantinnye_zabolevaniya_tomatov (31.09.2025) (In Russian)
- Grushetskaya ZE, Lemesh VA, Poliksenova VD (2010) [Potential sources of new genes for resistance to tomato leaf mold pathogen in *Solanum* L. species]. *Ovoshchevodstvo* 18:112 (In Russian)
- Karimova EV, Shneyder YuA, Prihodko YuN, Lozovaya EN et al (2023) [Tomato mottle mosaic tobamovirus — a new threat to vegetable production. Results of serodiagnostic evaluation for its detection]. *Fitosanitariya. Karantin rasteniy* 3:48–59 (In Russian) <http://doi.org/10.69536/q0045-7738-8282-n>
- Pershin LA, Trubacheeva NV (2016) [Interspecific incompatibility in distant plant hybridization and possibilities for its overcoming]. *Vavilovskiy zhurnal genetiki i seleksii* 20(4):416–425 (In Russian) <http://doi.org/10.18699/VJ16.082>
- Pyshnaya ON, Dzhos EA (2021) [History of development and results of Solanaceous crop breeding at the Federal Scientific Vegetable Center]. *Ovoshchi Rossii* 5:5–10 (In Russian) <http://doi.org/10.18619/2072-9146-2021-5-5-10>
- Shamshin IN, Ilyichev AS, Grosheva EV (2022) [Assessment of intrasort polymorphism of tomato fungal disease resistance genes in cultivars bred by Michurinsk State Agrarian University]. *Ovoshchi Rossii* (6):35–39 (In Russian) <http://doi.org/10.18619/2072-9146-2022-6-35-39>
- Vishnyakova AV, Martirosyan AZ, Kobyashova AD, Monakhos SG (2024) [Influence of exogenous phytohormones on ovule development during hybridization of *Solanum lycopersicum* and *Solanum sisymbriifolium*]. *Izvestiya Timiryazevskoy selskokhozyaystvennoy akademii* 6:64–74 (In Russian) <http://doi.org/10.26897/0021-342X-2024-6-64-74>
- Abbas MM, Ghani MA, Ziaf K, Khan TN et al (2024) Development and characterization of F1 hybrid tomato by inter and intraspecific hybridization. *Pak J Agri Sci* 61(1):1–10. <http://doi.org/10.21162/PAKJAS/24.218>
- Adhikari P, Oh Y, Panthee DR (2017) Current status of early blight resistance in tomato: an update. *Int J Mol Sci* 18(10):2019. <http://doi.org/10.3390/ijms18102019>
- Ajazaruddin SM, Lal M, Yadav A, Kumar N et al (2024) Breeding for resistance against pest and diseases in tomatoes: a review. *J Sci Res Rep* 30(6):469–479. <http://doi.org/10.9734/jsrr/2024/v30i62063>
- Arafa RA, Moussa OM, Soliman NEK, Shirasawa K et al (2017) Resistance to *Phytophthora infestans* in tomato wild relatives. *Afr J Agri Res* 12(26):2188–2196. <http://doi.org/10.5897/AJAR2017.12422>
- Bai Y, Lindhout P (2007) Domestication and breeding of tomatoes: what have we gained and what can we gain in the future? *Ann Bot* 100(5):1085–1094. <http://doi.org/10.1093/aob/mcm150>
- Bai Y, van der Hulst R, Bonnema G, Marcel TC et al (2005) Tomato defense to *Oidium neolycopersici*: dominant *Ol* genes confer isolate-dependent resistance via a different mechanism than recessive *ol-2*. *Mol Plant-Microbe Interact* 18(4):354–362. <http://doi.org/10.1094/MPMI-18-0354>
- Barham WS, Winstead NN (1957) Inheritance of resistance to root-knot nematodes in tomatoes. *Proc Am Soc Hort Sci* 69:372–377. <http://doi.org/10.21273/JASHS.96.3.344>
- Bedinger PA, Chetelat RT, McClure B, Moyle LC et al (2011) Interspecific reproductive barriers in the tomato clade: opportunities to decipher mechanisms of reproductive isolation. *Sex Plant Reprod* 24:171–187. <http://doi.org/10.1007/s00497-010-0155-7>
- Biswas D, Haque SM, Ghosh B (2023) *Solanum sisymbriifolium* Lam.: an underutilised plant with future prospects in nutrition and medicine. *Proc Indian Natl Sci Acad* 89:445–469. <http://doi.org/10.1007/s43538-023-00191-9>
- Biswas D, Santra I, Ghosh B (2024) EMA-based chromosome characterization and karyotype analysis in two wild spiny medicinally and nutritionally important Solanaceous species – *Solanum sisymbriifolium* Lam. and *Solanum virginianum* L. *Cytologia* 89(1):65–70. <http://doi.org/10.1508/cytologia.89.65>
- Chetelat RT (2016) Overcoming sterility and unilateral incompatibility of *Solanum lycopersicum* × *S. sitiens* hybrids. *Euphytica* 207:319–330. <http://doi.org/10.1007/s10681-015-1543-8>
- Chetelat RT, Pertuzé RA, Faúndez L, Graham EB et al (2009) Distribution, ecology and reproductive biology of wild tomatoes and related nightshades. *Euphytica* 167:77–93. <http://doi.org/10.1007/s10681-008-9863-6>
- Chunwongse J, Chunwongse C, Black L, Hanson P (2002) Molecular mapping of the *Ph-3* gene for late blight resistance in tomato. *J Hort Sci Biotech* 77(3):281–286. <http://doi.org/10.1080/14620316.2002.11511493>
- Collonnier C, Fock I, Daunay MC, Servaes A et al (2003) Somatic hybrids between *Solanum melongena* and *S. sisymbriifolium* as a useful source of resistance against bacterial and fungal wilts. *Plant Sci* 164(5):849–861. [http://doi.org/10.1016/S0168-9452\(03\)00075-X](http://doi.org/10.1016/S0168-9452(03)00075-X)
- Coomber A, Rasmussen DA, Ristaino JB (2025) Experimental evolution of *Phytophthora infestans* on tomato reveals rapid genotypic and phenotypic adaptation and dynamic RXLR genome variation. *Phytopathology* 115(8):998–1007.
- de Almeida KC, de Resende JTV, Hata FT, Oliveira LVB et al (2023) Characterization of *Solanum* sp. Lycopersicon section for density and types of leaf trichomes and resistance to whitefly and tomato pinworm. *Sci Hort* 310:111746. <http://doi.org/10.1016/j.scienta.2022.111746>
- De Nettancourt D, Devreux M, Laneri U, Cresti M et al (1974) Genetical and ultrastructural aspects of self and cross incompatibility in interspecific hybrids between self-compatible *Lycopersicum esculentum* and self-incompatible *L. peruvianum*. *Theor Appl Genet* 44(6):278–288. <http://doi.org/10.1007/BF00278744>

- DeVerna JW, Rick CM, Chetelat RT, Lanini BJ et al (1990) Sexual hybridization of *Lycopersicon esculentum* and *Solanum rickii* by means of a sesquidiploid bridging hybrid. *P Natl Acad Sci USA* 87(23):9486–9490. <http://doi.org/10.1073/pnas.87.23.9486>
- Dhaliwal MS, Jindal SK, Sharma A, Prasanna HC (2020) Tomato yellow leaf curl virus disease of tomato and its management through resistance breeding: a review. *J Hort Sci Biotech* 95(4):425–444. <http://doi.org/10.1080/14620316.2019.1691060>
- Dolstra O, Venema JH, Groot PJ, van Hasselt PR (2002) Low-temperature-related growth and photosynthetic performance of alloplasmic tomato (*Lycopersicon esculentum* Mill.) with chloroplasts from *L. hirsutum* Humb. & Bonpl. *Euphytica* 124:407–421. <http://doi.org/10.1023/A:1015705032705>
- Du M, Sun C, Deng L, Zhou M et al (2025) Molecular breeding of tomato: Advances and challenges. *J Integr Plant Biol* 67: 669–721. <http://doi.org/10.1111/jipb.13879>
- Finkers R, van den Berg P, van Berloo R, Ten Have AW et al (2007) Three QTLs for *Botrytis cinerea* resistance in tomato. *Theor Appl Genet* 114(4):585–593. <http://doi.org/10.1007/s00122-006-0458-0>
- Flier WG, Van den Bosch GBM, Turkensteen LJ (2003) Epidemiological importance of *Solanum sisymbriifolium*, *S. nigrum* and *S. dulcamara* as alternative hosts for *Phytophthora infestans*. *Plant Pathol* 52(5):595–603. <http://doi.org/10.1046/j.1365-3059.2003.00922.x>
- Foolad MR (2004) Recent advances in genetics of salt tolerance in tomato. *Plant Cell Tiss Cult* 76:101–119. <http://doi.org/10.1023/B:TICU.0000007308.47608.88>
- Foolad MR (2007) Genome mapping and molecular breeding of tomato. *Int J Plant Genomics* 2007(1):064358. <http://doi.org/10.1155/2007/64358>
- Foolad MR, Sullenberger MT, Ohlson EW, Gugino BK (2014) Response of accessions within tomato wild species, *Solanum pimpinellifolium* to late blight. *Plant Breed* 133:401–411.
- Fradin EF, Zhang Z, Juarez-Ayala JC, Castroverde CDM et al (2009) Genetic dissection of Verticillium wilt resistance mediated by tomato *Ve1*. *Plant Physiol* 150:320–332
- García-Cano E, Navas-Castillo J, Moriones E, Fernández-Muñoz R (2010) Resistance to tomato chlorosis virus in wild tomato species that impair virus accumulation and disease symptom expression. *Phytopathology* 100:582–592.
- Gavrilenko T, Thieme R, Rokka VM (2001) Cytogenetic analysis of *Lycopersicon esculentum* (+) *Solanum etuberosum* somatic hybrids and their androgenetic regenerants. *Theor Appl Genet* 103:231–239. <http://doi.org/10.1007/s001220100626>
- Hajihassani A, Rutter WB, Schwarz T, Woldemeskel M et al (2020) Characterization of resistance to major tropical root-knot nematodes (*Meloidogyne* spp.) in *Solanum sisymbriifolium*. *Phytopathology* 110(3):666–673. <http://doi.org/10.1094/PHYTO-10-19-0393-R>
- Handley LW, Nickels RL, Cameron MW, Moore PP et al (1986) Somatic hybrid plants between *Lycopersicon esculentum* and *Solanum lycopersicoides*. *Theor Appl Genet* 71(5):691–697. <http://doi.org/10.1007/BF00263265>
- Hanson P, Green S, Kuo G (2006) *Ty-2*, a gene on chromosome 11 conditioning geminivirus resistance in tomato. *Tomato Genet Coop Rep* 56:17–18
- Hassan JA, Diplock N, Chau Ly IJ, Calma J et al (2024) *Solanum pimpinellifolium* exhibits complex genetic resistance to *Pseudomonas syringae* pv. tomato. *Front Plant Sci* 15:1416078. <http://doi.org/10.3389/fpls.2024.1416078>
- Hogenboom NG (1972) Breaking breeding barriers in *Lycopersicon*. 1. The genus *Lycopersicon*, its breeding barriers and the importance of breaking these barriers. *Euphytica* 21(2):221–227. <http://doi.org/10.1007/BF00036762>
- Jaiswal N, Chanda B, Gilliard A, Shi A, Ling K S (2024) Evaluation of tomato germplasm against tomato brown rugose fruit virus and identification of resistance in *Solanum pimpinellifolium*. *Plants* 13(5):581. <http://doi.org/10.3390/plants13050581>
- Jansky S (2006) Overcoming hybridization barriers in potato. *Plant Breed* 125(1):1–12. <http://doi.org/10.1111/j.1439-0523.2006.01178.x>
- Jewehan A, Kiemo FW, Salem N, Tóth Z et al (2022a) Isolation and molecular characterization of a tomato brown rugose fruit virus mutant breaking the tobamovirus resistance found in wild *Solanum* species. *Arch Virol* 167(7):1559–1563. <http://doi.org/10.1007/s00705-022-05438-2>
- Jewehan A, Salem N, Tóth Z, Salamon P, Szabó Z (2022b) Screening of *Solanum* (sections *Lycopersicon* and *Juglandifolia*) germplasm for reactions to the tomato brown rugose fruit virus (ToBRFV). *J Plant Dis Protect* 129:117–123. <http://doi.org/10.1007/s41348-021-00535-x>
- Jiang L, Ling J, Zhao J, Yang Y et al (2023) Chromosome scale genome assembly assisted identification of Mi 9 gene in *Solanum arcanum* accession LA2157, conferring heat stable resistance to *Meloidogyne incognita*. *Plant Biotechnol J* 21(7):1496–1509. <http://doi.org/10.1111/pbi.14055>
- Kabaş A, Fidan H, Demirelli MB (2021) Identification of new sources of resistance to resistance breaking isolates of tomato spotted wilt virus. *Saudi J Biol Sci* 28(5):3094–3099. <http://doi.org/10.1016/j.sjbs.2021.02.053>
- Kabas A, Fidan H, Kucukaydin H, Atan HN (2022) Screening of wild tomato species and interspecific hybrids for resistance/tolerance to tomato brown rugose fruit virus (ToBRFV). *Chilean J Agr Res* 82(1):189–196. <http://doi.org/10.4067/S0718-58392022000100189>
- Kahlon PS, Seta SM, Zander G, Scheikl D et al (2020) Population studies of the wild tomato species *Solanum chilense* reveal geographically structured major gene mediated pathogen resistance. *Proc Biol Sci* 287(1941):20202723. <http://doi.org/10.1098/rspb.2020.2723>
- Khazaei H, Madduri A (2022) The role of tomato wild relatives in breeding disease free varieties. *Genet Resour* 3(6):64–73. <http://doi.org/10.46265/genresj.PSES6766>
- Kobayashi RS, Stommel JR, Sinden SL (1996) Somatic hybridization between *Solanum ochroanthum* and *Lycopersicon esculentum*. *Plant Cell Tiss Cult* 45(1):73–78. <http://doi.org/10.1007/BF00043431>
- Kochevenko AS, Ratushnyak YI, Gleba YY (1996) Protoplast culture and somaclonal variability of species of series *Juglandifolia*. *Plant Cell Tiss Cult* 44:103–110. <http://doi.org/10.1007/BF00048186>
- Kole C (2011) Wild crop relatives: genomic and breeding resources: vegetables.

- Li W, Chetelat RT (2015) Unilateral incompatibility gene *ui1.1* encodes an S locus F box protein expressed in pollen of *Solanum* species. *Proc Natl Acad Sci* 112(14):4417–4422.
- Ling KS, Scott J W (2007) Sources of resistance to Pepino mosaic virus in tomato accessions. *Plant Dis* 91(6):749–753. <http://doi.org/10.1094/PDIS-91-6-0749>
- Lopes Sobrinho OP, dos Santos LNS, Soares FAL, Teixeira MB et al (2024) Adjusting irrigation and phosphate fertilizer to optimize tomato growth and production. *Agronomy* 14(8):1616. <http://doi.org/10.3390/agronomy14081616>
- Mansilla Córdova PJ, Bampi D, Rondinel Mendoza NV Melo PCT et al (2018) Screening tomato genotypes for resistance and tolerance to Tomato chlorosis virus. *Plant Pathol* 67:1231–1237.
- Menda N, Strickler SR, Edwards JD, Bombarely A et al (2014) Analysis of wild species introgressions in tomato inbreds uncovers ancestral origins. *BMC Plant Biol* 14:1–16. <http://doi.org/10.1186/s12870-014-0287-2>
- Merk HL, Ashradi H, Foolad MR (2012) Selective genotyping to identify late blight resistance genes in an accession of the tomato wild species *Solanum pimpinellifolium*. *Euphytica* 187(1):63–75. <http://doi.org/10.1007/s10681-012-0729-6>
- Pandey A, Paudel R, Adhikari TB, Panthee DR et al (2024) Septoria leaf spot of tomatoes: historical insights, present challenges, and future prospects. *Horticulturae* 10(12):1299. <http://doi.org/10.3390/horticulturae10121299>
- Peralta IE, Spooner DM, Knapp S (2008) Taxonomy of wild tomatoes and their relatives (*Solanum* sect. *Lycopersicoides*, sect. *Juglandifolia*, sect. *Lycopersicon*; Solanaceae). *Syst Bot Monogr* 84:1–186.
- Perpétuo LS, da Cunha MJ, Batista MT, Conceição IL (2021) *Solanum linnaeanum* and *Solanum sisymbriifolium* as a sustainable strategy for the management of *Meloidogyne chitwoodi*. *Sci Rep* 11(1):3484. <http://doi.org/10.1038/s41598-020-77905-2>
- Picó B, Herraiz J, Ruiz JJ, Nuez F (2002) Widening the genetic basis of virus resistance in tomato. *Sci Hortic* 94(1–2):73–89. <http://doi.org/10.1016>
- Piosik Ł, Ruta Piosik M, Zenkteler M, Zenkteler E (2019) Development of interspecific hybrids between *Solanum lycopersicum* L. and *S. sisymbriifolium* Lam. via embryo calli. *Euphytica* 215:1–20. <http://doi.org/10.1007/s10681-019-2358-9>
- Qi S, Zhang S, Islam MM, El Sappah AH, Zhang F et al (2021) Natural resources resistance to tomato spotted wilt virus (TSWV) in tomato (*Solanum lycopersicum*). *Int J Mol Sci* 22(20):10978. <http://doi.org/10.3390/ijms222010978>
- Ramírez Ojeda G, Peralta IE, Rodríguez Guzmán E, Chávez Servia JL et al (2021) Climatic diversity and ecological descriptors of wild tomato species (*Solanum* sect. *Lycopersicon*) and close related species (*Solanum* sect. *Juglandifolia* y sect. *Lycopersicoides*) in Latin America. *Plants* 10(5):855. <http://doi.org/10.3390/plants10050855>
- Reis A, Boiteux LS (2020) Resistência de acessos do gênero *Solanum* (seção *Lycopersicon*) a duas espécie de *Stemphylium*.
- Rick CM (1988) Tomato like nightshades: affinities, autoecology, and breeders' opportunities. *Econ Bot* 42(2):145–154. <http://doi.org/10.1007/BF02858915>
- Robb EJ, Nazar RN (2021) Tomato *Ve* resistance locus: resilience in the face of adversity? *Planta* 254:126. <http://doi.org/10.1007/s00425-021-03783-1>
- Rubio F, Alonso A, García Martínez S, Ruiz JJ (2016) Introgression of virus resistance genes into traditional Spanish tomato cultivars (*Solanum lycopersicum* L.): effects on yield and quality. *Sci Hortic* 198:183–190. <http://doi.org/10.1016/j.scienta.2015.11.025>
- Sarwar MJ, Zahir ZA, Asghar HN, Khaliq A (2022) Interaction of cadmium tolerant plant growth promoting rhizobacteria and organic amendments to suppress cadmium uptake in tomato. *Pak J Agric Sci* 59(5). <http://doi.org/10.21162/PAKJAS/22.82>
- Seah S, Yaghoobi J, Rossi M, Gleason C, Williamson V (2004) The nematode resistance gene, *Mi 1*, is associated with an inverted chromosomal segment in susceptible compared to resistant tomato. *Theor Appl Genet* 108(8):1635–1642. <http://doi.org/10.1007/s00122-004-1594-z>
- Shahriari Z, Su X, Zheng K, Zhang Z (2023) Advances and prospects of virus resistant breeding in tomatoes. *Int J Mol Sci* 24(20):15448. <http://doi.org/10.3390/ijms242015448>
- Sohrab SS, Bhattacharya PS, Rana D, Kamal MA, Pande MK (2015) Development of interspecific *Solanum lycopersicum* and screening for Tospovirus resistance. *Saudi J Biol Sci* 22(6):730–738. <http://doi.org/10.1016/j.sjbs.2014.11.009>
- Solankey SS, Akhtar SHIRIN, Neha P, Ray PK, Singh RG (2017) Reaction of tomato (*Solanum lycopersicum*) genotypes for resistance to late blight (*Phytophthora infestans*) disease. *Indian J Agric Sci* 87(10):1358–1364. <http://doi.org/10.56093/ijas.v87i10.74995>
- Soler S, López C, Prohens J, Nuez F (2011) New sources of resistance to PepMV in tomato. *J Plant Dis Prot* 118:149–155. <http://doi.org/10.1007/BF03356397>
- Tomiczak K, Adamus A, Cegielska Taras T, Kielkowska A et al (2022) Tissue culture techniques for the production of interspecific hybrids in Poland: history and achievements. *Acta Soc Bot Pol* 91, Art. 9119 <http://doi.org/10.5586/asbp.9119>
- Yerasu SR, Gowda MT, Krishna R, Prasanna HC et al (2023) Development of interspecific hybrids through embryo rescue for heat stable nematode resistance (*Mi 9* gene) from *Solanum arcanum* in tomato. *Plant Cell Tiss Cult* 154:703–711. <http://doi.org/10.1007/s11240-023-02544-0>
- Zamir D, Ekstein Michelson I, Zakay Y, Navot N et al (1994) Mapping and introgression of a tomato yellow leaf curl virus tolerance gene, *TY 1*. *Theor Appl Genet* 88(2):141–146. <http://doi.org/10.1007/BF00225889>
- Zeist AR, Resende JTV, da Silva PR, Maluf WR et al (2023) Self-pollination, intra and interspecific crosses in tomatoes. *Sci Agric* 80:e20220016. <http://doi.org/10.1590/1678-992X-2022-0016>
- Zhi X, Shu J, Zheng Z, Li T et al (2021) Fine mapping of the *Ph 2* gene conferring resistance to late blight (*Phytophthora infestans*) in tomato. *Plant Dis* 105(4):851–858. <http://doi.org/10.1094/PDIS-03-19-0679-RE>

ГЕНЕТИЧЕСКИЙ ПОТЕНЦИАЛ ДИКИХ РОДСТВЕННИКОВ ТОМАТА
В СЕЛЕКЦИИ НА УСТОЙЧИВОСТЬ *SOLANUM LYCOPERSICUM*

А.В. Вишнякова*, А.З. Мартиросян, С.Г. Монахос

Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева, Москва

*ответственный за переписку, e-mail: a.vishnyakova@rgau-msha.ru

Томат *Solanum lycopersicum* входит в тройку самых производимых овощей в мире, при этом является культурой, уязвимой к различным заболеваниям, вредителям и абиотическим стрессам. В настоящее время вследствие изменения климата повышается вредоносность заболеваний, усиливается влияние абиотических факторов, поэтому возрастает потребность в создании адаптивных сортов и гибридов. Межвидовая гибридизация позволяет расширить генетическое разнообразие за счет интрогрессии генов целевых признаков и в перспективе позволяет снизить зависимость производства товарной продукции от химических средств защиты, повысить адаптивный потенциал растений и устойчивость к абиотическим стрессам. В последние годы проводится много исследований диких видов *Solanum* как источников ценных признаков для селекции томата. Данный обзор аккумулирует исследования по изучению диких видов рода *Solanum* в контексте источников устойчивости к биотическим и абиотическим факторам для томата, с обсуждением видов, гибридизация с которыми позволила получить жизнеспособное потомство. Обсуждается наличие барьеров нескрещиваемости и подходы к их преодолению, что важно для практической селекции. На современном этапе виды *S. cheesmaniae*, *S. habrochaites*, *S. pennellii*, *S. pimpinellifolium*, *S. peruvianum* наиболее активно вовлечены в селекцию и интрогрессия признаков в томат была осуществлена в основном из этих видов. *S. chmielewskii*, *S. corneliomulleri*, *S. sitiens*, *S. ochranthum*, *S. lycopersicoides*, *S. sisymbriifolium* сложно скрещиваются с культурным томатом, поэтому пока не внесли значительного вклада в интрогрессию ценных признаков. Успех гибридизации с дикими видами связан с подбором генотипов томата для гибридизации, использовании культурного томата в качестве материнского компонента скрещивания, а также использовании эмбриокультуры при абортации зародышей. Отдельным направлением преодоления нескрещиваемости видов является соматическая гибридизация, однако ее эффективность в интрогрессии ценных признаков в томат практически не оценивается.

Ключевые слова: дикие виды томата, источники устойчивости, абиотический стресс, устойчивость к заболеваниям, межвидовая гибридизация, нескрещиваемость

Поступила в редакцию: 31.10.2025

Принята к печати: 29.12.2025

ЭНДОФИТНАЯ КОЛОНИЗАЦИЯ РАСТЕНИЙ ГРИБОМ *AKANTHOMYCES MUSCARIUS* И ЕЕ ВЛИЯНИЕ НА ПЕРСИКОВУЮ ТЛЮ *MYZUS PERSICAE*

Г.В. Митина*, А.А. Чоглокова, М.А. Черепанова

Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, Санкт-Петербург

*ответственный за переписку, e-mail: galmit@rambler.ru

Изучена способность трех штаммов энтомопатогенного гриба *Akanthomyces muscarius* к эндофитной колонизации культурных растений – бобов, томата и аканта. В отношении бобов обнаружена фиторегуляторная активность штаммов. Внесение в почву споровой суспензии штаммов VI 21 и VI 61 приводило к увеличению зеленой массы, длины растений и массы корня (для VI 61). Наиболее эффективно колонизировал бобы штамм Г-033 ВИЗР опрыскиванием листьев, встречаемость составила 66 %, а в стеблях – 40 %. Встречаемость штамма VI 61 в листьях и стеблях составила 11–16 %. Этот штамм также был обнаружен в корнях и листьях при замачивании семян в споровой суспензии в отличие от других штаммов, которые колонизировали только стебли. Встречаемость VI 21 была наиболее высокой в листьях при опрыскивании (15 %). Колонизация бобов штаммами *A. muscarius* негативно влияла на особей персиковой тли, питающихся на этих растениях: плодовитость тлей, посаженных на листья растений, колонизированных VI 21, была ниже на 26 % по сравнению с контролем, смертность тли составила 19 %. Обработка штаммом VI 61 вызывала тенденцию к снижению плодовитости, смертность тли составила около 50 %. Штамм Г-033 ВИЗР не влиял на плодовитость тли, но вызывал до 57 % ее смертности. Отмечены единичные случаи проявления симптомов микозов тлей. При колонизации томатов внесением в почву споровых суспензий установлено, что стебли колонизировались лучше всего, колонизация листьев и корней не превышала 8 %. Для меченных зеленым флюоресцентным белком штаммов VI 61* и VI 72* доказана способность к эндофитной колонизации многолетних растений аканта. Оба штамма выделялись из всех частей аканта, наиболее часто грибы встречались в листьях и стеблях.

Ключевые слова: энтомопатогенные грибы, фиторегуляторная активность, кормовые бобы, томаты, персиковая тля

Поступила в редакцию: 14.11.2025

Принята к печати: 01.04.2026

Введение

Интерес к экологическому значению энтомопатогенных грибов (ЭПГ) значительно возрос в связи с открытием их способности к эндофитной колонизации тканей растений, которая часто происходит в естественных условиях (Barelli et al., 2016; Vega, 2018). В последние годы увеличилось число сообщений об эндофитных изолятах грибов родов *Lecanicillium* и *Akanthomyces*, представители которых являются возбудителями микозов насекомых и успешно используются в качестве продуцентов биопрепаратов. Выделение этих грибов как эндофитов описано для 54 видов растений, относящихся к 35 семействам (Nicoletti, Becchimanzi, 2020).

При искусственной эндофитной колонизации разными видами ЭПГ продемонстрирована их способность к стимулированию роста растений (Garcia et al., 2011; Sasan and Bidochka, 2012; Liao et al., 2014; Lopez and Sword, 2015; Jaber and Enkerli, 2017; Dash et al., 2018; Hu, Bidochka, 2021). Усиление роста растений приводит к снижению последствий различных абиотических и биотических стрессов, а также к подавлению болезней растений (Akram et al., 2023). Многочисленными исследованиями показано, что эндофитная колонизация ЭПГ играет особую роль в формировании иммунных свойств растений (Vega, 2008; Ownley et al., 2010; Sasan, Bidochka, 2013; Quesada-Moraga

et al., 2023). Для ряда ЭПГ, проявляющих эндофитные свойства, выявлена антагонистическая активность в отношении фитопатогенных микроорганизмов в опытах *in vitro* (Ашмарина и др., 2021; Saidi et al., 2023 Akram et al., 2023; Ahsan et al., 2024). В ряде исследований сообщалось о биологическом контроле фитопатогенов с помощью эндофитных *Lecanicillium* spp. (Hirano et al., 2008, Ownley et al., 2010; Vega, 2018; Jaber and Ownley, 2018).

Особый интерес представляют сведения о снижении привлекательности растений для фитофагов в результате эндофитной колонизации растений ЭПГ (Dash et al., 2018; Jaber and Ownley, 2018; Manoussopoulos et al., 2019; Yuningsih et al., 2022). Было продемонстрировано негативное воздействие эндофитных ЭПГ на онтогенетические и репродуктивные параметры различных видов тлей (Akelo, Sikora, 2012; Jaber, Araj, 2018).

Для штаммов ЭПГ вида *Akanthomyces muscarius* (Petch) Spatafora, Kepler & B. Shrestha (= *Lecanicillium muscarium*) установлено, что они могут быть использованы в качестве агентов контроля и вредителей, и болезней (Saidi et al., 2023). Отобраны штаммы *A. muscarius*, проявляющие выраженные антагонистические свойства в отношении возбудителей опасных болезней растений. Показана их эффективность в отношении возбудителей серой гнили и

ржавчины (Chogloкова et al., 2024). Однако способность этих штаммов к эндофитной колонизации растений, рост-стимулирующая активность эндофитов и последующее влияние на вредителей не изучены. В настоящем исследовании в качестве модельных объектов были выбраны

растения бобов, томатов и аканта, а в качестве опасного вредителя томатов – персиковая тля *Myzus persicae* Sulzer.

Цель работы: изучить эндофитные свойства штаммов вида *A. muscarius* с антагонистической активностью и оценить их влияние на фитофага *M. persicae*.

Материалы и методы

Штаммы *Akanthomyces muscarius*

Для тестирования были использованы штаммы вида *A. muscarius* (VI 21, VI 61, Г-033 ВИЗР), отобранные из Государственной коллекции микроорганизмов, патогенных для растений и их вредителей, поддерживаемой в ФГБНУ ВИЗР (WFCC WDCM № 760, УНО) и обладающие выраженными антагонистическими свойствами в отношении фитопатогенных микроорганизмов. Штамм VI 21 выделен из оранжерейной белокрылки *Trialeurodes vaporariorum* Westwood (Московская область, Раменское), VI 61 выделен из урединиопустул возбудителя ржавчины *Phragmidium* sp. (Краснодарский край, Мостовской район), Г-033 ВИЗР изолирован из жимолостной белокрылки *Aleurodes lonicerae* Walker (Московская область, Долгопрудный). Штамм Г-033 ВИЗР обладает инсектицидной, акарицидной и антагонистической активностью (Митина и др., 2016). Видовая принадлежность всех штаммов определена методом мультислокусного генотипирования по локусам ITS, NAD1 и TEF (Mitina et al., 2017). Для генотипирования штамма VI 61 дополнительно использованы локусы RPB1 RPB2, LSU, SSU.

В работе были использованы также штаммы VI 72* и VI 61*, полученные электропорацией прорастающих конидий природных штаммов Г-033 ВИЗР и VI 61 соответственно и меченные флуоресцентным белком (GFP) по разработанному в ВИЗР методу. Эти штаммы обладали антагонистической активностью в отношении фитопатогенов по предварительным данным и проявляли вирулентность на уровне исходных штаммов (Timofeev et al., 2019).

Конидии гриба для инокуляции растений получали путем выращивания в чашках Петри на среде Чапека с дрожжевым экстрактом (состав, г/л дистиллированной воды: сахароза 20, дрожжевой экстракт 1.0, агар 20, KCl 0.5, KH_2PO_4 1.0, MgSO_4 0.5, NaNO_3 2.0) в течение 10 суток при 27°C. Для получения споровой суспензии с определенным титром конидии смывали 0.01 %-ным раствором Твин-80, фильтровали через двойной слой марли и подсчитывали титр спор в камере Горяева.

Оценка эндофитной колонизации штаммами *A. muscarius* растений бобов и томатов

Для выявления способности к колонизации растений использовали метод, разработанный для изучения эндофитных свойств ЭПГ видов *Beauveria bassiana*, *Isaria fumosorosea* и *L. lecanii* (Dash et al., 2018). В качестве тест-растения использовали кормовые бобы *Vicia faba* L. (Fabaceae), сорт «Русский черный». Перед посевом семена стерилизовали 1 % гипохлоритом натрия и 70 % этиловым спиртом по 2 мин с последующей трехкратной промывкой в дистиллированной воде. Бобы выращивали в 200 мл стерильной почвенно-песчаной смеси (соотношение 1:1) по 2 растения в сосуде, 10 сосудов на вариант. Впоследствии более слабое растение удаляли. Сосуды содержали при температуре 22–25°C, относительной влажности

– 40–60 % и 12-часовом световом дне. Обработку растений споровой суспензией штаммов проводили поливом почвы и опрыскиванием листьев, а также замачивали семена бобов (Parsa et al., 2013). Гриб вносили через одну неделю после появления всходов кормовых бобов в концентрации 1×10^8 конидий/мл в растворе 0.01 % Твин-80 при внесении в почву по 10 мл споровой суспензии на растение, при опрыскивании – по 2 мл/растение. В контрольном варианте почву или растения обрабатывали 0.01 % Твин-80. Семена замачивали в споровой суспензии на 24 часа. Для оценки влияния эндофитной колонизации грибами на параметры роста растений бобов биометрические показатели растений учитывали на 10 сутки после обработки: высоту и массу надземной части (стебель с листьями), а также массу корня.

Для определения уровня эндофитной колонизации и встречаемости штаммов ЭПГ в различных частях растения листья, стебель и корень выращенных бобов после колонизации ЭПГ стерилизовали 1 % гипохлоритом натрия и 70 % этанолом по 2 мин с последующей трехкратной промывкой в стерильной дистиллированной воде. Образцы разрезали скальпелем на фрагменты и помещали в чашки Петри (диаметром 90 мм) по 4–5 фрагментов одного растения на чашку на среду Сабуро с добавлением антибиотиков (0.35 г/л бромида цетилтриметиламмония, 0.05 г/л циклогексимида, 0.05 г/л тетрациклина и 0.6 г/л стрептомицина) для ингибирования сапротрофных грибов и бактерий. Для контроля качества поверхностной стерилизации листьев использовали метод отпечатков (McKinnon et al., 2017). Чашки инкубировали при 27°C и осматривали каждые 2–3 дня в течение 20 дней, учитывая количество растений, из фрагментов которых формировались колонии *A. muscarius* (доля колонизированных растений, %). Образцы, показавшие рост данного гриба на отпечатках, были исключены из анализа. Процент колонизации отдельных частей растения учитывали по отношению количества колонизированных фрагментов к общему числу культивируемых фрагментов растения (Parsa et al., 2013). Встречаемость штаммов ЭПГ в различных частях растения изучали в зависимости от способа обработки.

Семена томата сорт «Белый налив» стерилизовали и высевали в рассадные ящики со стерильной смесью почвы и песка в соотношении 2:1 и выращивали при 25°C и 12-часовом световом дне. Через 2 недели рассаду томатов пикировали в индивидуальные емкости объемом 0.5 л, еще через 2 недели после пересадки проводили обработку растений путем полива почвы 10 мл суспензии конидий ЭПГ в концентрации 1×10^8 конидий/мл в растворе 0.01 % Твин-80. Обработку почвы грибами под томатами проводили трижды с интервалом 7 дней. В контроле в почву под растение вносили 0.01 % раствор Твин-80. Каждые 2 недели томаты удобряли комплексным удобрением, следуя рекомендациям для данной культуры. Томаты выращивали по 1 растению на сосуд, по 10 сосудов на вариант.

Для выявления эндофитов *A. muscarius* в томатах растения вынимали из сосудов и промывали от почвы через 10 дней после третьей обработки. Поверхность образцов томатов стерилизовали по ранее описанной для бобов методике и раскладывали в чашки Петри на среду Сабуро с антибиотиками. Чашки инкубировали при 27 °С в течение 20 дней и определяли долю колонизированных растений и процент колонизации отдельных частей растения.

Изучение процесса эндофитной колонизации

A. muscarius многолетних растений

Исследование проводили с помощью отобранных штаммов ЭПГ, меченных GFP, на растениях аканта *Acanthus mollis* L. в оранжерее Ботанического сада Петра Великого БИН им. Комарова (Санкт-Петербург). Листья, стебли и корни аканта отбирали после полива почвы под растениями спорowymi суспензиями штаммов VI 61* и VI 72* с титром 5×10^6 спор/мл через 14 суток и через 1 месяц и раскладывали на среду Сабуро с антибиотиками для выявления эндофитов. Выросшие колонии изучали с помощью флуоресцентного микроскопа AxioImager M1 для подтверждения выделения внесенных штаммов ЭПГ.

Изучение влияния эндофитной колонизации

A. muscarius растений бобов на персиковую тлю

Myzus persicae

Бобы выращивали по описанной выше методике (по 3 растения на сосуд). Через одну неделю после всходов в почву под бобами вносили суспензию конидий штаммов

ЭПГ с титром 1×10^8 спор/мл по 10 мл на сосуд, через 2 недели первые настоящие листья отделяли и раскладывали в пластиковые камеры объемом 50 см³ на 1 % агар. На листья бобов отсаживали по 10 самок тли. На следующие сутки самок удаляли и учитывали количество отрожденных личинок, рассчитывали среднее количество личинок на самку (плодовитость). Камеры оставляли при дневном свете и 25 °С, учеты проводили на 3 и 7 сутки после удаления самок, подсчитывая число живых личинок на листе, а также личинок с внешними признаками микоза в виде белого мицелиального налета и белых пушистых колоний на них. Испытания проводили дважды в 6 повторностях. Вирулентность ЭПГ в отношении тли определяли по методике (Митина и др., 2021). Расчет биологической эффективности проводили по снижению численности тлей с поправкой на контроль относительно исходного количества отрожденных личинок после удаления самок.

Статистический анализ

Статистический анализ полученных данных с помощью метода однофакторного анализа ANOVA (SigmaPlot версия 12.5 Systat Software). Нормальность распределения данных проверяли с помощью теста Шапиро-Вилка (Shapiro-Wilk). Нормально распределенные данные анализировали с помощью t-критерия Стьюдента. Ненормально распределенные данные были проанализированы с помощью теста Манна-Уитни (Mann-Whitney).

Результаты и обсуждение

Оценка эндофитной колонизации штаммами

A. muscarius растений бобов и томатов

Колонизация растений бобов энтомопатогенами оказывала существенное влияние на параметры роста растений и зависела от способа внесения ЭПГ. При проливе почвы споровой суспензией штаммов VI 21 и VI 61 на 10 сутки после инокуляции статистически значимо увеличилась масса надземной части на 43.8% и 60.7%, соответственно длина растений увеличилась на 47.7% и 40.7% (рис. 1 А, В). При опрыскивании бобов спорами штаммов

существенных изменений по массе надземной части не отмечено, но выявлено уменьшение длины растения при обработке спорами VI 21. Также обнаружено существенное увеличение массы корня на 37.4% при обработке почвы спорами VI 61 и на 35.2% и при опрыскивании растений штаммом VI 21 (рис. 1 С). Эндофитная колонизация бобов спорами Г-033 ВИЗР не влияла на рост растений. Замачивание семян бобов в споровой суспензии штаммов также не оказало влияния ни на один из изученных параметров бобов.

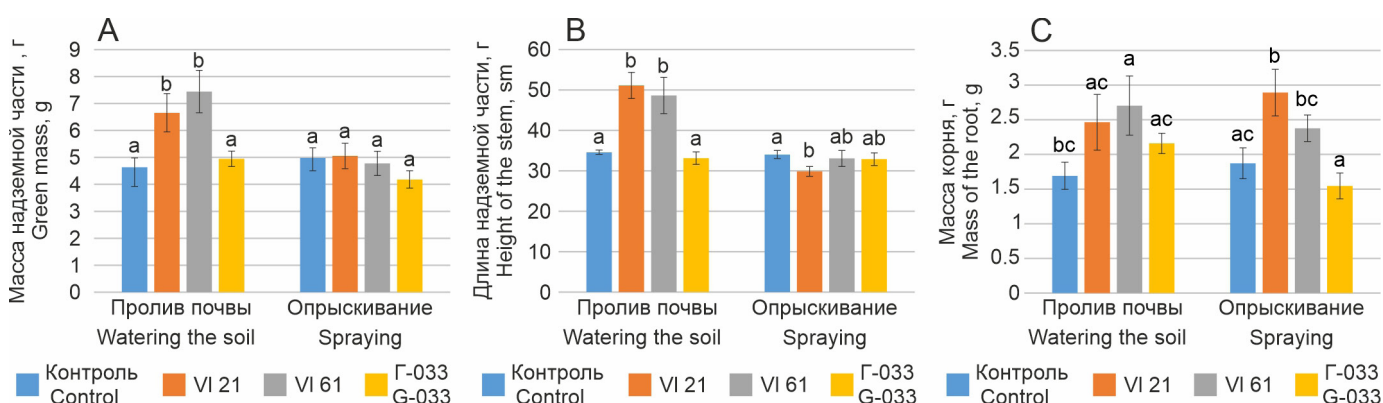


Рисунок 1. Влияние *Akanthomyces muscarius* на параметры роста кормовых бобов при поливе почвы и при опрыскивании суспензией спор: А – масса надземной части растения; В – высота надземной части растения; С – масса корня. Разными буквами над столбцами отмечено наличие существенных различий, сравнение по способу обработки ($p < 0.05$)

Figure 1. The effect of *Akanthomyces muscarius* colonization on the growth parameters of the broad beans when watering the soil and when spraying with the suspension of spores: А – green mass; В – height of the stem; С – mass of the root. Different letters above the bars indicate the presence of significant differences, comparison by method of inoculation ($p < 0.05$)

Полученные данные подтверждаются предыдущими исследованиями о том, что эндофитные ЭПГ из родов *Lecanicillium* и *Akanthomyces* способны усиливать рост растений, например, фасоли (Dash et al., 2018) и хлопчатника (Lopez, Sword, 2015). Предполагают, что рост-стимулирующий эффект эндофитных ЭПГ связан с образованием фитогормонов и улучшением условий питания растений при эндофитной колонизации. Для отдельных штаммов *Lecanicillium psalliotae* (Treschew) Zare & W. Gams установлено образование индолил-3-уксусной кислоты и сидерофоров, что приводило к увеличению содержания хлорофилла в листьях кардамона и улучшению

доступности цинка и неорганического фосфата (Kumar et al., 2018). Высвобождение сидерофоров также было отмечено у эндофитного штамма *Akanthomyces lecanii* (Zimm.) Spatafora, Kepler & B. Shrestha из *Pistacia vera* (Dolatabad et al., 2017).

Доля эндофитно колонизированных частей растений бобов была различной для исследуемых штаммов и зависела от способа обработки. Наиболее эффективно колонизировал растения штамм Г-033 ВИЗР путем опрыскивания листьев – он выделялся из листьев и стеблей, встречаемость составила 66.7% и 40.3%, соответственно (рис. 2).

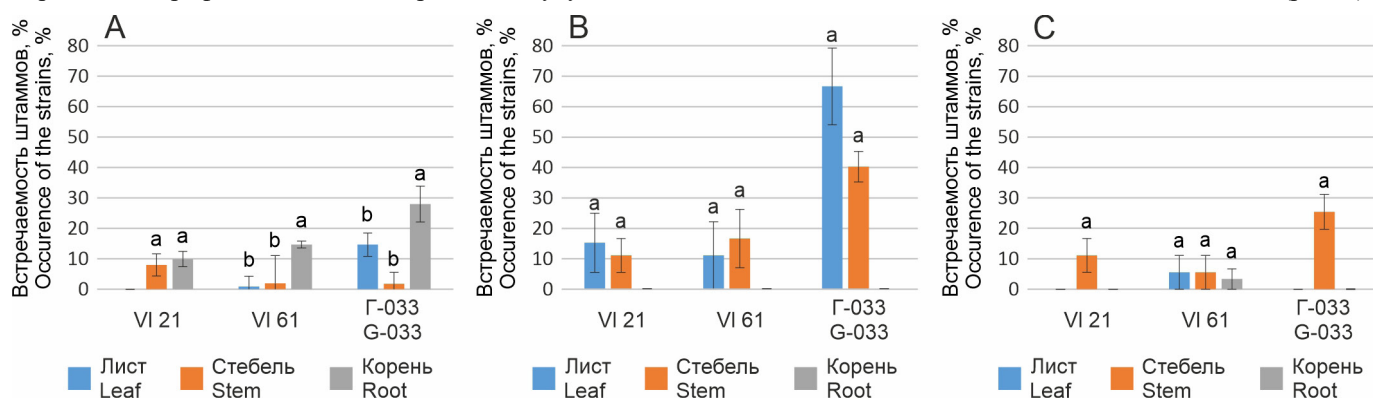


Рисунок 2. Частота колонизации отдельных частей растений бобов штаммами *Akanthomyces muscarius*:

А – при внесении в почву; В – при опрыскивании листьев; С – при замачивании семян. Разными буквами над столбцами отмечено наличие существенных различий, сравнение по локализации эндофита ($p < 0.05$)

Figure 2. Frequency of occurrence of *Akanthomyces muscarius* in different parts of the broad beans after: A – watering the soil; B – spraying; C – treatment the seed. Different letters above the bars indicate the presence of significant differences, comparison by endophyte localization ($p < 0.05$)

Штамм VI 61 также чаще выделялся из листьев и стеблей при опрыскивании листьев (до 11–16%). Этот штамм также был обнаружен в корнях и листьях при замачивании семян в отличие от других штаммов, которые были выделены только из стеблей. Встречаемость VI 21 была наиболее высокой в листьях при опрыскивании, но не превышала 15%. При опрыскивании листьев ни один штамм не был выделен из корней. Помимо ЭПГ из растений бобов выделялись различные микромицеты, особенно обильно – из корней.

Известно, что распространение ЭПГ в растении может быть локальным или системным, выявлены штаммовые различия ЭПГ по способности к эндофитной колонизации (Bamisile et al., 2018). Например, штамм вида *A. lecanii* продемонстрировал способность колонизировать растения пшеницы, кукурузы, томата, фасоли и тыквы путем инокуляции листьев, тогда как инокуляция в почву оказалась неэффективной (Gurulingappa et al., 2010). Различные результаты, полученные при оценке методов инокуляции, свидетельствуют о том, что помимо генотипа вносимого гриба на эффективность инокуляции влияют растение-хозяин и другие факторы окружающей среды (Landa et al., 2013).

Изучение процесса эндофитной колонизации *A. muscarius* многолетних растений

В результате эндофитной колонизации растений аканта в ранжерее БИН путем полива почвы конидиями штаммов VI 61* и VI 72*, меченных GFP, через 14 суток после внесения спор оба штамма были выделены из всех частей

аканта, но наиболее часто ЭПГ встречались в листьях и стеблях (рис. 3).

Выделение из аканта внесенных штаммов в качестве эндофитов подтверждено флуоресцентной микроскопией. Через месяц после внесения ЭПГ были выделены из корней и листьев *A. mollis*, а через 2 месяца – только из листьев. Полученные данные подтверждают способность ЭПГ к эндофитной колонизации растений и выживаемости в условиях теплиц.

Оценка эндофитных свойств штаммов в отношении томата

В результате полива почвы споровыми суспензиями ЭПГ под растениями томатов выявлена различная степень колонизации отдельных частей растений. Все штаммы лучше всего колонизировали стебли томата: от 20% для VI 21 до 55% для VI 72*, колонизация листьев и корней не превышала 8% (рис. 4).

Полученные нами результаты по низкой степени колонизации ЭПГ листьев томатов по сравнению со стеблем и корнями находят подтверждение в литературе. Колонизация растений томатов эндофитными и эпифитными грибами происходила неравномерно (Dong et al., 2021). Авторы объясняют это физическими и химическими свойствами различных органов томата, в частности антимикробными соединениями, которые накапливаются в листьях. Так, в составе листьев томатов обнаружено повышенное по сравнению со стеблями и плодами содержание таких соединений как линоленовая и кофейная кислоты, обладающих фунгицидными свойствами (Kim et al., 2019). В литературе также встречается информация об улучшении

усвоения питательных веществ растениями и снижении хлорозов листьев под воздействием эндофитных ЭПГ (Sánchez-Rodríguez et al., 2015). В наших экспериментах растения томатов, инокулированные ЭПГ, отличались более яркой окраской.

Изучение влияния эндофитной колонизации *A. muscarius* растений бобов на персиковую тлю *Myzus persicae*

Колонизация бобов штаммами *A. muscarius* негативно влияла на численность тли, питающейся на этих растениях. Плодовитость тлей, посаженных на листья инокулированных растений, через сутки была достоверно ниже после внесения в почву под растение штамма VI 21 по сравнению с контролем ($p < 0.05$) (табл. 1). При внесении штамма VI 61 выявлена тенденция к снижению плодовитости тли. При эндофитной колонизации бобов грибом Г-033 ВИЗР плодовитость тли не отличалась от контроля, однако на 7-е сутки смертность тли была высокой и составила 56.5%. В опыте с VI 61 смертность также была довольно высокой и составила 49.3%. На отдельных особях тлей были выявлены внешние признаки микозов, что свидетельствует о заражении тли при питании растениями, эндофитизированными ЭПГ.

Эти результаты согласуются с данными, полученными другими исследователями. Было продемонстрировано негативное воздействие эндофитных ЭПГ на онтогенетические и репродуктивные параметры различных видов тлей (Akello, Sikora, 2012; Jaber and Araj, 2018). Доказана передача эндофитного гриба *A. lecanii* от растений хлопка к тле *Aphis gossypii* Glover и ее заражение (Anderson et al., 2007).

Для отдельного штамма вида *A. lecanii* установлено, что в результате эндофитной колонизации растений табака происходило снижение плодовитости и сокращение продолжительности жизни *M. persicae* (Yuningsih et al., 2022). Выявлено существенное снижение колонизации растений сладкого перца и бобов персиковой тлей *M. persicae* в результате эндофитной колонизации растений *Beauveria bassiana* (Tomilova et al., 2022). Защитный эффект после системной колонизации фасоли грибом *A. lecanii* был продемонстрирован против красного паутинного клеща *Tetranychus urticae* Koch. В этом случае сообщалось, что *A. lecanii* распространился в тканях растения после искусственной инокуляции семян, способствуя росту растений и снижая выживаемость и плодовитость клещей (Dash et al., 2018).

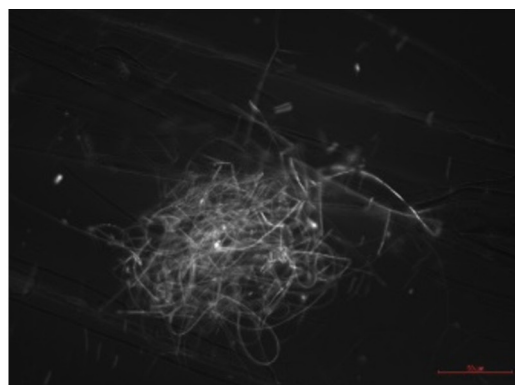
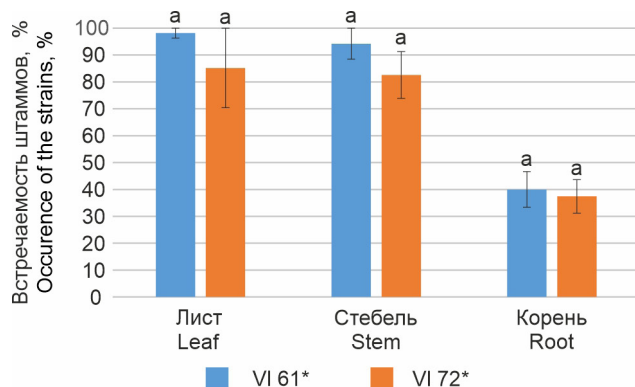


Рисунок 3. Частота встречаемости штаммов VI 61* и VI 72* в разных частях аканта *Acanthus mollis* после инокуляции почвы (слева) и флуоресцентная микроскопия листьев *A. mollis* после инокуляции штаммом VI 72* (справа)

Figure 3. Frequency of occurrence of the strains VI 61* and VI 72* in different parts of *Acanthus mollis* after soil inoculation (left) and fluorescence microscopy of *A. mollis* leaves after inoculation with strain VI 72* (right)

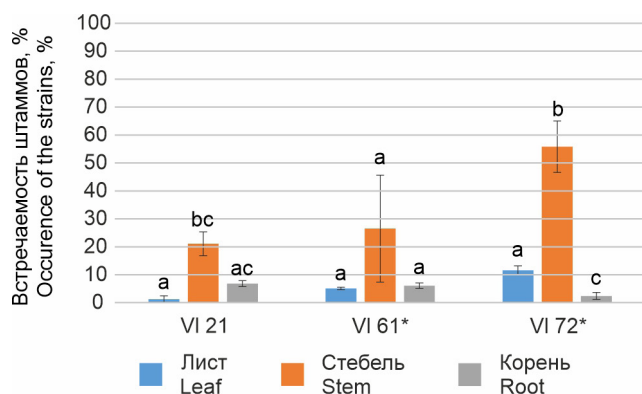


Рисунок 4. Частота колонизации отдельных частей растений томатов штаммами *Akanthomyces muscarius* при поливе почвы (слева) и выделение VI 61 из стеблей томата (справа). Разными буквами над столбцами отмечено наличие существенных различий, сравнение по локализации эндофита ($p < 0.05$)

Figure 4. Frequency of occurrence of *Akanthomyces muscarius* in different parts of the tomato plants after watering the soil (left) and isolation VI 61 from tomato stems (right). Different letters above the bars indicate the presence of significant differences, comparison by endophyte localization ($p < 0.05$)

Таблица 1. Влияние эндофитной колонизации бобов штаммами *Akanthomyces muscarius* на плодовитость и смертность персиковой тли *Myzus persicae*

Штамм	Плодовитость тли, личинок на самку	Смертность тли с учетом гибели в контроле (7 сут), %	Доля тлей с микозами, %
Контроль	2.7±0.2 ^a	-	-
VI 21	2.0±0.2 ^b	18.6±7.5 ^a	4.6±4.2
VI 61	2.3±0.3 ^{ab}	49.3±7.7 ^b	3.8±2.6
Г-033 ВИЗР	2.7±0.4 ^{ab}	56.5±8.0 ^b	5.5±4.5

Примечание: разными буквами отмечены варианты, достоверно отличающиеся между собой при $p < 0.05$, попарное сравнение.

Table 1. The effect of endophytization of broad beans with *Akanthomyces muscarius* strains on the fecundity and mortality of peach aphid *Myzus persicae*

Strain	Fecundity, larvae per female	Control-corrected mortality (7 days), %	Rate of aphids with mycoses, %
Control	2.7±0.2 ^a	-	-
VI 21	2.0±0.2 ^b	18.6±7.5 ^a	4.6±4.2
VI 61	2.3±0.3 ^{ab}	49.3±7.7 ^b	3.8±2.6
G-033 VIZR	2.7±0.4 ^{ab}	56.5±8.0 ^b	5.5±4.5

Note: Variants that are significantly different from each other at $p < 0.05$ are marked with different letters, pairwise comparison.

Таким образом, в результате эндофитной колонизации растений бобов тремя изученными штаммами *A. muscarius* выявлены побочные положительные эффекты: стимуляция роста растений (увеличение массы надземной части и высоты растений бобов) и снижение плодовитости персиковой тли, питающейся на эндофитизированных растениях. Эти эффекты открывают новые возможности в разработке биопрепаратов на основе энтомопатогенных грибов комплексного действия в отношении вредителей

и болезней. Важное значение имеет выбор способа обработки растений грибами, который влияет на уровень эндофитной колонизации отдельных частей растений. Следует учитывать также и особенности штаммов *A. muscarius* по способности к эндофитной колонизации определенных растений. Дальнейшие исследования должны быть направлены на изучение эффективности этих штаммов против вредителей и болезней в полевых условиях.

Благодарности

Работа выполнена при поддержке Российского научного фонда и Санкт-Петербургского научного фонда (грант № 23-26-10052).

Библиографический список (References)

- Ашмарина ЛФ, Леднёв ГР, Томилова ОГ, Садохина ТА и др. (2021) Влияние энтомопатогенного гриба *Beauveria bassiana* на развитие заболеваний кормовых бобов (*Vicia faba*) в полевых условиях. *Доклады Российской академии наук. Науки о жизни* 499(1):385–390
- Митина ГВ, Борисов БА, Первушин АЛ, Чоголокова АА и др. (2016) Штамм гриба *Lecanicillium muscarium*, обладающий инсектоакарицидной и антибиотической активностью для борьбы против сосущих вредителей, грибных и бактериальных болезней. Патент на изобретение RU 2598251
- Митина ГВ, Степаныхева ЕА, Чоголокова АА, Черепанова МА (2021) Особенности поведенческих реакций персиковой тли *Myzus persicae* (Sulzer, 1776) (Hemiptera, Aphididae) на летучие органические соединения энтомопатогенных грибов рода *Lecanicillium*. *Энтомологическое обозрение* 100(1):697–707
- Ahsan SM, Injamum-UI-Hoque M, Das AK, Rahman MM, Mollah MMI et al (2024) Plant–entomopathogenic fungi interaction: recent progress and future prospects on endophytism-mediated growth promotion and biocontrol. *Plants* 13(10):1420. <http://doi.org/10.3390/plants13101420>
- Akello J, Sikora R (2012) Systemic acropetal influence of endophyte seed treatment on *Acyrtosiphon pisum* and *Aphis fabae* offspring development and reproductive fitness. *Biol Control* 61:215–221. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2012.02.007>
- Akram S, Ahmed AHeP, HeP, Liu Y, Wu Y et al (2023) Uniting the Role of Endophytic Fungi against Plant Pathogens and Their Interaction. *J of Fungi* 9(1):72. <http://doi.org/10.3390/jof9010072>
- Anderson CM, McGee PA, Nehl DB, Mensah RK (2007) The fungus *Lecanicillium lecanii* colonises the plant *Gossypium hirsutum* and the aphid *Aphis gossypii*. *Australas Mycol* 26:65–70
- Bamisile BS, Dash CK, Akutse KS, Keppanan R, Afolabi OG et al (2018) Prospects of endophytic fungal entomopathogens as biocontrol and plant growth promoting agents: An insight on how artificial inoculation methods affect endophytic colonization of host plants. *Microbiol Res* 217:34–50. <https://doi.org/10.1016/j.micres.2018.08.016>
- Barelli L, Moonjely S, Behie SW, Bidochka MJ (2016) Fungi with multifunctional lifestyles: endophytic insect pathogenic fungi. *Plant Mol Biol* 90:657–664. <http://doi.org/10.1007/s11103-015-0413-z>
- Chogloкова АА, Митина ГВ, Черепанова МА (2024) Entomopathogenic fungi of the genus *Akanthomyces* and closely related species as antagonists of phytopathogenic microorganisms. *Appl Biochem and Microbiol* 60(6):1321–1327. <http://doi.org/10.1134/S0003683824604852>

- Dash CK, Bamisile BS, Keppanan R, Qasim M, Lin Y et al (2018) Endophytic entomopathogenic fungi enhance the growth of *Phaseolus vulgaris* L. (*Fabaceae*) and negatively affect the development and reproduction of *Tetranychus urticae* Koch (*Acari: Tetranychidae*). *Microb Pathog* 125:385–392. <http://doi.org/10.1080/09583157.2016.1243227>
- Dolatabad HK, Javan-Nikkhah M, Shier WT (2017) Evaluation of antifungal, phosphate solubilisation, and siderophore and chitinase release activities of endophytic fungi from *Pistacia vera*. *Mycol Progr* 16:777–790
- Dong C, Wang L, Li Q, Shang Q (2021) Epiphytic and endophytic fungal communities of tomato plants. *Hortic Plant J* 7(1):38–48. <http://doi.org/10.1016/j.hpj.2020.09.002>
- García JE, Beatriz PJ, Alejandro P, Roberto LE (2011) *Metarhizium anisopliae* (Metschnikoff) Sorokin promotes growth and has endophytic activity in tomato plants. *Adv Bio Res* 5:22–27
- Gurulingappa P, Sword GA, Murdoch G, McGee PA (2010) Colonization of crop plants by fungal entomopathogens and their effects on two insect pests when in planta. *Biol Control* 55:34–41. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2010.06.011>
- Hirano E, Koike M, Aiuchi D, Tani M (2008) Pre-inoculation of cucumber roots with *Verticillium lecanii* (*Lecanicillium muscarium*) induces resistance to powdery mildew. *Res Bull Obihiro Univ* 29:82–94
- Hu S, Bidochka MJ (2021) Root colonization by endophytic insect-pathogenic fungi. *J Appl Microbiol* 130(2):570–581. <https://doi.org/10.1111/jam.14503>
- Jaber LR, Araj SE (2018) Interactions among endophytic fungal entomopathogens (*Ascomycota: Hypocreales*), the green peach aphid *Myzus persicae* Sulzer (Homoptera: Aphididae), and the aphid endoparasitoid *Aphidius colemani* Viereck (Hymenoptera: Braconidae) (2017) *Biol Control* 116:53–61. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2017.04.005>
- Jaber LR, Enkerli J (2017) Fungal entomopathogens as endophytes: can they promote plant growth? *Biocontrol Sci Technol* 27(1):28–41. <https://doi.org/10.1080/09583157.2016.1243227>
- Jaber LR (2018) Seed inoculation with endophytic fungal entomopathogens promotes plant growth and reduces crown and root rot (CRR) caused by *Fusarium culmorum* in wheat. *Planta* 248:1525–1535. <http://doi.org/10.1007/s00425-018-2991-x>
- Jaber LR, Ownley BH (2018) Can we use entomopathogenic fungi as endophytes for dual biological control of insect pests and plant pathogens? *Biol Control* 116:36–45. <http://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2017.01.018>
- Kim DS, Kwack Y, Lee JH, Chun C (2019) Antimicrobial activity of various parts of tomato plants varied with different solvent extracts. *Plant Pathol J* 35(2):149–155. <http://doi.org/10.5423/PPJ.OA.07.2018.0132>
- Kuchár M, Glare TR, Hampton JG, Dickie IA et al (2019) Virulence of the plant-associated endophytic fungus *Lecanicillium muscarium* to diamondback moth larvae. *N Z Plant Prot* 72: 253–259. <http://doi.org/10.30843/nzpp.2019.72.257>
- Kumar CS, Jacob TK, Devasahayam S, Thomas S et al (2018) Multifarious plant growth promotion by an entomopathogenic fungus *Lecanicillium psalliotae*. *Microbiol Res* 207:153–160 <https://doi.org/10.1016/j.micres.2017.11.017>
- Landa BB, López-Díaz C, Jiménez-Fernández D, Montes-Borrego M et al (2013) In-planta detection and monitorization of endophytic colonization by a *Beauveria bassiana* strain using a new-developed nested and quantitative PCR-based assay and confocal laser scanning microscopy. *J Invertebr Pathol* 114(2):128–138. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2013.06.007>
- Liao X, O'Brien TR, Fang W, St. Leger RJ (2014) The plant beneficial effects of *Metarhizium species* correlate with their association with roots. *Appl Microbiol Biotechnol* 98:7089–7096. <https://doi.org/10.1007/s00253-014-5788-2>
- Lopez DC, Sword GA (2015) The endophytic fungal entomopathogens *Beauveria bassiana* and *Purpureocillium lilacinum* enhance the growth of cultivated cotton (*Gossypium hirsutum*) and negatively affect survival of the cotton bollworm (*Helicoverpa zea*). *Biol Control* 89:53–60. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2015.03.010>
- Manoussopoulos Y, Mantzoukas S, Lagogiannis I, Goudoudaki S et al (2019) Effects of three strawberry entomopathogenic fungi on the prefeeding behavior of the aphid *Myzus persicae*. *J Insect Behav* 32:99–108. <http://doi.org/10.1007/s10905-019-09709-w>
- McKinnon AC, Saari S, Moran-Diez ME, Meyling NV et al (2017) *Beauveria bassiana* as an endophyte: A critical review on associated methodology and biocontrol potential. *BioControl* 62:1–17. <http://doi.org/10.1007/s10526-016-9769-5>
- Mitina G, Kazartsev I, Vasileva A, Yli-Mattila T (2017) Multilocus genotyping based species identification of entomopathogenic fungi of the genus *Lecanicillium* (= *Verticillium lecanii* sl). *J. Basic Microbiol.* 57, 950–961. <http://doi.org/10.1002/jobm.201700092>
- Nicoletti R, Becchimanzi A (2020) Endophytism of *Lecanicillium* and *Akanthomyces*. *Agriculture* 10, 205. <https://doi.org/10.3390/agriculture10060205>
- Ownley BH, Gwinn KD, Vega FE (2010) Endophytic fungal entomopathogens with activity against plant pathogens: ecology and evolution. *BioControl* 55:113–128. <http://doi.org/10.1007/s10526-009-9241-x>
- Parsa S, Ortiz V, Vega FE (2013) Establishment of fungal entomopathogens as endophytes: towards endophytic biological control. *J Vis Exp* 11(74): 50360. <http://doi.org/10.3791/50360>
- Quesada-Moraga E, Garrido-Jurado I, González-Mas N, Yousef-Yousef M (2023) Ecosystem services of entomopathogenic ascomycetes. *J Invertebr Pathol* 201:108015. <http://doi.org/10.1016/j.jip.2023.108015>
- Saidi A, Mebdoua S, Mecerlem D, Al-Hoshani N et al (2023) Dual biocontrol potential of the entomopathogenic fungus *Akanthomyces muscarius* against *Thaumetopoea pityocampa* and plant pathogenic fungi. *Saudi J Biol Sci* 30(8):103719. <http://doi.org/10.1016/j.sjbs.2023.103719>
- Sánchez-Rodríguez AR, Campillo MCD, Quesada-Moraga E (2015) *Beauveria bassiana*: An entomopathogenic fungus alleviates Fe chlorosis symptoms in plants grown on calcareous substrates. *Sci Hortic* 197:193–202. <http://doi.org/10.1016/j.scienta.2015.09.029>
- Sasan RK, Bidochka MJ (2013) Antagonism of the endophytic insect pathogenic fungus *Metarhizium robertsii* against the bean plant pathogen *Fusarium solani* f. sp. *phaseoli*. *Canad J Plant Pathol* 35:288–293. <https://doi.org/10.1080/07060606.2013.823114>

- Sasan RK, Bidochka MJ (2012) The insect-pathogenic fungus *Metarhizium robertsii* (Clavicipitaceae) is also an endophyte that stimulates plant root development. *Am J Bot* 99:101–107. <https://doi.org/10.3732/ajb.1100136>
- Timofeev S, Tsarev A, Senderskiy I, Rogozhin E et al (2019) Efficient transformation of the entomopathogenic fungus *Lecanicillium muscarium* by electroporation of germinated conidia. *Mycoscience* 60(3):197–200. <https://doi.org/10.1016/j.myc.2019.02.010>
- Tomilova O, Lednev G, Volkova N, Kozlova E (2022) Effect of the endophytic colonization of *Beauveria bassiana* on the population density of peach aphid (*Myzus persicae*) and the growth parameters of plants. *Plant Protection News* 105(2):94–99. <https://doi.org/10.31993/2308-6459-2022-105-2-15325>
- Vega FE (2008) Insect pathology and fungal endophytes. *J Invertebr Pathol* 98(3):277–279. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2008.01.008>
- Vega FE (2018) The use of fungal entomopathogens as endophytes in biological control: a review. *Mycologia* 110(1):4–30. <https://doi.org/10.1080/00275514.2017.1418578>
- Yuningsih D, Anwar R, Wiyono S (2022) Endophytic colonization of entomopathogenic *Lecanicillium lecanii* (Zimm) Zare & Gams PTN10, and its effect on tobacco resistance against *Myzus persicae* Sulzer (Hemiptera: Aphididae). *IOP Conference Series: Earth and Environmental Science* 974(1):6. <http://doi.org/10.1088/1755-1315/974/1/012089>

Translation of Russian References

- Ashmarina LF, Lednev GR, Tomilova OG, Sadokhina TA et al (2021) Effect of the entomopathogenic fungus *Beauveria bassiana* on the development of broad bean (*Vicia faba*) diseases under field conditions. Reports of the Russian Academy of Sciences. Life Sciences 499(1):385–390 (In Russian)
- Mitina GV, Borisov BA, Pervushin AL, Chogloкова AA, Pavlyushin VA (2016) [*Lecanicillium muscarium* a fungal strain with insecticidal, acaricidal and antibiotic activity for the control of sucking pests, fungal, and bacterial diseases]. Patent of the Russian Federation No. 2598251 (In Russian)
- Mitina GV, Stepanycheva EA, Chogloкова AA, Cherepanova MA (2021) Features of behavioral reactions of the peach aphid *Myzus persicae* (Sulzer, 1776) (Hemiptera, Aphididae) to volatile organic compounds of entomopathogenic fungi of the genus *Lecanicillium*. *Entomological Review* 101(8):1015–1023. <https://doi.org/10.1134/S0013873821080017>
- Plant Protection News, 2026, 109(1), p. 41–48
- OECD+WoS: 1.06+RQ (Mycology), 1.06+QU (Microbiology) <https://doi.org/10.31993/2308-6459-2026-109-1-17495>

Full-text article

ENDOPHYTIC COLONIZATION OF PLANTS BY THE FUNGUS *AKANTHOMYCES MUSCARIUS* AND ITS EFFECT ON THE PEACH APHID *MYZUS PERSICAE*

G.V. Mitina*, A.A. Chogloкова, M.A. Cherepanova

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

*corresponding author, e-mail: galmit@rambler.ru

The ability of three strains of entomopathogenic fungus *Akanthomyces muscarius* to endophytic colonization was studied in beans, tomato and acanthus. In beans, phytoregulatory activity of the fungus was revealed. Watering soil with spore suspensions of strains V1 21 and V1 61 resulted in increase of green mass, plant length, and root mass (for V1 61). Strain G-033 VIZR colonized beans most effectively when sprayed on leaves, occurrence in leaves and stems was 66% and 40%, respectively. Occurrence of V1 61 in leaves and stems was 11–16%. It was also found in roots and leaves after seed soaking in spore suspension, unlike other strains, which only colonized stems. The occurrence of V1 21 was highest in leaves when sprayed (15%). Colonization of beans with *A. muscarius* negatively influenced aphids feeding on these plants. On V1 21-colonized plants, aphid fecundity was 26% lower than in control and mortality reached 19%. V1 61 showed a fecundity decreasing trend and 50% mortality of aphids. Strain G-033 VIZR didn't affect aphid fecundity but caused 57% mortality. Occasional aphid specimens displayed cases of mycoses. When the soil under tomato plants was watered with fungal spore suspension, the isolates predominately colonized the tomato stems, while colonization rate of leaves and roots did not exceed 8%. The ability of green fluorescent protein-labeled strains V1 61* and V1 72* to colonize perennial acanthus plants was shown. Both strains were isolated from all parts of the acanthus, most frequently from leaves and stems.

Keywords: entomopathogenic fungi, phytoregulatory activity, broad beans, tomatoes, peach aphid

Submitted: 14.11.2025

Accepted: 01.04.2026

МОЛЕКУЛЯРНО-ГЕНЕТИЧЕСКИЙ АНАЛИЗ И ИЗУЧЕНИЕ ПАТОГЕННЫХ СВОЙСТВ НОВЫХ ПРИРОДНЫХ ИЗОЛЯТОВ *LECANICILLIUM*-ПОДОБНЫХ ГРИБОВ (ASCOMYCOTA: HYPOCREALES)

М.А. Черепанова*, Г.В. Митина, А.А. Чоглокова

Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, Санкт-Петербург

*ответственный за переписку, e-mail: CherepMA@mail.ru

Массовое применение химических инсектицидов в сельском хозяйстве сопряжено с рядом негативных последствий, что актуализирует разработку биологических методов защиты растений. Энтомопатогенные грибы рассматриваются как перспективные агенты биоконтроля многих вредителей. Целью данной работы был поиск и характеристика новых природных изолятов *Lecanicillium*-подобных грибов, обнаруженных на территории России и оценка их вирулентности в отношении двух опасных сосущих вредителей – персиковой тли *Myzus persicae* и оранжерейной белокрылки *Trialeurodes vaporariorum*. Тридцать изолятов, собранных в различных регионах России в 2019–2022 гг., были идентифицированы молекулярно-генетическими методами по локусам ITS, TEF и NAD1. Установлено, что выделенные изоляты принадлежат к видам *Akanthomyces lecanii*, *A. muscarius*, *A. attenuatus*, *A. uredinophilus*, *Flavocillium bifurcatum* и *Simplicillium lanosoniveum*. На территории России *F. bifurcatum* найден впервые. Лабораторные испытания выявили высокую вариабельность вирулентности изолятов. В отношении *M. persicae* 22 изолята показали биологическую эффективность выше 90% к 7-м суткам, причем 16 изолятов достигли 100%-ной эффективности. Пятнадцать из 22 испытанных изолятов проявили эффективность выше 80% против *T. vaporariorum*. Наиболее перспективные изоляты относятся к видам *A. uredinophilus*, *A. muscarius*, *A. attenuatus*, а также *F. bifurcatum*, впервые испытанный против обоих объектов. Таким образом отобрано 15 высоковирулентных изолятов, перспективных в качестве агентов контроля численности тли и белокрылки.

Ключевые слова: биологический контроль, энтомопатогенные грибы, *Akanthomyces*, *Myzus persicae*, *Trialeurodes vaporariorum*, молекулярная идентификация

Поступила в редакцию: 26.01.2026

Принята к печати: Accepted: 27.03.2026

В условиях массового выращивания культурных растений остро стоит вопрос борьбы с вредителями. Различные фитофаги приводят к огромным потерям урожая и, соответственно, экономическим потерям. Для борьбы с вредителями агрохозяйства применяют инсектициды, чаще всего химические. В соответствии с данными Россельхознадзора за первый квартал 2025 г. в России применили тонны пестицидов с максимумом в 600 тонн в Краснодарском крае (Россельхознадзор сообщает об объемах..., 2025). Однако обработки химическими средствами защиты растений приводят к негативным последствиям: развитию резистентности у насекомых-вредителей, накоплению пестицидов в почве, смертности среди нецелевых объектов, а также к нарушениям здоровья птиц, млекопитающих, в том числе и человека (Сухорученко, 2001; Борисова и др., 2022; Khan et al., 2023; Сухорученко и др., 2024).

Для решения этих проблем предложены различные подходы, одним из которых является применение биологических средств защиты растений, предполагающих использование организмов, в естественных условиях контролирующей численность вредителей. В список таких естественных агентов защиты растений входят энтомопатогенные грибы (ЭПГ), вызывающие в природе заболевания насекомых, которые могут приводить к эпизоотиям. В мировой практике на данный момент большинство биоинсектицидов создано на основе ЭПГ, относящихся к трем родам отдела Ascomycota: *Beauveria*, *Metarhizium* и *Isaria*

(= *Paecilomyces*). Также разработаны препараты на основе штаммов из родов *Akanthomyces*, *Tolypocladium*, *Hirsutella* и др. (de Faria et al., 2007; Артюшкина и др. 2023). В России в настоящее время в соответствии с «Государственным каталогом пестицидов и агрохимикатов... 2025» к применению разрешено 6 препаратов на основе энтомопатогенных грибов: Зеленый барьер СП и Биослип БВ, Ж на основе *Beauveria bassiana* (Bals.-Criv.) Vuill, Биостоп, Ж на основе *B. bassiana*, *Bacillus thuringiensis* и *Streptomyces* sp, Биоверт СП – *Akanthomyces lecanii* (Zimm.) Spatafora, Kepler & B. Shrestha (= *Lecanicillium lecanii*), Метаризин, Ж на основе *Metarhizium anisopliae* (Metschn.) Sorokin и Метавайт, Ж на основе смеси штаммов *B. bassiana* и *M. anisopliae*. В связи с таким положением появляется необходимость поиска новых высокоэффективных штаммов-продуцентов. В частности, перспективы имеют энтомопатогенные грибы из рода *Akanthomyces* и других близких ему *Lecanicillium*-подобных грибов.

Грибы рода *Akanthomyces* – анаморфные кордицепитовидные грибы из отдела Ascomycota. В природе они встречаются на жесткокрылых, полужесткокрылых, клещах, пауках и т. д. Многие виды рода имеют узкую специализацию, однако внутри рода есть группа близких видов с широким спектром хозяев, а их способность паразитировать на отдельных видах насекомых определяется штаммом в большей степени, чем видом гриба. К этой группе относят такие виды как *A. lecanii*, *Akanthomyces muscarius* (Petch)

Spatafora, Kepler & B. Shrestha, *Akanthomyces uredinophilus* (M.J. Park, S.B. Hong & H.D. Shin) P.F. Cannon & P.M. Kirk, *Akanthomyces attenuatus* (Zare & W. Gams) Spatafora, Kepler & B. Shrestha, *Akanthomyces dipterigenus* (Petch) Spatafora, Kepler, Zare & B. Shrestha, *Akanthomyces sabanensis* (Chir.-Salom., S. Restrepo & T.I. Sanjuan) Chir.-Salom., T.I. Sanjuan & S. Restrepo и др. (Wang et al., 2024). Но чаще всего энтомопатогенные грибы этого рода встречаются на полужесткокрылых, в частности на сосущих вредителях растений, поэтому поиски активных изолятов внутри группы *Lecanicillium*-подобных грибов ведут именно для контроля численности этих насекомых. Так, различные штаммы грибов рода *Akanthomyces* уже давно показали свою эффективность в отношении белокрылок, трипсов и тлей как в лабораторных, так и в мелкodelяночных и тепличных опытах (Cuthbertson, Walters 2005; Askary H., Yarmand H., 2007). Некоторые штаммы уже коммерциализированы в качестве биоинсектицидов, причем большинство препаратов зарегистрировано в странах с теплым и влажным климатом. Наиболее известны препараты Mycotal® (*A. muscarius*), эффективный в отношении белокрылок, трипсов и клещей и Vertalec® (*A. dipterigenus*), предназначенный для борьбы с различными видами тлей.

Несмотря на существование отдельных коммерческих продуктов, потенциал *Lecanicillium*-подобных грибов не

исчерпан. Такие штаммы могут стать основой для разработки более эффективных и специфичных биопрепаратов, расширяющих существующий ограниченный арсенал грибных средств биологической защиты растений в России.

Отдельной проблемой изучения *Lecanicillium*-подобных грибов является сложность их видовой идентификации по морфологическим признакам ввиду их крайнего сходства. Единственного региона ITS, применяемого в качестве универсального баркода, на данный момент недостаточно для точного определения видов, поэтому используют мультилокусный подход (Mitina et al., 2017; Zhou et al., 2020; Di Sora et al., 2025). Кроме того систематика данной группы организмов постоянно уточняется, выделяются новые виды и рода (Zare, Gams, 2001; Kepler et al., 2017; Zhang et al., 2020; Khonsanit et al., 2024), что значительно увеличивает требования к полноте молекулярных данных для разделения видов *Lecanicillium*-подобных грибов.

В настоящей работе новые природные изоляты *Lecanicillium*-подобных грибов были идентифицированы с помощью молекулярно-генетических методов, оценена их вирулентность в отношении двух опасных сосущих вредителей – персиковой тли *Myzus persicae* и оранжевой белокрылки *Trialeurodes vaporariorum* и изучены особенности микозов на этих насекомых.

Материалы и методы

Изоляты энтомопатогенных грибов

Для исследований были использованы 30 природных изолятов *Lecanicillium*-подобных грибов, собранных в Российской Федерации в 2019–2022 гг. и депонированных в «Государственной коллекции микроорганизмов, патогенных для растений и их вредителей ФГБНУ ВИЗР» (WFCC WDCM № 760, УНО). Преимущественно изоляты были обнаружены в Краснодарском крае и Московской области. Изоляты, обозначенные «SNP» были собраны в Сочинском национальном парке (табл. 1). Культуры поддерживались на агаризованной среде Чапека с дрожжевым экстрактом (состав, г/л дистиллированной воды: сахароза 20, дрожжевой экстракт 1, агар 20, KCl 0.5, K₂HPO₄ 1.0, MgSO₄ 0.5, NaNO₃ 2.0).

Молекулярная идентификация *Lecanicillium*-подобных изолятов

Для выделения ДНК использовали мицелий 7-суточных культур изолятов грибов, выращенных на питательной среде Чапека с дрожжевым экстрактом. Экстракцию ДНК проводили по методике без фенола и протеиназы K (Malysh et al., 2019).

Для идентификации изолятов были амплифицированы фактор элонгации трансляции (*tef*) (праймеры IF1a983F (5'-GCY CCY GGH CAY CGT GAY TTY AT-3' и IF1a1567R 5'-ACH GTR CCR ATA CCA CCS ATC TT-3'), участок ДНК большой рибосомальной субъединицы ITS (праймеры VLITS1 5'-GTC CCT GCC CTT GT A-3' и VLITS2 5'-CCT GGT GGT TTC TTT TCC-3'), участок митохондриального гена *nad1* (праймеры *nad1A* 5'-ATG GCS*AGT ATG CAA AGA AGA-3' и *nad1B* 5'-GCA TGT TCT GTC ATA AAS*CCA CTA AC-3') (Rehner et al., 2006; Kovelis et al., 2008).

Процесс амплификации проводили в соответствии с протоколом, включающим первичную денатурацию при 95 °C 2 мин, 30 циклов денатурации при 95 °C 30 с, отжига

при специфичных для праймера температуре 2 мин, элонгации 30 с при 72 °C, а также заключающую элонгацию при 72 °C в течение 5 мин. Температура отжига для локуса ITS составила 50 °C, а для локусов TEF и NAD1 – 52 °C.

После ПЦР проводили электрофоретическое разделение ампликонов в 1 % агаре, после чего проводили очистку с помощью GITS и осаждения ДНК на частицах диоксида кремния. Секвенирование очищенной ДНК проводили по Сэнгеру с помощью генетического анализатора ABI Prism 3500 в соответствии с указаниями производителя («Applied Biosystems»). Секвенирование проводили с использованием оборудования ЦКП «Геномные технологии, протеомика и клеточная биология» ФГБНУ ВНИИСХМ.

Полученные последовательности просматривали и редактировали в BioEdit (Hall, 1999). Выравнивание проводили с помощью онлайн-сервиса MAFFT версии 7 (Kato et al., 2019). Последовательности TEF и ITS были объединены для дальнейшего анализа. Последовательности NAD1 анализировали отдельно. Для филогенетического анализа использовали метод байесовского заключения с помощью программы MrBayes 3.2.7. (Ronquist et al., 2012). Для определения наилучших моделей использовали MrModeltest v 2. Для партий объединенной последовательности ITS и TEF были использованы модели GTR+G и GTR+G+I соответственно, для последовательности локуса NAD1 – модель GTR+G.

Определение вирулентности изолятов

Вирулентность изолятов определяли в отношении персиковой тли *Myzus persicae* Sulzer и оранжевой белокрылки *Trialeurodes vaporariorum* Westwood.

Испытания изолятов на персиковой тле проводили по методике, разработанной в ВИЗР (Mitina et al., 2021). Лабораторную популяцию тли поддерживали на конских бобах *Vicia faba* L. (Fabaceae) при комнатной температуре

Таблица 1. Места обнаружения и источники исследуемых изолятов

Table 1. Places of detection and sources of the studied isolates

Изолят Isolate	Хозяин / источник Host / Source	Место обнаружения Location of detection
SNP 2	Пустулы возбудителя ржавчины <i>Phragmidium</i> sp. на ежевике	Сочинский национальный парк (СНП), Матросская щель (Головинка)
SNP 3	Кокцида (Hemiptera, Coccoidea)	СНП, Матросская щель (Головинка)
SNP 10	Паук <i>Aranei</i> на ольхе	СНП, Каткова щель (Головинка)
SNP 17	Щитовка (Hemiptera, Coccoidea) на клене мелкоцветковом	СНП, Зубова Щель «Каньон прохладный» (Лазаревское)
SNP 24	Неидентифицированное насекомое на боярышнике	СНП, Ручей в 3 км от 33 водопадов (пос. Бол. Кичмай)
SNP 40	Щитовка (Hemiptera, Coccoidea)	СНП, Свирское ущелье (Лазаревское)
SNP 43	Тля (Hemiptera, Aphididae)	СНП, Свирское ущелье (Лазаревское)
SNP 44	Японская восковая ложнощитовка <i>Ceroplastes japonicus</i> (Hemiptera, Coccoidea)	СНП, Свирское ущелье (Лазаревское)
SNP 45	Щитовка (Hemiptera, Coccoidea)	СНП, Свирское ущелье (Лазаревское)
B1	Неидентифицированный миксомицет	Неизвестно
B2	Тля на гравилате	Московская обл., Раменское, поляна в лесу
B3	Комар-долгоножка (Diptera, Tipulidae)	Адыгея, округ поселка Каменноостского, водопады Руфабго
B4	Комар-долгоножка (Diptera, Tipulidae)	Адыгея, пос. Никель, у р. Сюк, на камне
B6	Гусеница неидентифицированного чешуекрылого на камне	Краснодарский край, Апшеронский р-н, Камышанова поляна, у водопада Школьного.
B7	Белокрылка <i>Aleyrodes lonicerae</i>	Респ. Адыгея, окрестности Майкопа, за военным городком Михайлово
B8	Белокрылка <i>A. lonicerae</i>	СНП, Агурское ущелье
B10	Медяница (Hemiptera, Psyllinea)	Респ. Адыгея, окрестности Майкопа, за военным городком Михайлово
Ak1	Щитовка (Hemiptera, Coccoidea)	Краснодарский край
Ak2	Щитовка (Hemiptera, Coccoidea)	Краснодарский край, СНП
Ak3	Японская восковая ложнощитовка <i>Ceroplastes japonicus</i>	Краснодарский край, г. Сочи
Ak4	Крапивный червец <i>Orthozia urticae</i>	Московская обл., Раменский район
Ak6	Цикадка <i>Metcalfa pruinose</i>	Респ. Адыгея, окрестности Майкопа
Ak7	Имаго зелёной цикадки <i>Cicadella viridis</i>	Московская обл., Раменский район
Ak8	Акациевая ложнощитовка <i>Parthenolecanium corni</i>	г.Белгород, лесопарк «Армячий лог»
Ak9	Белокрылка <i>A. lonicerae</i> на лабазнике	Московская обл., Одинцовский район,
Ak10	Белокрылка <i>Aleyrodes asari</i>	Московская обл., Одинцовский район
Ak11	Божья коровка <i>Harmonia axyridis</i>	Московская обл., Раменский район
Ak12	Урединиопустулы возбудителя ржавчины <i>Coleosporium tussilaginis</i>	Московская обл., Одинцовский район
Ak13	Урединиопустулы возбудителя ржавчины <i>Melampsoridium alni</i>	Адыгея, окрестности пос. Каменноостского
Ak15	Урединиопустулы возбудителя ржавчины <i>Puccinia aegopodii</i>	Белгородская обл., лесопарк «Дубовое»

Изоляты, обозначенные «SNP», были собраны и выделены Митиной Г.В. и Черепановой М.А., остальные изоляты собраны и выделены Борисовым Б.А. (Москва, «Агробиотехнология»);

изоляты B3, B7, B10 и Ak6 ранее были идентифицированы как *A. uredinophilus* (Черепанова и др., 2025).

Isolates indicated «SNP» are collected and isolated by Mitina G.V. and Cherepanova M.A., other isolates – by Borisov B.A. (“Agrobiotekhnologiya”, Moscow); isolates B3, B7, B10, and Ak6 were identified previously as *A. uredinophilus* (Cherepanova et al., 2025).

и 16-часовом световом дне. Для эксперимента получали личинок первого возраста на изолированных листьях во влажных камерах с 1 % агаром (примерно 15–30 личинок на повторность). Листья с личинками тли окунали в суспензию изолятов с титром конидий 1×10^7 спор/мл.

В отношении белокрылки тестирование изолятов проводили по разработанной в ВИЗР методике (Митина, Сокорнова, 2013). Популяцию оранжерейной белокрылки *T. vaporariorum* поддерживали на растениях фасоли. Изолированные листья с личинками 2–3 возраста (25–50

личинок на лист) окунали с суспензией изолятов с титром конидий 5×10^6 спор/мл. Листья подсушивали и раскладывали на плотки. Чашки с плотками затягивали пленкой с микроотверстиями для вентиляции.

Все эксперименты проводили в 6 повторностях. Учеты проводили на 3 и 7 сутки после заражения насекомых путем подсчета мертвых, живых особей и мертвых особей с признаками микозов. Биологическую эффективность изолятов определяли по формуле Хендерсона-Тилтона.

Для определения достоверности различий использовали однофакторный дисперсионный анализ (ANOVA) (SigmaPlot 12.5 Systat Software). При нормальном распределении значений использовали t-критерий Стьюдента, при

ненормальном распределении – критерий Краскела-Уоллиса. Для определения нормальности распределения использовали тест Шапиро-Уилка.

Результаты

Молекулярная идентификация *Lecanicillium*-подобных грибов

В результате редактирования и выравнивания полученных нуклеотидных последовательностей были получены сиквенсы ITS, TEF и NAD1 длиной в 538, 389 и 513 п.н. соответственно. При объединении последовательностей ITS и TEF получено 927 п.н. Все полученные последовательности по каждому локусу депонированы в Генбанке, номера доступа представлены в таблице 2. Поскольку современные данные Генбанка по локусу NAD1 достаточно малочисленны, было решено анализировать его отдельно в качестве вспомогательного.

В соответствии с филогенетическим деревом, построенным по объединенной последовательности ITS и TEF, изолят SNP3 однозначно объединен в кладу с референтным штаммом вида *Simplicillium lanosoniveum* (J.F.H. Beyma) Zare & W. Gams, Ak 13 – со штаммами вида *Flavocillium bifurcatum* Hong Yu bis, Y.B. Wang, Yao Wan, Q. Fan & Zhu L. Yang со 100%-ным уровнем поддержки. Семь изолятов (Ak1, Ak2, Ak3, SNP2, SNP17, SNP24 и B8) объединились со штаммами вида *A. lecanii*, 2 изолята (B1, B2) – со штаммами вида *A. uredinophilus*. Изоляты B4 и

SNP40 образовали монофилитическую группу с изолятами *A. uredinophilus*. Изоляты Ak7 и Ak10 заняли наиболее близкое положение к штамму вида *A. attenuatus*. Девять изолятов (Ak4, Ak8, Ak9, Ak11, Ak12, Ak15, B6, SNP10, SNP44) объединились в одну группу с референтными штаммами видов *A. muscarius*, *Akanthomyces pisoridis* (Kope & I. Leal) Wan H. Chen, Y.F. Han & Z.Q. Liang, *A. attenuatus*, в том числе и с типовыми. Изоляты SNP43 и SNP45 расположились отдельно на данном филогенетическом дереве и требуют дополнительных исследований для идентификации. SNP43 оказался наиболее близок к штаммам вида *A. lecanii* (рис. 1).

В соответствии с филогенетическим деревом, построенным по локусу NAD1 изоляты B2, SNP40 образовали монофилитическую группу со штаммами V1 5, Ak6, B3, B7 и B10 вида *A. uredinophilus*. Изоляты Ak1, Ak3 и SNP2 образовали монофилитическую группу со штаммами вида *A. lecanii*. Большинство же изолятов, для которых удалось амплифицировать последовательности локуса NAD1, объединились со штаммами, отнесенными к виду *A. muscarius* (рис. 2).

Таблица 2. Номера доступа в Генбанке использованных в данном исследовании изолятов

Table 2. Accession numbers in the Genebank of isolates used in this study

Вид Species	Штамм/изолят Strain/isolate	Молекулярно-генетические локусы Molecular genetic loci		
		ITS	TEF	NAD1
<i>Akanthomyces uredinophilus</i>	KACC 44082 TYPE	-	KM283806	-
	KACC 47756	-	KM283807	-
	KUN 101466	MG948305	MG948315	-
	KACC 44066	-	KM283808	-
	CEP 054 (ARSEF 7460)	MH013232	MH062184	-
	CEP 057 (ARSEF 7207)	MH013506	MH062186	-
	CEP 108 (ARSEF 7462)	MH013508	MH062188	-
	V15	-	-	KF562152
	Ak6	PQ608619	ON059122	PQ610593
	B1	PQ590478	PQ610578	PQ610561
	B2	PQ590479	PQ610579	PQ610562
	B3	PQ608616	PP680801	PQ610590
	B4	PQ590480	PQ610580	-
	B7	PQ608617	-	PQ610591
	B10	PQ608618	-	PQ610592
	SNP40	PQ590474	PQ610586	PQ610558
<i>A. lecanii</i>	CBS 101247 TYPE= IMI 304807R	JN049836	DQ522359	EF512952
	CBS 102067 = IMI 338019R	MH862778	KM283818	EF513094
	Ak1	PQ590458	PQ610566	PQ610547
	Ak2	PQ590459	PQ610567	
	Ak3	PQ590460	PQ610568	PQ610548
	SNP2	PQ590469	PQ610583	PQ610556
	SNP17	PQ590472	-	-
	SNP24	PQ590473	-	-
	B8	-	PQ610582	PQ610564
	CBS 102072 (IMI 179172 = ATCC 46578 VERTALEC)	-	KM283819	EF512914
<i>A. dipterigenus</i>	CBS 126.27 TYPE (IMI 021167 = ATCC 46578)	OP756342	KM283820	-

Продолжение таблицы 2 // Table 2 continued

<i>A. muscarius</i>	CBS 143.62 TYPE (IMI 068689 = ATCC 28300)	MH858126	KM283821	-
	MYCOTAL (CBS 102071)	EF512971	-	EF512913
	CBS 318.70K (KV56)	-	-	EF512920
	VI21	-	-	KF562153
	Ak4	PQ590461	PQ610569	PQ610549
	Ak8	PQ590463	PQ610571	PQ610551
	Ak9	-	PQ610572	PQ610552
	Ak11	PQ590465	PQ610574	-
	Ak12	PQ590466	PQ610575	PQ610554
	Ak15	PQ590468	PQ610577	PQ610555
	SNP10	PQ590471	PQ610585	-
<i>A. pissodis</i>	SNP44	PQ590476	PQ610588	-
	B6	-	PQ610581	PQ610563
	CBS 118231 TYPE	-	KM283822	-
<i>A. attenuatus</i>	BBC7	-	MT027503	-
	CBS 170.76 TYPE	MH872739	OP762607	-
	CBS 402.78	AJ292434	EF468782	-
	Ak7	PQ590462	PQ610570	PQ610550
<i>A. lepidopterorum</i>	Ak10	PQ590464	PQ610573	PQ610553
	GZAC SD05151	MT705971	-	-
<i>A. neocoleopterorum</i>	GZAC GY11241 TYPE	MN093295	MN097813	-
<i>Paracorniculantispora psalliotae</i> (= <i>L. psalliotae</i>)	CBS 367.86	-	KM283823	-
	ARSEF 2332	-	-	EF512963
<i>Neogamszarella antillana</i> (<i>L. antillanum</i>)	CBS 350.85 TYPE	MH861888	DQ522350	-
<i>L. fusisporum</i>	CBS 164.70	AJ292428	KM283817	-
	YFCC 6101 TYPE	MN576833	MN576951	-
	ARSEF 14694	OR582994	OR602802.1	-
	Ak13	PQ590467	PQ610576	-
<i>Simplicillium lanosoniveum</i>	CBS 101267 (IMI 317442)	EF513003	DQ522357	-
	IMI 303103B	-	-	EF512950
	SNP3	PQ590470	PQ610584	PQ610557
<i>Beauveria bassiana</i>	ARSEF 1564 TYPE	HQ880761	HQ880974	-
<i>Akanthomyces</i> sp.	SNP45	PQ590477	PQ610589	PQ610560
	SNP43	PQ590475	PQ610587	PQ610559

Полужирным шрифтом выделены изоляты, идентифицированные в данном исследовании.

Isolates identified in the current study are in bold.

Вирулентность в отношении персиковой тли

Myzus persicae

Выявлено, что большинство изолятов обладают патогенными свойствами в отношении *M. persicae*, и на 7 сутки 22 изолята показали биологическую эффективность более 90 %, достоверно отличающуюся от эффективности остальных изолятов. При этом 16 изолятов на 7 сутки достигли эффективности 100 %, изоляты B1, B3, B7, B10, SNP40, Ak8 и Ak10 уже на 3 сутки проявили эффективность более 50 %. Изоляты SNP2 и Ak2 не проявили патогенных свойств в отношении *M. persicae*, показывая эффективность ниже 0 %. Биологическая эффективность 6 изолятов на 3 сутки варьировала от -3.9 % до 38.8 %, достигая на 7 сутки 12–60 % (табл. 3). Смертность в контроле не превышала 25 %, наблюдалось нарастание численности.

Смертность опытных насекомых сопровождалась наличием внешних признаков микозов. Доля тлей, обросших грибом, для ряда изолятов достигала 90–100 % (табл. 3). Все патогенные изоляты вызывали у тлей микозы, характеризующиеся развитием воздушного мицелия на поверхности насекомого с последующим спорообразованием.

У большинства изолятов на третьи сутки наблюдалось начальное обрастание грибом с нижней части тела. Наиболее типичной была картина обросших грибами гифами лапок насекомых, хорошо различимых под бинокулярным микроскопом (рис. 3А, В). Обрастание лапок чаще всего регистрировалось у изолятов Ak6, SNP3, SNP10 и SNP40. При этом насекомые часто оставались живыми, но теряли способность передвигаться. В случаях, когда обрастание начиналось непосредственно с нижней части тела, гибель тли наступала, как правило, быстрее (рис. 3С). Для изолята Ak6 была также отмечена специфическая деформация тела заражённых тлей, выражавшаяся в скручивании в сторону брюшка (рис. 3Е), что, вероятно, связано с нарушением процесса линьки. Изоляты B1, B3 и B10 проявили наиболее высокую вирулентность: к третьим суткам они вызывали полное покрытие тела тлей мицелием, при этом доля погибших особей с признаками микоза превышала 85 %.

К 7 суткам большинство особей тли погибало, а доля мертвых насекомых с признаками микоза, вызванного патогенными изолятами, достигала 75–100 %. Макроскопическая картина микоза у большинства изолятов была

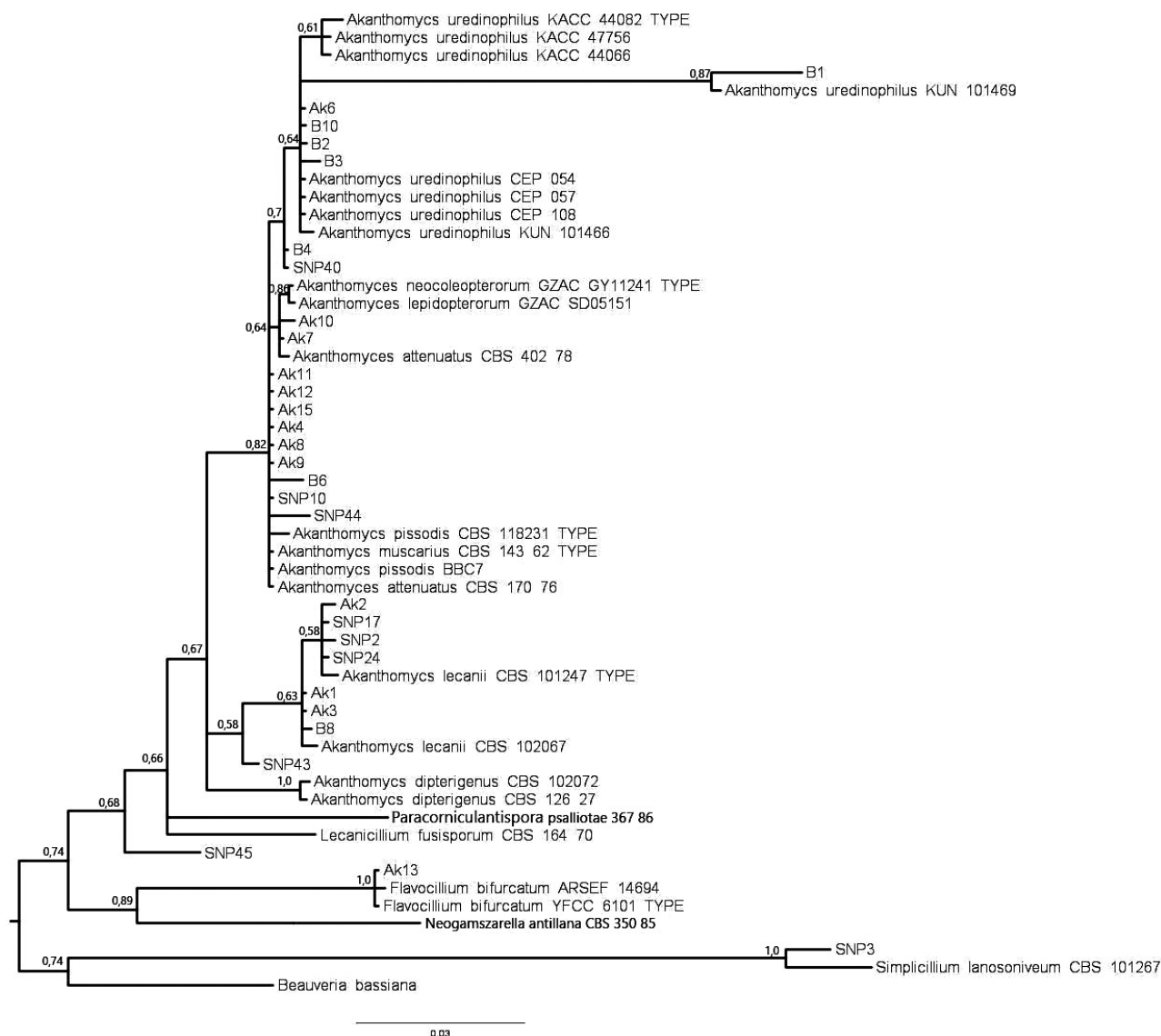


Рисунок 1. Филогенетическое дерево для объединенных нуклеотидных последовательностей генов ITS и TEF, построенное методом байесовского заключения (BI). Концевые ветви помечены обозначениями рода, вида и штамма; “TYPE” указывает на типовые штаммы данных видов. Размерная шкала соответствует 3 % расхождению последовательностей по длине ветвей филограммы. В качестве внешней группы была использована конкатенация последовательностей энтомопатогенного гриба *B. bassiana* и гриба *Simplicillium lanosoniveum* (Hypocreales: Cordycipitaceae)

Figure 1. The phylogenetic tree for the combined nucleotide sequences of ITS and TEF genes, constructed by Bayesian inference (BI). Terminal branches are labeled by genus, species and strain designations; “TYPE” indicates specific type strains. The size bar corresponds to 3 % sequence divergence with respect to phylogram branch lengths. The concatenation of sequences of the entomopathogenic fungus *B. bassiana* and the fungus *Simplicillium lanosoniveum* (Hypocreales: Cordycipitaceae) has been used as the outgroup

Таблица 3. Вирулентность природных изолятов *Lecanicillium*-подобных грибов в отношении *Myzus persicae*

Table 3. Virulence of natural *Lecanicillium*-like isolates towards *Myzus persicae*

№	Изолят Isolate	Биологическая эффективность, % Corrected mortality, %		Доля погибшей тли с признаками микоза, % Proportion of dead aphids with signs of mycosis, %	
		3 сут 3 days	7 сут 7 days	3 сут 3 days	7 сут 7 days
1	B1	83.4±7.5 a	92.1±6.5 a	86.3±5.2	93.9±5.4
2	B2	4.5±6.3 c	100 a	7.1±7.8	85.8±3.6
3	B3	67.5±11.9 ab	100 a	85.0±6.9	91.7±4.9
4	B4	37.2±4.3 b	100 a	88.0±8	100
5	B6	5.8±7.2 c	96.1±1.8 a	14.3±9.9	86.9±4.1
6	B7	72.8±2.9 ab	100 a	47.8±7.5	89.8±4.5
7	B8	5.0±8.0 b	100 a	38.9±8.5	89.3±4.3

Продолжение таблицы 3 // Table 3 continued

8	B10	88.5±4.9 a	100 a	94.9±1.7	96.9±3.1
9	SNP2	-119.2±89 d	-88.9±80.9 d	12.5±9.4	46.1±17.9
10	SNP3	15.4±5.0 bc	59.5±9.6 b	0	17.1±4.8
11	SNP10	38.9±11.3 b	100 a	47.9±12.2	89.7±4.7
12	SNP17	2.6±5.6 c	5.2±14.3 c	0	4.2±4.6
13	SNP24	38.8±11.3 b	51.8±11.3 b	2.8±3.04	22.3±12.1
14	SNP40	51.7±9.3 b	100±0 a	58.0±11.1	98.2±2.0
15	SNP43	-7.42±6.0 c	56.5±15.3 b	0	68.7±5.4
16	SNP44	29.17±7.7 b	100±0 a	26.3±7.8	92.5±4.0
17	SNP45	39.2±10.6 b	94.5±6.0 a	27.3±11.0	56.0±14.7
18	Ak1	16.7±6.2 bc	11.8±13.8 c	0	0
19	Ak2	-3.9±1.5 c	-3.3±6.2 c	0	38.5±8.3
20	Ak3	-7.0±5.8 c	14.6±12.0 c	0	31.3±23.6
21	Ak4	-6.5±4.2 b	95.6±4.4 a	0	86.1±4.5
22	Ak6	30.1±8.3 b	100 a	0	73.5±5.0
23	Ak7	39.9±15.2 b	100a	65.8±2.1	97.1±2.9
24	Ak8	53.8±11.8 b	100 a	79.2±8.3	98.4±1.6
25	Ak9	16.0±3.3 bc	99.0±0.8 a	26.7±17.6	90.7±1.3
26	Ak10	61.4±13.6 ab	100 a	66.9±13.4	89.8±5.3
27	Ak11	36.8±7.3 b	100 a	42.2±12.9	95.9±1.6
28	Ak12	23.5±6.5 c	100 a	50±20.4	91.7±3.9
29	Ak13	37.2±4.3 b	100 a	30.0±23.8	76.2±2.7
30	Ak15	40.7±8.5 b	100 a	43.7±19.7	87.9±5.6

Указано среднее значение и стандартная ошибка; разными буквами отмечены варианты, где различия между ними достоверны при $P \leq 0.05$ (парное сравнение).

Mean value and standard error are indicated; different letters indicate the variants where the differences between them are reliable at $P \leq 0.05$ (pairwise comparison).

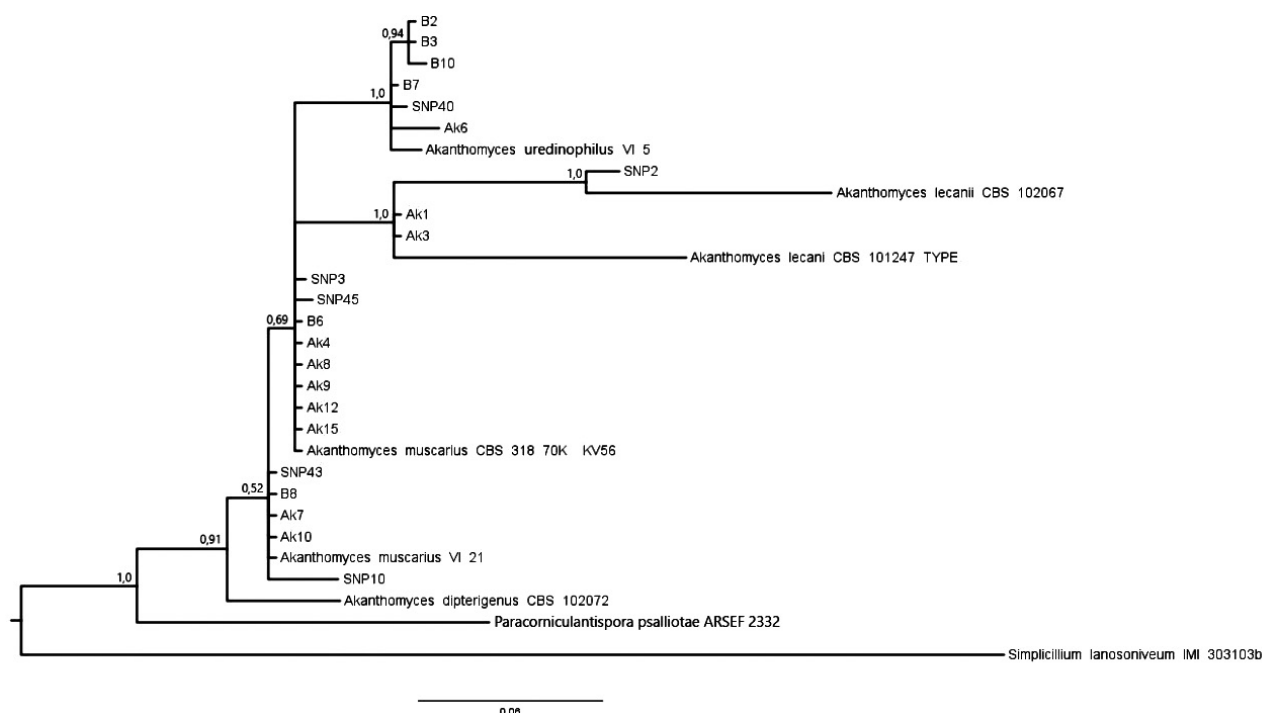


Рисунок 2. Филогенетическое дерево для нуклеотидной последовательности локуса NAD1, построенное методом байесовского заключения (BI). Концевые ветви помечены обозначениями рода, вида и штамма; “TYPE” указывает на типовые штаммы данных видов. Размерная шкала соответствует 6 % расхождению последовательностей по длине ветвей филограммы. В качестве внешней группы была использована последовательность гриба *Simplicillium lanosoniveum* (Hypocreales: Cordycipitaceae)

Figure 2. Phylogenetic tree for the nucleotide sequence of the NAD1 locus, constructed by Bayesian inference (BI). Terminal branches are labeled by genus, species and strain designations; “TYPE” indicates specific type strains. The size bar corresponds to 6% sequence divergence with respect to phylogram branch lengths. The NAD1 sequence from the *Simplicillium lanosoniveum* (Hypocreales: Cordycipitaceae) has been used as the outgroup

сходной: потемневшее или посеревшее тело насекомого окружал белый воздушный мицелий, от которого радиально отходили гифы с конидиеносцами и обилием конидий (рис. 3Д). При этом для ряда изолятов были характерны следующие морфологические особенности: у изолята В8 гифы были приподняты над поверхностью субстрата и в ряде случаев закручивались в спираль (рис. 3F), мицелий изолята В4 плотно оплетал тело тли, сохраняя его контур, однако спороношение у этого изолята не наблюдалось за

учетный период (рис. 3С), Изолят В1 формировал два типа колоний: крупные, «пушистые», без видимых конидиальных структур, а также колонии с радиально расходящимися гифами, обильно покрытыми конидиями (рис. 3G). Для изолята В2 были характерны мелкие, слабо развитые колонии с короткими и редкими гифами, не скрывавшими потемневшее тело насекомого (рис. 3H). У изолята SNP3 (*S. lanosoniveum*) гифы образовывали неплотное сплетение непосредственно вокруг тела тли (рис. 3I).

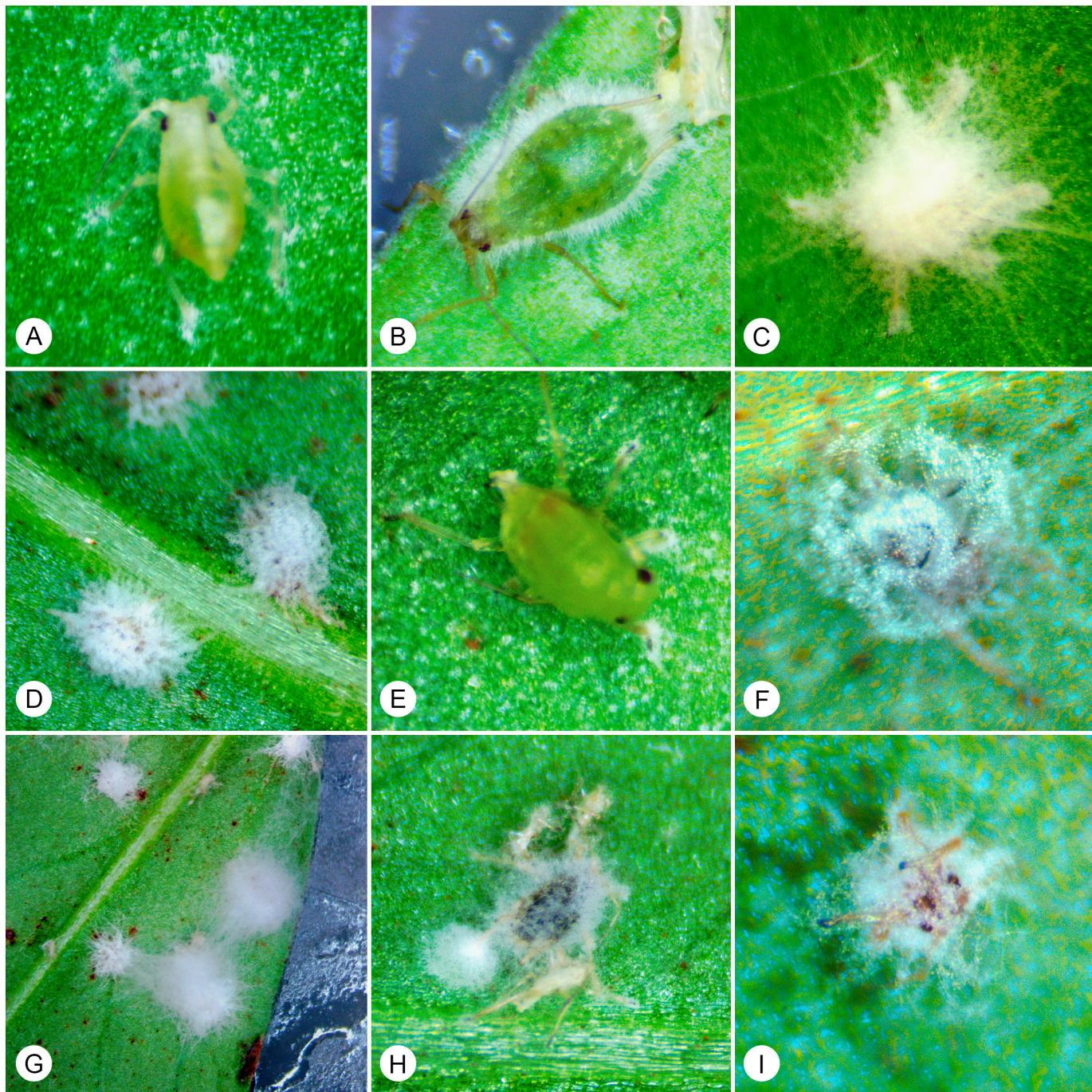


Рисунок 3. Внешний вид *Myzus persicae* при заражении различными изолятами *Lecanicillium*-подобных грибов: А) Ak6 3 на сут; В) Ak6 на 7 сут; С) В4 на 7 сут; D) B10 на 7 сут; Е) Ak6 на 3 сут; F) B8 на 7 сут; G) B1 на 10 сут; H) B2 на 10 сут; I) SNP3 на 7 сут

Figure 3. Morphology of *Myzus persicae* infected with various isolates of *Lecanicillium*-like fungi: А) Ak6 on 3 days; В) Ak6 on 7 days; С) B4 on 7 days; D) B10 on 7 days; Е) Ak6 on 3 days; F) B8 on 7 days; G) B1 on 10 days; H) B2 on 10 days; I) SNP3 on 7 days

Вирулентность изолятов в отношении оранжерейной белокрылки *Trialeurodes vaporariorum*

На личинках оранжерейной белокрылки были испытаны 22 изолята *Lecanicillium*-подобных грибов, показавших биологическую эффективность в отношении персиковой тли более 90 % на 7 суток.

Все испытанные изоляты, за исключением B1, проявили патогенные свойства в отношении *T. vaporariorum*. Биологическая эффективность изолятов на 3 сутки варьировала от -1.6 % (Ak6) до 56.7 % (B2), а на 7 суток – от 27 %

(Ak6) до 97.1 % (SNP40). Было выявлено 15 высоковирулентных изолятов с биологической эффективностью более 80 % на 7 сутки, не отличающейся друг от друга статистически. У 11 из них средняя эффективность превысила 90 %. Среди них у 9 изолятов (Ak10, Ak11, Ak12, SNP40, SNP44, SNP45, B2, B6 и B10) биологическая эффективность превысила 30 % уже на 3 суток (табл. 4). Смертность личинок в контроле не превышала 20 %.

Таблица 4. Вирулентность природных изолятов *Lecanicillium*-подобных грибов в отношении *Trialeurodes vaporariorum*
Table 4. Virulence of natural *Lecanicillium*-like isolates towards *Trialeurodes vaporariorum*

№	Изолят Isolate	Биологическая эффективность, % Corrected mortality, %		Доля мертвых личинок с признаками микоза, % Proportion of dead larvae with signs of mycosis, %	
		3 сутки 3 days	7 суток 7 days	3 сутки 3 days	7 суток 7 days
1	Ak 4	15.4±7.3 b	71.5±14.5 c	39.8±13	61.2±7.6
2	Ak 6	-1.6±2.1 a	27.4±7.7 b	100±0	28.9±2.2
3	Ak 7	13.8±9.6 ab	90.2±6.7 d	78.7±14.3	79.6±6.9
4	Ak 8	6.9±11.1 ab	94.1±3.1 d	70.8±13.1	74.1±6.7
5	Ak 9	17.9±6.4 b	90.9±2.3 d	55.1±12.3	87.3±5.2
6	Ak 10	44.3±8.8 c	95.6±3.3 d	37.4±9.4	76.9±16
7	Ak 11	32.9±13.6 bc	91.4±5.2 d	52.6±10.7	78.7±9.3
8	Ak 12	32.5±6.7 bc	87.7±5.9 d	79.8±8.2	88.3±5.9
9	Ak 13	23±4.2 b	89.8±6.2 d	46.3±7.8	79.6±5.8
10	Ak 15	26.2±12.6 b	96.5±2.4 d	67.3±13.7	97.1±2.9
11	SNP 10	-0.8±5.9 a	82.9±4.4 c	50.2±15.4	75.4±10.7
12	SNP 40	34.4±6.6 b	97.1±2 d	41.1±4.9	38.5±6.3
13	SNP 44	41±10 c	87.4±7.2 cd	28.6±4.9	54.1±7.7
14	SNP 45	51.2±5.9 c	90.6±9.1 d	29.2±6.8	58.6±7.4
15	B1	-6.8±9.2 a	-3.4±2.3 a	0±0	1.1±1.1
16	B2	56.7±8.5 c	94.9±4.4 d	39.3±7.2	68.1±4.7
17	B3	18.3±2.6 b	80.8±11.3 cd	49.3±9	49.4±12.7
18	B4	20.6±8.3 b	91.4±3.2 d	72.1±7.6	83.3±7.8
19	B6	32±6 b	92.3±2.4 d	26.2±8.5	53.8±8.3
20	B7	17.3±8.9 b	73.1±6.1 c	88.5±7.1	45.9±8.4
21	B8	-1.8±3.3 a	76.2±3.6 c	70.9±18.7	58.5±12.9
22	B10	34.7±10.0 bc	76.5±6.4 c	85.4±5.5	41.3±8.5

Указано среднее значение и стандартная ошибка; разными буквами отмечены варианты, где различия между ними достоверны при $P \leq 0.05$ (парное сравнение); полужирным шрифтом выделены изоляты, идентифицированные в данном исследовании.

Mean value and standard error are indicated; different letters indicate the variants where the differences between them are reliable at $P \leq 0.05$ (pairwise comparison); isolates identified in the current study are in bold.

Смертность насекомых от гриба подтверждали наличием внешних признаков микозов (табл. 4). Изоляты формировали морфологически схожие пушистые или малопушистые белые колонии (рис. 4 А-D). Со временем тело личинок усыхало, оставляя малозаметный белый налет гриба (рис. 4В). В некоторых случаях личинки выживали и развивались в имаго, однако отдельные взрослые особи были не способны выйти из пупария или имели дефекты

развития крыльев (рис. 4Е, F). У выживших имаго наблюдались начальные признаки заражения в виде белого налёта на ногах и крыльях. Насекомые проявляли поведенческую реакцию, пытаясь удалить конидии с помощью груминга, однако впоследствии они обрастали мицелием и погибали (рис. 4F).

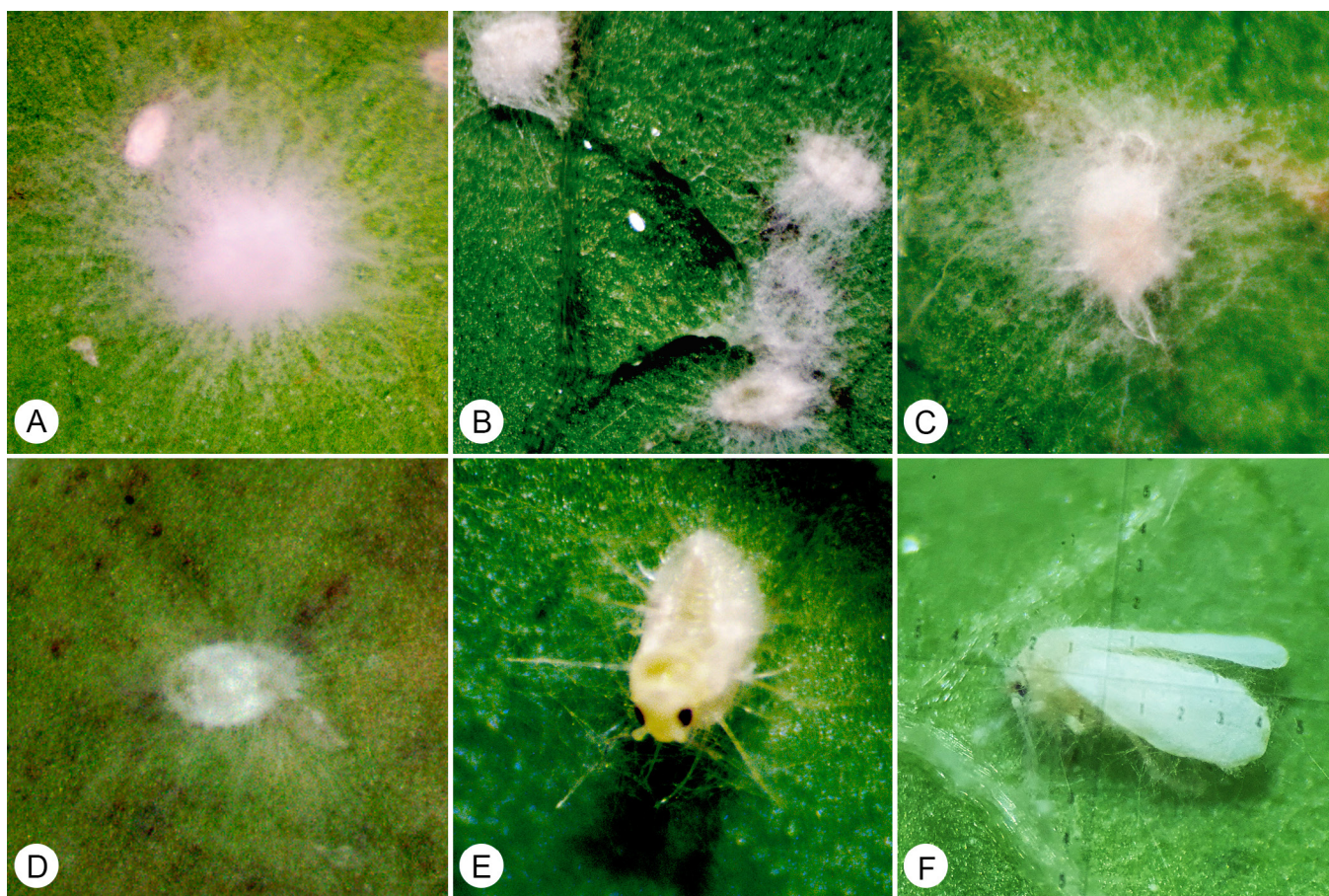


Рисунок 4. Особенности микозов личинок и имаго *Trialeurodes vaporariorum* при заражении различными изолятами *Lecanicillium*-подобных грибов: А) Ak7 на 7 сут; В) B10 на 7 сут; С) B7 на 7 сут; D) B3 на 7 сут; Е) B7 на 7 сут; F) B10 на 7 сут

Figure 4. Features of mycoses of larvae and imago of *Trialeurodes vaporariorum* when infected with various isolates of *Lecanicillium*-like fungi: А) Ak7 on 7 days; В) B10 on 7 days; С) B7 on 7 days; D) B3 on 7 days; Е) B7 on 7 days; F) B10 on 7 days

Обсуждение

В результате молекулярной идентификации в соответствии с полученными филогенетическими деревьями изолят Ak13 однозначно отнесен к виду *Flavocillium bifurcatum*, 7 изолятов отнесено к виду *A. lecanii*, 1 изолят B2 – к *A. uredinophilus*. Поскольку изоляты B4 и SNP40 были наиболее близки к кладе *A. uredinophilus*, а также, поскольку изолят SNP40 по локусу NAD1 объединился в группу с изолятами данного вида, оба изолята были отнесены к виду *A. uredinophilus*. В этой же группе находятся изоляты B3, B7, B10 и Ak6, ранее идентифицированные как *A. uredinophilus* (Черепанова и др., 2025). Девять изолятов предварительно отнесены к виду *A. muscarius*. Изоляты SNP43 и SNP45 идентифицированы до рода *Akanthomyces* sp., хотя согласно дереву по локусу NAD1 эти изоляты вошли в одну группу с представителями вида *A. muscarius*. Для уточнения их видовой принадлежности необходимо провести исследования по дополнительным локусам RPB1, RPB2, LSU и др., используемые для этой группы грибов. Изоляты Ak7 и Ak10 отнесены к виду *A. attenuatus* по локусам TEF и ITS. По локусу NAD1 они оказались в группе со штаммом VI 21 вида *A. muscarius*, однако ввиду малочисленности данных по локусу NAD1 о новых выделенных видах, к этим результатам стоит относиться с осторожностью.

Вид *Flavocillium bifurcatum*, представленный изолятом

Ak13, вероятно, был впервые найден на территории Российской Федерации. Ранее изолят этого вида был выделен из личинки неидентифицированной совки и описан китайскими исследователями в 2020 г. Анаморфа данного вида характеризуется наличием двух типов конидий: серповидных макроконидий и вытянутых микроконидий (Wang et al., 2020). Позднее представители *F. bifurcatum* были обнаружены на территории Кореи, США, Мексики и Словакии. При этом во всех случаях грибы данного вида выделяли или из почвы, или из насекомых (Goh et al., 2022; Hajek et al., 2023; Pérez-Anzúrez et al., 2024; Nosalj et al., 2024). В нашем же случае российский изолят Ak13 выделен из ржавчинных грибов, что расширяет потенциальный круг хозяев этого вида и делает его более перспективным в практической защите растений.

В данной работе локус NAD1 был использован только в качестве уточняющего, однако по данному локусу удалось четко разделить клады *A. uredinophilus* и *A. lecanii* с поддержкой ветвей 100%. Также внутри данного дерева предполагаемая клада *A. muscarius* разделена на 2 части. Ранее представленные здесь референтные штаммы относились к трем разным гаплотипам вида *A. muscarius* (Митина и др., 2015), но недавно было выявлено, что изолят VI 5, ранее отнесенный к гаплотипу С, оказался представителем вида *A. uredinophilus*. Возможно, данная ситуация

распространена и для других локусов, поскольку многие виды были описаны только в последние годы. Так Manfrino с соавторами в 2022 г, сравнив последовательности из Генбанка, предположили, что некоторые штаммы, идентифицированные в 2000-х годах как *A. muscarius* и *Akanthomyces* sp., относятся к виду *A. uredinophilus*, который был впервые описан в 2015 г. (Park et al., 2015). Таким образом, можно предположить, что штаммы, различающиеся по гаплотипам, также окажутся представителями другого вида. При накоплении достаточного количества данных о новых выделенных видах и родах *Lecanicillium*-подобных грибов по локусу NAD1 этот участок митохондриального гена может быть информативным. Ранее было предложено мультилокусное генотипирование по трем локусам, по NAD1 в том числе, как достаточное для видового определения *Lecanicillium*-подобных грибов (Kouvelis et al., 2008; Mitina et al., 2017).

Все изоляты были испытаны в отношении опасного вредителя растений персиковой тли *M. persicae*. Выявлены 22 высоковирулентных изолята с биологической эффективностью более 90%. Среди них есть представители видов *A. muscarius*, *A. attenuatus*, *F. bifurcatum*, *A. lecanii* и *A. uredinophilus*. После испытания этих изолятов на оранжевой белокрылке *T. vaporariorum* выявлено 15 высоковирулентных изолятов видов *A. muscarius*, *A. attenuatus*, *A. uredinophilus* и *F. bifurcatum* с биологической эффективностью более 80%.

Из 7 изолятов вида *A. lecanii* шесть изолятов, а также близкородственный изолят SNP43 показали биологическую эффективность ниже 60%. Причем изолят SNP2 вида *A. lecanii* показал отрицательную биологическую эффективность в отношении тли из-за значительного прироста численности насекомых в опыте, т.е. изолят, возможно, стимулировал размножение. Только изолят B8 того же вида, выделенный из белокрылки, был эффективен в отношении персиковой тли и оранжевой белокрылки.

В литературе высказывалось предположение об узкой специализации вида *A. lecanii* в отношении щитовок (Gams, Zare, 2002), что подтверждалось последующими исследованиями (Kouvelis et al., 2008; Lopes et al., 2023). Однако были данные о выделении изолятов этого вида из белокрылок, тлей и даже представителей жесткокрылых. Вместе с тем есть некоторые сомнения в действительной принадлежности найденных авторами изолятов к виду *A. lecanii*, поскольку идентификация проводилась или по одному локусу ITS, что на данный момент недостаточно для точной видовой идентификации, или по морфологическим признакам, что весьма затруднительно ввиду крайне схожих внешних признаков у *Lecanicillium*-подобных грибов (Lu et al., 2022; Mejía, Espinel, 2022; Kushiyeve et al., 2022; Di Sora et al., 2025). В нашей работе четыре изолята *A. lecanii* были выделены из щитовок, но оставшиеся три – из ржавчины, белокрылки и тли (табл. 1), поэтому все же не стоит сужать спектр хозяев исключительно до щитовок и червецов. Рассмотренные в данном исследовании изоляты вида *A. lecanii* оказались неэффективными против персиковой тли, что также соотносится с некоторыми современными литературными данными, показывающими низкую эффективность представителей вида в отношении различных вредителей (Broumandnia et al., 2021; Lopes et al., 2023). Обычно *A. lecanii* считается перспективным

агентом борьбы с насекомыми, штаммы вида в различных исследованиях показывали высокую вирулентность в отношении трипсов, тлей, белокрылок (Hong et al., 2007; Diaz et al., 2009; Hanan et al., 2020). На основе штаммов данного вида существуют зарегистрированные биопрепараты против тлей в том числе, однако видовая принадлежность этих штаммов-продуцентов вызывает сомнения.

Все изоляты, отнесенные к видам *A. muscarius* и *A. attenuatus*, оказались перспективными агентами борьбы с обоими видами вредных насекомых, показывая биологическую эффективность более 70% на 7 сутки опытов. *A. muscarius* активно исследуется на протяжении десятилетий и показывает высокие значения вирулентности в отношении многих видов сосущих вредителей растений: белокрылок, тлей, мучнистых червецов, трипсов (Lopes et al., 2023; Di Sora et al., 2025). Вид *A. attenuatus* значительно реже становился объектом исследований несмотря на то, что был весьма эффективным в лабораторных и мелкочаечных опытах. Чаще всего штаммы вида испытывали против различных видов тлей и трипсов (Kim, Kim, 2008; Kim et al., 2008; Du et al., 2019; Yang et al., 2020). Результаты оценки биологической эффективности изолятов этих двух видов в данном исследовании также показали перспективы для борьбы с вредными насекомыми.

Изолят SNP3 вида *S. lanosoniveum* показал биологическую эффективность 60% в отношении *M. persicae*. Хотя обычно о представителях этого вида упоминают в контексте контроля фитопатогенных грибов, как показали наши исследования, они могут проявлять себя как энтомопатогены. При выявлении высоковирулентных изолятов у них, как и у представителей рода *Akanthomyces*, могут появиться перспективы применения в качестве биопестицида комплексного действия против насекомых и фитопатогенов (Wei et al., 2019).

Вид *A. uredinophilus* малоизучен. Первые изоляты вида были найдены на ржавчине (Park et al., 2015), но затем были сделаны находки и на насекомых (Wei et al., 2018; Manfrino et al., 2022; Черепанова и др., 2025). Есть данные о высокой вирулентности штаммов *A. uredinophilus* в отношении двух видов тлей *Sitobion avenae* F. и *Aphis citricola* van der Goot (Meng et al., 2022). В нашем исследовании все изоляты были высоковирулентными в отношении персиковой тли *M. persicae*, но эффективность в отношении оранжевой белокрылки *T. vaporariorum* значительно варьировала. Частично это соотносится с данными Manfrino с соавторами, где при испытании штаммов вида *A. uredinophilus* смертность личинок оранжевой белокрылки была существенно ниже смертности *M. persicae* (Manfrino et al., 2022). Но для изолятов B3, B4 и SNP40 данного исследования значения биологической эффективности в отношении тли и белокрылки были сопоставимо высокими, т.е. имеются различия изолятов внутри вида *A. uredinophilus* по вирулентности в отношении разных хозяев.

Изоляты вида *F. bifurcatum* ранее были найдены на представителях чешуекрылых и полужесткокрылых, но проверка их патогенных свойств не проводилась (Wang et al., 2020; Hajek et al., 2023). В данном исследовании гриб *F. bifurcatum* был впервые испытан против сосущих насекомых, показав высокую вирулентность, что делает его перспективным продуцентом биопрепаратов, представляющим интерес для дальнейшего изучения.

Заключение

Таким образом, было идентифицировано 30 природных изолятов, отобрано 15 изолятов четырех видов (*A. muscarius*, *A. attenuatus*, *A. uredinophilus* и *F. bifurcatum*), проявивших высокую вирулентность в отношении двух опасных сосущих вредителей растений: оранжерейной белокрылки *T. vaporariorum* и персиковой тли *M. persicae*.

Вид *F. bifurcatum* впервые найден на территории России и впервые испытан на данных видах насекомых-вредителей. В дальнейшем нужно уточнить видовую принадлежность двух изолятов SNP43 и SNP45 и протестировать отобранные изоляты на других вредителях растений.

Благодарности

Авторы выражают признательность Б.А. Борисову (ООО «АгроБиоТехнология», Москва) за предоставленные изоляты ЭПГ.

Работа выполнена в рамках государственного задания ФГБНУ ВИЗР FGEU-2025-0003.

Библиографический список (References)

- Артюшкина ТВ, Носова АВ, Рыбаков ЮА (2023) Инсектицидные препараты на основе энтомопатогенных грибов. *Биотехнология*. 39(6):97–107. <https://doi.org/10.56304/S0234275823060030>
- Борисова ЕЕ, Шуварин МВ, Сизова ЮВ, Заикин ВП (2022) Оценка воздействия химических средств защиты растений и агротехнологий на объекты окружающей среды. *Вестник НГИЭИ* 10(137):20–27. <https://doi.org/10.24412/2227-9407-2022-10-20-27>
- Государственный каталог пестицидов и агрохимикатов, разрешенных к применению на территории Российской Федерации Ч I Пестициды. М: Министерство сельского хозяйства Российской Федерации, 2025. 638 с
- Митина ГВ, Сокорнова СВ (2013) Характер взаимодействия штаммов *Lecanicillium* spp. при совместном заражении оранжерейной белокрылки *Trialeurodes vaporariorum*. *Микология и фитопатология* 47(4):261–265
- Митина ГВ, Токарев ЮС, Казарцев ИА, Ули-Маттила Т (2015) Молекулярно-генетическая характеристика штаммов энтомопатогенных грибов рода *Lecanicillium* (= *Verticillium lecanii* s.l.). *Микология и фитопатология* 49(2):109–115
- Россельхознадзор сообщает об объемах применения пестицидов и агрохимикатов в регионах России за первый квартал 2025 года. <https://fsvps.gov.ru/news/rosselhornadzor-soobshhaet-ob-obemah-primenenija-pesticidov-i-agrohimikatov-v-regionah-rossii-za-pervyj-kvartal-2025-goda/> (01.12.25)
- Сухорученко ГИ (2001) Резистентность вредных организмов к пестицидам-проблема защиты растений второй половины XX столетия в странах СНГ. *Вестник защиты растений* 1:18–37
- Сухорученко ГИ, Долженко ВИ, Ганнибал ФБ, Албантов Г и др. (2024) Резистентность вредных членистоногих, фитопатогенных грибов и грызунов к пестицидам. СПб: Издательский дом Петрополис. 672 с
- Черепанова МА, Митина ГВ, Чоглокова АА, Борисов БА (2025) Первые в России находки энтомопатогенного гриба *Akanthomyces uredinophilus* (Hypocreales, Cordycipitaceae) из Республики Адыгея. *Микология и фитопатология* 59(1):74–87. <https://doi.org/10.31857/S0026364825010091>
- Askary H, Yarmand H (2007) Development of the entomopathogenic hyphomycete *Lecanicillium muscarium* (Hyphomycetes: Moniliales) on various hosts. *Eur J Entomol* 104(1):67–72. <https://doi.org/10.14411/eje.2007.011>
- Broumandnia F, Rajabpour A, Parizipour MHG, Yarahmadi F (2021) Morphological and molecular identification of four isolates of the entomopathogenic fungal genus *Akanthomyces* and their effects against *Bemisia tabaci* on cucumber. *Bull Entomol Res* 111(5):628–636. <https://doi.org/10.1017/S0007485321000298>
- Cuthbertson AGS, Walters KFA (2005) Pathogenicity of the entomopathogenic fungus, *Lecanicillium muscarium*, against the sweetpotato whitefly *Bemisia tabaci* under laboratory and glasshouse conditions. *Mycopathologia* 160(4):315–319. <https://doi.org/10.1007/s11046-005-0122-2>
- de Faria MR, Wraight SP (2007) Mycoinsecticides and mycoacaricides: a comprehensive list with worldwide coverage and international classification of formulation types. *Biol Control* 43(3):237–256. <https://doi.org/10.1016/j.biocontrol.2007.08.001>
- Di Sora N, Turco S, Brugnati F, Isoli F et al (2025) “The Last of Them”: Entomopathogenic effect of *Akanthomyces muscarius* on the scale insect pest *Toumeyella parvicornis* under laboratory conditions, a potential biological control candidate. *Physiol Plant* 177(5):e70533. <https://doi.org/10.1111/ppl.70533>
- Diaz BM, Oggerin M, Lastra CCL, Rubio V et al (2009). Characterization and virulence of *Lecanicillium lecanii* against different aphid species. *BioControl* 54(6):825–835.
- Du C, Yang B, Wu J, Ali S (2019) Identification and virulence characterization of two *Akanthomyces attenuatus* isolates against *Megalurothrips usitatus* (Thysanoptera: Thripidae). *Insects* 10(6):168. <https://doi.org/10.3390/insects10060168>
- Gams W, Zare R (2002) New generic concepts in *Verticillium* sect. *Prostrata*. *Mycol Res* 106(2):129–131. <https://doi.org/10.1017/S0953756202225824>
- Goh J, Oh Y, Park YH, Mun HY et al (2022) Isolation and characterization of previously undescribed seventeen fungal species belonging to the order Hypocreales in Korea. *Korean J Mycol* 50(1):1–29. <https://doi.org/10.4489/KJM.20220001>
- Hajek AE, Everest TA, Clifton EH (2023) Accumulation of fungal pathogens infecting the invasive spotted lanternfly, *Lycorma delicatula*. *Insects* 14(12):912. <https://doi.org/10.3390/insects14120912>
- Hall TA (1999) BioEdit: A User-Friendly Biological Sequence Alignment Editor and Analysis Program for Windows 95/98/NT. *Nucleic Acids Symp Ser* 41:95–98
- Hanan A, Nazir T, Basit A, Ahmad S, Qiu D (2020) Potential of *Lecanicillium lecanii* (Zimm.) as a microbial control agent for green peach aphid, *Myzus persicae* (Sulzer) (Homoptera: Aphididae) *Pak J. Zool* 52(1):131–140. <https://doi.org/10.17582/journal.pjz/2020.52.1.1.131.137>

- Hong SI, Kim K (2007) Selection of entomopathogenic fungi for aphid control. *J Biosci Bioeng* 104(6):498–505. <https://doi.org/10.1263/jbb.104.498>
- Katoh K, Rozewicki J, Yamada KD (2019) MAFFT online service: multiple sequence alignment, interactive sequence choice and visualization. *Brief Bioinform* 20(4):1160–1166. <https://doi.org/10.1093/bib/bbx108>
- Kepler RM, Luangsa-Ard JJ, Hywel-Jones NL, Quandt CA, Sung GH et al (2017) A phylogenetically-based nomenclature for Cordycipitaceae (Hypocreales). *IMA Fungus* 8(2):335–353. <https://doi.org/10.5598/imafungus.2017.08.02.08>
- Khan BA, Nadeem MA, Nawaz H, Amin MM et al (2023) Pesticides: impacts on agriculture productivity, environment, and management strategies. *Emerging contaminants and plants: Interactions, adaptations and remediation technologies* Cham: Springer International Publishing:109–134 https://doi.org/10.1007/978-3-031-22269-6_5
- Kim HY, Lee HB, Kim YC, Kim IS (2008) Laboratory and field evaluations of entomopathogenic *Lecanicillium attenuatum* CNU-23 for control of green peach aphid (*Myzus persicae*). *J Microbiol Biotechnol* 18(12):1915–1918 <https://doi.org/10.4014/jmb.0800.235>
- Kim JJ, Kim KC (2008) Selection of a highly virulent isolate of *Lecanicillium attenuatum* against cotton aphid *J Asia-Pac Entomol* 11(1):1–4. <https://doi.org/10.1016/j.aspen.2008.02.001>
- Kouvelis VN, Sialakouma A, Typas MA (2008) Mitochondrial gene sequences alone or combined with ITS region sequences provide firm molecular criteria for the classification of *Lecanicillium* species. *Mycol Res* 112(7):829–844. <https://doi.org/10.1016/j.mycres.2008.01.016>
- Kushiyevev R, Tunçer C, Özdemir İO, Erper İ et al (2022) Molecular characterization of native entomopathogenic fungi from ambrosia beetles in hazelnut orchards of Turkey and evaluation of their in vitro efficacy. *Insects* 13(9):824. <https://doi.org/10.3390/insects13090824>
- Lopes RB, Souza TAD, Mascarin GM, Souza GM et al (2023) *Akanthomyces* diversity in Brazil and their pathogenicity to plant-sucking insects. *J Invertebr Pathol* 200:107955. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2023.107955>
- Lu Q, Wang P, Ali A, Zang LS (2022) Molecular identification and virulence of four strains of entomopathogenic fungi against the whitefly, *Bemisia tabaci* (Hemiptera: Aleyrodidae). *J Econ Entomol* 115(3):731–738. <https://doi.org/10.1093/jee/toac031>
- Malysh J, Kononchuk A, Frolov A (2019) Detection of microsporidia infecting beet webworm *Loxostege sticticalis* (Pyraloidea: Crambidae) in European and Asian parts of Russia in 2006–2008. *Plant Protect News* 2:45–51. [https://doi.org/10.31993/2308-6459-2019-2\(100\)-45-51](https://doi.org/10.31993/2308-6459-2019-2(100)-45-51)
- Manfrino R, Gutierrez A, Diez del Valle F, Schuster C et al (2022) First description of *Akanthomyces uredinophilus* comb. nov. from Hemipteran insects in America. *Diversity* 14(12):1118. <https://doi.org/10.3390/d14121118>
- Mejía C, Espinel C (2022) In vitro versus in planta: Comparing the compatibility of *Akanthomyces lecanii* with pesticides against *Trialeurodes vaporariorum*. *J Appl Entomol* 146(10):1272–1280. <https://doi.org/10.1111/jen.13064>
- Meng Y, Wellabada Hewage Don PID, Wang D (2022) A new strain of *Lecanicillium uredinophilum* isolated from Tibetan plateau and its insecticidal activity. *Microorganisms* 10(9):1832. <https://doi.org/10.3390/microorganisms10091832>
- Mitina G, Kazartsev I, Vasileva A, Yli-Mattila T. (2017) Multilocus genotyping based species identification of entomopathogenic fungi of the genus *Lecanicillium* (= *Verticillium lecanii* s.l.). *J Basic Microbiol* 57(11):950–961. <https://doi.org/10.1002/jobm.201700092>
- Mitina G. V., Stepanycheva, E. A., Chogloкова, A. A., & Cherepanova, M. A. (2021). Features of behavioral reactions of the peach aphid *Myzus persicae* (Sulzer, 1776) (Hemiptera, Aphididae) to volatile organic compounds of entomopathogenic fungi of the Genus *Lecanicillium*. *Entomol Rev*, 101(8):1015–1023. <https://doi.org/10.1134/S0013873821080017>
- Nosalj S, Dlapa P, Hrabovský A, Kollár J et al (2024) Biological and physico-chemical properties of the soil in an acidified environment influenced by previous mining activities at the Šobov locality (SLOVAKIA). *Biologia* 79(6):1639–1652. <https://doi.org/10.1007/s11756-024-01638-0>
- Park MJ, Hong SB, Shin HD (2015). *Lecanicillium uredinophilum* sp. nov. associated with rust fungi from Korea. *Mycotaxon* 130(4), 997–1005.
- Pérez-Anzúrez G, Mendoza-de Gives P, Olmedo-Juárez A, López-Arellano ME et al (2024) First Record of *Flavocillium subprimulinum* (Cordycipitaceae, Hypocreales) in Mexico: morphological and molecular characterisation, nematocidal activity of its liquid culture filtrates against *Haemonchus contortus* and protease activity. *J Fungi (Basel)* 10(1):56. <https://doi.org/10.3390/jof10010056>
- Rehner SA, Posada F, Buckley EP, Infante F et al (2006) Phylogenetic origins of African and Neotropical *Beauveria bassiana* sl pathogens of the coffee berry borer, *Hypothenemus hampei* *J Invertebr Pathol* 93(1):11–21. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2006.04.005>
- Ronquist F, Teslenko M, Van Der Mark P, Ayres DL et al (2012) MrBayes 3.2: efficient Bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. *Syst Biol* 61(3):539–542. <https://doi.org/10.1093/sysbio/sys029>
- Wang Y, Wang ZQ, Luo R, Souvannhachit R et al (2024) Species diversity and major host/substrate associations of the genus *Akanthomyces* (Hypocreales, Cordycipitaceae). *MycKeys* 101:113. <https://doi.org/10.3897/mycokeys.101.109751>
- Wang YB, Wang Y, Fan Q, Duan DE et al. (2020). Multigene phylogeny of the family Cordycipitaceae (Hypocreales): new taxa and the new systematic position of the Chinese cordycipitoid fungus *Paecilomyces hepiali*. *Fungal Divers* 103(1): 1–46. <https://doi.org/10.1007/s13225-020-00457-3>
- Wei DP, Wanasinghe DN, Chaiwat TA, Hyde KD (2018) *Lecanicillium uredinophilum* known from rusts, also occurs on animal hosts with chitinous bodies. *Asian J Mycol* 1(1): 63–73. <https://doi.org/10.5943/mycosphere/9/4/8>
- Wei DP, Wanasinghe DN, Hyde KD et al (2019) The genus *Simplicillium*. *MycKeys* 60:69–92. <https://doi.org/10.3897/mycokeys.60.38040>
- Yang B, Du C, Ali S, Wu J (2020) Molecular characterization and virulence of fungal isolates against the bean flower thrips, *Megalurothrips usitatus* Bagnall (Thysanoptera: Thripidae). *Egypt J Biol Pest Control* 30(1):50. <https://doi.org/10.1186/s41938-020-00225-0>
- Zare R, Gams W (2001) A revision of *Verticillium* sect. Prostrata. 1V. The genera *Lecanicillium* and *Simplicillium*

gen. nov. *Nova Hedwigia* 73(1–2):1–50. <https://doi.org/10.1127/nova.hedwigia/73/2001/1>
 Zhang ZF, Zhou SY, Eurwilaichitr L, Ingsriswang S, Raza M et al (2020) Culturable mycobiota from Karst caves in China II, with descriptions of 33 new species. *Fungal Divers* 103:1–68. <https://doi.org/10.1007/s13225-020-00453-7>

Zhou Y, Li Z, Xu Z, Zhang J, Wang Y et al (2020) Fast recognition of *Lecanicillium* spp., and its virulence against *Frankliniella occidentalis* *Front Microbiol* 11:561381. <https://doi.org/10.3389/fmicb.2020.561381>

Translation of Russian References

Artyushkina TV, Nosova AV, Rybakov YuA (2023) [Insecticidal preparations based on entomopathogenic fungi]. *Biotehnologiya* 39(6):97–107. <https://doi.org/10.56304/S0234275823060030> (In Russian)
 Borisova EE, Shuvarin MV, Sizova YuV, Zaikin VP (2022) [Assessment of the impact of chemical plant protection products and agrotechnologies on environmental objects]. *Vestnik NGIEI* 10(137):20–27. <https://doi.org/10.24412/2227-9407-2022-10-20-27> (In Russian)
 State catalogue of pesticides and agrochemicals approved for use in the territory of the Russian Federation. Part I. Pesticides (2025) Moscow: *Ministerstvo sel'skogo khozyaistva Rossiiskoi Federatsii*. 638 p. (In Russian)
 Mitina GV, Sokornova SV (2013) [The nature of interaction of *Lecanicillium* spp. strains during co-infection of the greenhouse whitefly *Trialeurodes vaporariorum*]. *Mikologiya i fitopatologiya* 47(4):261–265 (In Russian)
 Mitina GV, Tokarev YuS, Kazartsev IA, Uli-Mattila T (2015) [Molecular genetic characteristics of entomopathogenic fungus strains of the genus *Lecanicillium* (= *Verticillium*

lecanii s.l.)]. *Mikologiya i fitopatologiya* 49(2):109–115 (In Russian)

Rosselkhoznadzor reports on the volumes of use of pesticides and agrochemicals in the regions of Russia for the first quarter of (2025) <https://fsvps.gov.ru/news/rosselkhoznadzor-soobshhaet-ob-obemah-primenenija-pesticidov-i-agrohimikatov-v-regionah-rossii-za-pervyj-kvartal-2025-goda/> (01.12.25) (In Russian)

Sukhoruchenko GI (2001) [Resistance of harmful organisms to pesticides - a plant protection problem of the second half of the 20th century in the CIS countries]. *Plant Protection News* 1:18–37 (In Russian)

Sukhoruchenko GI, Dolzhenko VI, Gannibal' FB, Albantov G et al (2024) [Resistance of harmful arthropods, phytopathogenic fungi, and rodents to pesticides]. St. Petersburg: Izdatel'skii dom Petropolis. 672 p. (In Russian)

Cherepanova MA, Mitina GV, Chogloкова AA, Borisov BA (2025). First-Ever discoveries of the entomopathogenic fungus *Akanthomyces uredinophilus* in Russia. *Biology Bulletin Reviews* 15(2):S185-S197. <https://doi.org/10.1134/S2079086425600985>

Plant Protection News, 2026, 109(1), p. 49–62

OECD+WoS: 1.06+RQ (Mycology); 1.06+QU (Microbiology)

<https://doi.org/10.31993/2308-6459-2026-109-1-17599>

Full-text article

MOLECULAR GENETIC ANALYSIS OF NEW NATURAL ISOLATES OF *LECANICILLIUM*-LIKE FUNGI AND STUDY OF THEIR PATHOGENIC PROPERTIES

M.A. Cherepanova*, G.V. Mitina, A.A. Chogloкова

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

*corresponding author; e-mail: CherepMA@mail.ru

The widespread use of chemical insecticides in agriculture is associated with numerous adverse effects, which substantiates the necessity of biological plant protection development. Entomopathogenic fungi are considered as promising biocontrol agents against arthropod pests. This study aimed to isolate and characterize new natural isolates of *Lecanicillium*-like fungi discovered in Russia and to evaluate their virulence against two dangerous sucking pests: the peach aphid *Myzus persicae* and the greenhouse whitefly *Trialeurodes vaporariorum*. Thirty isolates collected from various regions of Russia in 2019–2022 were identified using molecular genetic methods targeting the ITS, TEF, and NAD1 loci. The isolates were identified as *Akanthomyces lecanii*, *A. muscarius*, *A. attenuatus*, *A. uredinophilus*, *Flavocillium bifurcatum*, and *Simplicillium lanosoniveum*. *Flavocillium bifurcatum* being recorded in Russia for the first time. Laboratory bioassays revealed high variability in isolate virulence. Twenty two isolates demonstrated over 90% biological efficacy on the 7 day against *M. persicae*, among them 16 isolates achieved 100% efficacy. From 22 tested isolates 15 showed over 80% efficacy towards *T. vaporariorum*. The most promising isolates belong to the species *A. uredinophilus*, *A. muscarius*, *A. attenuatus*, and *F. bifurcatum*. The latter was tested against both target pests for the first time. Consequently, 15 highly virulent isolates were selected as promising agents for the control of aphids and whiteflies.

Keywords: biological control, entomopathogenic fungi, *Akanthomyces*, *Myzus persicae*, *Trialeurodes vaporariorum*, molecular identification

Submitted: 26.01.2026

Accepted: 27.03.2026

ТОКСИЧНОСТЬ НЕОНИКОТИНОИДОВ В ОТНОШЕНИИ ФИТОСЕИДНЫХ КЛЕЩЕЙ (MESOSTIGMATA, PHYTOSEIIDAE)

О.В. Бабкина¹, Г.И. Сухорученко², Г.П. Иванова², Е.Г. Козлова², Н.А. Белякова^{2*}

¹АО «Шетелиг Рус», Санкт-Петербург, Россия

²Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, Санкт-Петербург

*ответственный за переписку, e-mail: belyakovana@yandex.ru

Исследования направлены на оценку возможности совместного применения фитосейидных клещей и неоникотиноидов сосущих вредителей в производственных условиях. Для этого в лабораторных условиях смоделировано воздействие инсектицидов на фитосейид. Объекты исследований – многоядные виды хищных клещей *Neoseiulus californicus* и *N. agrestis*, которые широко используются для защиты овощных и цветочных культур в теплицах от таких вредителей, как обыкновенный паутинный клещ. В ходе лабораторных опытов выявлено, что прямое опрыскивание неоникотиноидными препаратами Актара и Конфидор в производственных концентрациях не оказывает негативного влияния на продолжительность жизни и плодовитость взрослых особей. При обработке на ювенильных стадиях развития выявлена высокая контактная токсичность препаратов, особенно в отношении протонимф, смертность которых достигала 70 %. Для личинок и дейтонимф этот показатель в среднем составлял 30–40 %. При обработке на стадии яйца жизнеспособность у тестированных фитосейид сохранялась на контрольном уровне. Развитие ювенильных особей *N. californicus* приходило в контрольные сроки. Результаты исследований послужат методологической основой для оптимизации совместного применения фитосейид и неоникотиноидов в системах интегрированной защиты растений в теплицах.

Ключевые слова: фитосейидные клещи, *Neoseiulus californicus*, *Neoseiulus agrestis*, плодовитость, выживаемость, ювенильные стадии, контактная токсичность, Актара, Конфидор

Поступила в редакцию: 11.12.2025

Принята к печати: 05.03.2026

Введение

Борьба с вредителями в теплицах всегда базировалась на комплексном использовании биологических и химических средств защиты растений, но в современных условиях актуальность интеграции пестицидов и энтомофагов существенно возросла. Это обусловлено тем, что системы интегрированной защиты растений сильно изменились за последние десятилетия, в основном из-за появления теплиц последнего поколения, а также множества новых сортов и гибридов сельскохозяйственных культур. Вследствие изменений технологий возделывания растений необходима постоянная корректировка методов и средств контроля вредителей, особенно их резистентных популяций. Требования к эффективности и безопасности пестицидов растут. Это обуславливает увеличение масштабов производства и применения энтомофагов как средства борьбы с резистентностью путем частичной или полной замены обработок выпусками хищников и паразитоидов (van Lenteren et al., 2021; Morales-Ramos et al., 2022).

В предыдущих системах интегрированной защиты растений основой технологии было чередование обработок и выпусков энтомофагов с учетом сроков ожидания, которые определялись персистентностью пестицидов. В наши дни тепличные хозяйства перешли на постоянную колонизацию энтомофагов (standing army strategy) и широкое применение шмелей-опылителей, что подразумевает постоянное присутствие полезных насекомых и клещей в агроценозах. Химические обработки используют

эпизодически, как средство защиты в чрезвычайных ситуациях, в том числе при вспышках особо опасных вредителей или появлении новых инвайдеров (Pijnakker et al., 2020; Jiao et al., 2025; Guedes et al., 2026).

Данный технологический переход, произошедший в тепличных хозяйствах по всему миру, в том числе в России, требует существенной перестройки интегрированной защиты растений. Актуален переход от последовательного применения пестицидов и энтомофагов к совместному (в буквальном смысле этого слова) использованию химических и биологических средств контроля вредителей. Для современных систем защиты растений целесообразно выбирать энтомофагов, выживающих под обработками, чтобы появление нового инвайдера и, как следствие химическая обработка его очагов, не прерывали колонизацию энтомофагов, которые присутствуют в теплицах в течение всего культуроборота. Одним из особо опасных инвайдеров в защищенном грунте является табачная белокрылка, против которой применяют неоникотиноиды (Abubakar et al., 2022; Kavallieratos et al., 2024). Это было одной из причин, почему данная группа препаратов была выбрана для оценки токсического действия на энтомофагов. Второй причиной является масштаб и длительность их использования. Неоникотиноиды внедрены в практику защиты растений более 40 лет назад, до сих пор активно используются для борьбы с сосущими вредителями в теплицах. Это

повышает шансы найти популяции энтомофагов устойчивые к данной группе инсектицидов.

Переход от последовательного к совместному применению энтомофагов и пестицидов это не просто попытка увеличить синергетический эффект от интегрированной защиты растений. На современном этапе развития тепличного растениеводства – это насущная необходимость. Для успешного подавления вредителей в современных теплицах необходимыми условиями являются постоянное присутствие энтомофагов и возможность безопасного применения пестицидов. Эти условия достижимы, если устойчивость энтомофагов к пестицидам будет как минимум не ниже, чем у вредителей, которые являются мишенью химических обработок. Известно около 600 видов членистоногих, имеющих резистентность как минимум к одному пестициду. Резистентность вырабатывается практически со всеми классами инсектицидов, включая неоникотиноиды. Полезные насекомые и клещи составляют 6.4% от числа членистоногих с резистентностью к пестицидам (APRD, 2015; Bielza, 2016).

Одной из ключевых групп энтомофагов являются фитосейидные клещи. В защите растений используется около 50 представителей сем. Phytoseiidae. Из них 10 видов производят и применяют в объемах не менее 1–10 млн. особей в неделю (van Lenteren et al., 2018). В число наиболее широко используемых энтомофагов входит 4 вида: *Phytoseiulus persimilis*, *Amblyseius swirskii*, *Neoseiulus californicus* и *N. cucumeris* (Knapp et al. 2018).

Проведен мета-анализ накопленных за последние десятилетия данных о влиянии пестицидов на фитосейидных клещей. Установлено, что прямой токсический эффект на обработанных особей обычно сильнее, чем опосредованное влияние на репродуктивные показатели. Яйца фитосейид оказались наиболее устойчивой стадией развития к широкому спектру тестируемых препаратов (Schmidt-Jeffris et al., 2021). На отдельных видах проведена оценка влияния пестицидов на популяции фитосейид в нескольких поколениях. Сублетальные концентрации пестицидов снижали скорость роста популяций и конечную скорость увеличения численности. Под действием пестицидов изменялись параметры функциональной реакции фитосейидных клещей, а именно снижалась поисковая активность, увеличивалось время покоя и нарушалась реакция на запах жертвы. Авторы делают вывод о том, что

даже без массовой смертности после обработки популяции хищных клещей могут постепенно деградировать и терять эффективность в защите растений (Zou et al., 2023; Sharma et al., 2026; Nguyen et al., 2026).

Оценку влияния неоникотиноидов на фитосейидных клещей проводили на нескольких видах, в том числе *N. californicus* и *P. persimilis* (Poletti et al., 2007; Bostanian et al., 2010; Argolo et al., 2013; Glinushkin et al., 2019). Следует отметить, что в большинстве экспериментов препарат наносили на поверхность срезованных или вегетирующих листьев или на предметное стекло. В ряде опытов хищники получали дозу препарата при поедании обработанной пищи – лабораторной жертвы, пыльцы, нектара (Sharma et al., 2026). Данный методический подход не учитывает того, что в агроценозах клещи контактируют с препаратами непосредственно: при прямом опрыскивании под обработку попадают особи на всех стадиях развития. Поэтому представляют интерес данные о токсическом эффекте при прямом попадании капель препарата на клещей, в том числе на ювенильных особей, что является одной из задач нашего исследования.

В качестве одного из объектов исследований был выбран *N. agrestis*, который рассматривается как перспективный вид для биологического контроля обыкновенного паутиного клеща (Акимов, Колодочка, 1991; Moradi et al., 2023). Вид интересен тем, что размножается по типу телиокии. Это редкое явление среди фитосейид. Отсутствие самцов в популяции делает массовое разведение потенциально более простым и экономичным по сравнению с двуполовыми видами. Экспериментально доказана возможность использования амбарных клещей рода *Tyrophagus* в качестве корма при массовом разведении *N. agrestis* (Мешков, 1996; Moradi et al., 2023).

Проведена оценка токсичности нескольких пестицидов в отношении самок *N. agrestis*, контактировавших с поверхностью, обработанной препаратами (Chang et al., 2025). Целесообразно провести оценку контактной токсичности неоникотиноидов при прямом опрыскивании самок *N. agrestis*.

Вторым объектом наших экспериментов является обоеполый многоядный вид *N. californicus*, который входит в число наиболее востребованных фитосейидных клещей в борьбе с сосущими вредителями, в том числе с обыкновенным паутиным клещом.

Материалы и методы

Лабораторная популяция *Neoseiulus agrestis* (Karg) заложена от выборки клещей, собранных в 2021 г. в Алтайском крае А.А. Хаустовым (ТюмГУ). В лаборатории в качестве корма использовали *Thyreophagus entomophagus* (Laboulbène & Robin).

Лабораторная популяция *Neoseiulus californicus* (McGregor) заложена от выборки клещей, собранных летом 2016 г. в окрестностях Александрии (Египет). Корм в лаборатории – обыкновенный паутинный клещ.

Лабораторные популяции фитосейид содержали в климатических камерах при температуре 25–27°C, относительной влажности 85% и 16-часовом световом дне. Культуру хищного клеща *N. californicus* разводили по известной методике выращивания *P. persimilis* на вегетирующих

растениях фасоли, *N. agrestis* – по стандартной методике разведения хищных клещей на сыпучем субстрате.

Проводили оценку контактной токсичности двух препаратов из класса неоникотиноидов

1. Актара, ВДГ (д.в. тиаметоксам 250 г/л) производства компании ООО «Сингента». Инсектицид кишечного-контактного действия для защиты зерновых, овощных, плодовых и других культур от комплекса сосущих насекомых, в том числе трипсов и белокрылок.

2. Конфидор, ВДГ (д.в. имидаклоприд 200 г/л) производства компании Байер КропСайенс АГ (Германия). Системный инсектицид контактно-кишечного действия класса хлорникотинилов против сосущих и грызущих вредителей, в том числе трипсов и белокрылок.

Лабораторные исследования проведены с соблюдением следующих правил: (1) использованы концентрации, рекомендованные для применения в теплицах; (2) обеспечено равномерное распределение препарата; (3) использованы хищные клещи одного возраста и фазы развития; обеспечена одинаковая экспозиция и водный контроль (обработка водой) (Сухорученко, и др., 2018).

Лабораторные опыты на взрослых особях фитосейид проводили в трех повторностях для каждого препарата и для каждого вида клеща с двумя контролями (сухой и влажный) при температуре 26°C и влажности 85 % и 16-ти часовом световом дне. Обработку проводили лабораторным пульверизатором в производственной концентрации 0.1 %.

Взрослых особей фитосейид обрабатывали в просеянных отрубях вместе с кормовыми клещами в чашках Петри диаметром 6 см (объем 3 мл в каждой чашке). При обработке проводили 2 нажатия кнопки опрыскивателя с расстояния 20 см, что соответствовало 357 л/га непосредственного контакта. Производственная концентрация создавала в лабораторных условиях жесткий токсический фон, что позволяло выявлять возможное угнетающее влияние инсектицидов. В контрольных вариантах подопытных особей опрыскивали водой, во втором контроле клещей оставляли в исходном состоянии (сухой контроль). В этот же день (сразу после обработки) отсадили по 8 самок и 2 самца (у *N. agrestis* 8 самок) в отдельные арены (диаметр 2 см). В арены помещали густозаселенный паутинным клещом лист фасоли. Учеты проводили каждые сутки в одно и то же время на протяжении 7 дней.

Лабораторные эксперименты на ювенильных особях проводили в 5 повторностях для каждого варианта опыта в климатических камерах при температуре 26 °C, влажности воздуха 85 % и 16-ти часовом световом дне. Обработку проводили лабораторным пульверизатором в

производственной концентрации 0.1 %. Эксперименты проводили для преимагинальных стадий в 4 вариантах опыта. В первом варианте на лист фасоли с паутинным клещом переносили мягкой кисточкой по 10 яиц хищника; во втором – по 10 личинок; в третьем – по 10 нимф 1 возраста; в четвертом – по 10 нимф 2 возраста. Черешок листа фасоли предварительно обматывали мокрым ватным тампоном для сохранения тургора листа. Лист фасоли с помещенными на него клещами помещали в чашку Петри диаметром 6 см и обрабатывали препаратом. При обработке проводили 2 нажатия кнопки опрыскивателя с расстояния 20 см, что соответствовало 357 л/га непосредственного контакта. Производственная концентрация создавала в лабораторных условиях жесткий токсический фон, что позволяло выявлять возможное угнетающее влияние инсектицидов. В первом контрольном варианте подопытных особей опрыскивали водой (водный контроль), во втором контроле клещей оставляли в исходном состоянии (сухой контроль).

Учеты проводили каждые сутки в одно и то же время до появления взрослых особей. Учитывали количество выживших особей на всех стадиях развития. На каждую дату учета рассчитывали средневзвешенную долю выживших особей по сумме 5-ти повторностей ($n=50$) и ошибку средневзвешенного.

Расчет смертности обработанных особей проводили с поправкой на водный и сухой контроль. Рассчитывали индуцированную смертность по формуле Аббота (Abbott, 1925) для корректировки на гибель в контрольной группе:

$$C = \frac{(O - K)}{K} \times 100 \%,$$

где C – индуцированная смертность (%); O – смертность в опыте (%); K – смертность в контроле (%).

Результаты и обсуждение

Оценка контактной токсичности неоникотиноидов в отношении *Neoseiulus californicus* и *Neoseiulus agrestis*

Опрыскивание препаратами Актара и Конфидор взрослых особей *N. californicus* и *N. agrestis* не оказала влияния на их жизнеспособность и фертильность яиц, которые были отложены после обработки (рис. 1).

На 7 день после обработки выжило 74–80 % особей *N. californicus* и 51–58 % *N. agrestis*, что соответствует контрольному уровню.

Через день после обработки самки начали откладывать яйца. На 3 день суточная плодовитость вышла на максимальный уровень – 3–4 яйца в день у *N. californicus* и 2–3 яйца у *N. agrestis* (рис. 2). На 6–7 день после обработки во всех вариантах опыта, включая контрольный, отмечено падение суточной плодовитости, что обусловлено, по-видимому, методическими особенностями опыта, который проводили на ограниченной площади листовой поверхности, доступной для откладки яиц. Кроме того к концу опыта на экспериментальной арене находились не только обработанные особи, но и ювенильные особи следующего поколения, что могло ингибировать кладку. Не исключен каннибализм нимф в отношении яиц. Уровень фертильности яиц, отложенных обработанными самками, составил 60–70 % у *N. californicus* и 42–48 % у *N. agrestis* (рис. 1).

По результатам двухфакторного дисперсионного анализа влияние обработки пестицидами на суточную плодовитость не выявлено (табл. 1). Виды достоверно отличаются по плодовитости.

Отличий от контроля не выявлено за исключением одного варианта опыта – после обработки *N. californicus* Актарой. Причем фертильность в опыте была достоверно ($p<0.05$) выше контрольного уровня. Следует отметить, что фактические значения хотя и достоверны, но различаются незначительно (на 12 %).

Обсуждая полученные результаты, можно отметить, что тестируемые популяции *N. californicus* и *N. agrestis* были исходно устойчивы к неоникотиноидам, несмотря на то, что особи-основательницы были отобраны из природной среды. Значительная устойчивость фитосейид к неоникотиноидам отмечалась ранее при обработке поверхностей, с которыми контактировали клещи (Poletti et al., 2007; Bostanian et al., 2010; Argolo et al., 2013). Наши опыты показали, что прямое опрыскивание тоже безопасно для взрослых особей *N. californicus* и *N. agrestis*.

В предыдущих исследованиях по оценке влияния препаратов на *N. agrestis* неоникотиноид на основе имидаклоприда был на 6 месте по токсичности из 10 тестируемых препаратов (Chang et al., 2025). В наших исследованиях

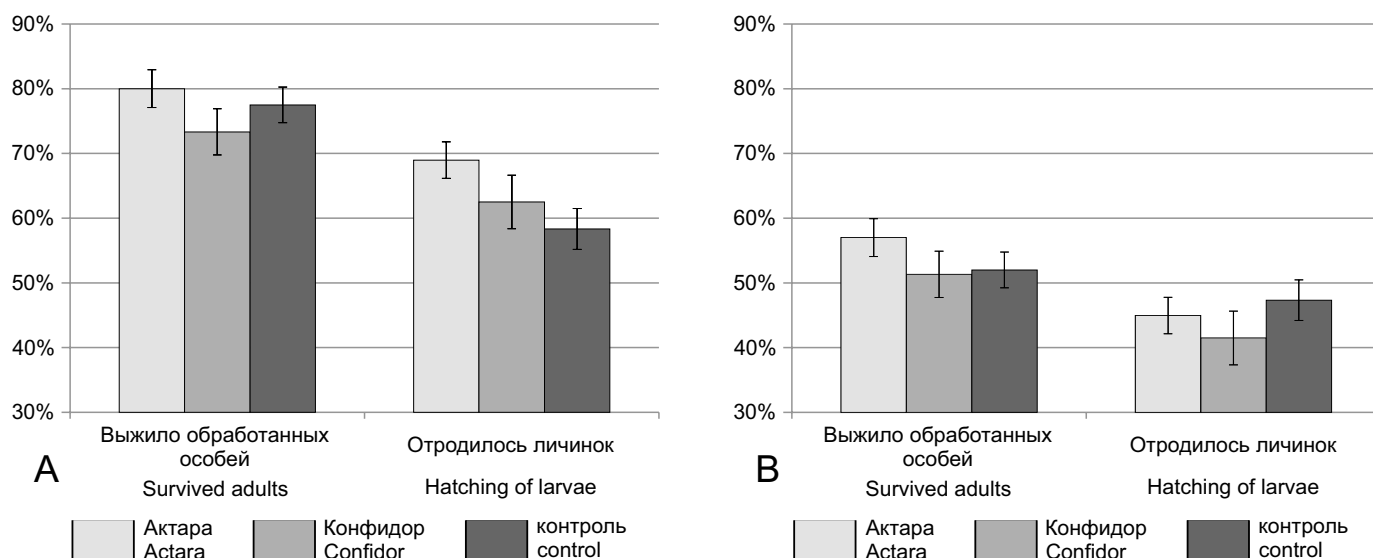


Рисунок 1. Сохранение жизнеспособности и фертильность *Neoseiulus californicus* (A) и *Neoseiulus agrestis* (B) после опрыскивания взрослых особей неоникотиноидами Актара и Конфидор. Приведены показатели на 7 день после обработки. Планки погрешностей отображают стандартную ошибку среднего

Figure 1. Survival rate and fertility of *Neoseiulus californicus* (A) and *Neoseiulus agrestis* (B) after treatment of adults with the neonicotinoids Actara and Confidor. The figures are given for the 7th day after treatment. Error bars show the standard error of the mean

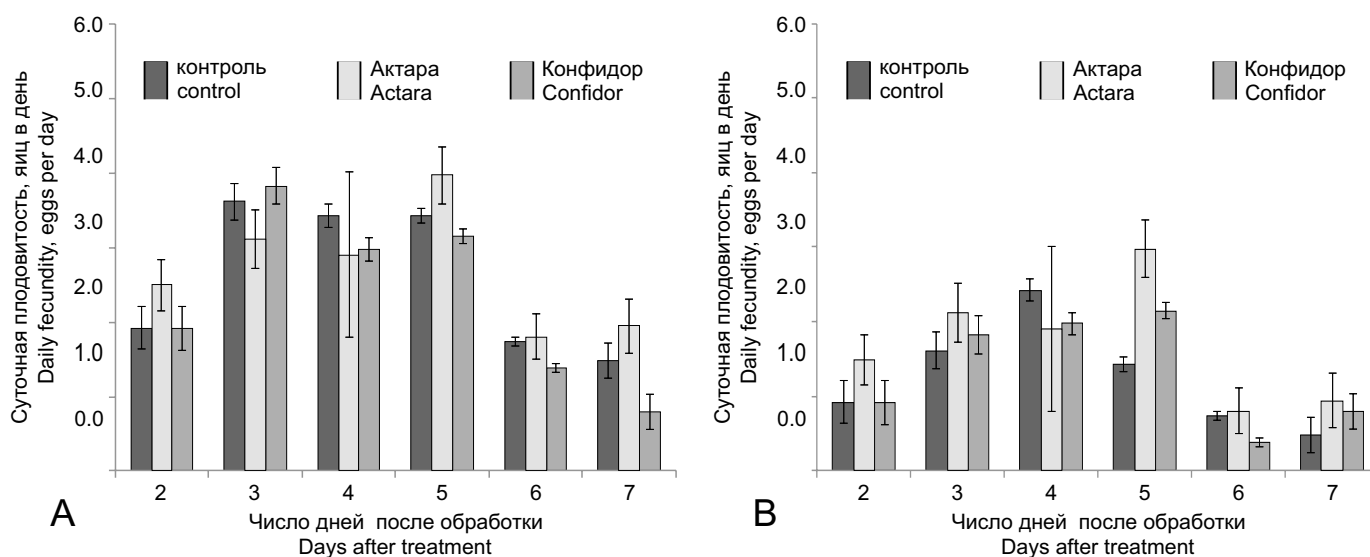


Рисунок 2. Динамика суточной плодовитости *Neoseiulus californicus* (A) и *Neoseiulus agrestis* (B) после опрыскивания неоникотиноидами Актара и Конфидор

Figure 2. Daily fecundity dynamics of *Neoseiulus californicus* (A) and *Neoseiulus agrestis* (B) after treatment with the neonicotinoids Actara and Confidor

Таблица 1. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа. Влияние обработки препаратами на среднесуточную плодовитость *Neoseiulus californicus* и *Neoseiulus agrestis*

Препарат	Факторы	Значимость (p)	Сила влияния фактора
Актара	обработка препаратом	0.573	0.012
	вид клеща	0.001	0.309
	взаимодействие факторов	0.963	0.034
Конфидор	обработка препаратом	0.741	0.008
	вид клеща	0.002	0.572
	взаимодействие факторов	0.573	0.029

Величины средних для выборок, на основании которых проведены статистические расчеты, представлены на рисунке 2.

Table 1. Results of two-way ANOVA analysis of the treatment effect with the neonicotinoids on the mean daily fecundity of *Neoseiulus californicus* and *Neoseiulus agrestis*

Preparation	Factors	Probability (p)	Statistical power
Aktara	Preparation treatment	0.573	0.012
	Mite species	0.001	0.309
	Interaction of factors	0.963	0.034
Konfidor	Preparation treatment	0.741	0.008
	Mite species	0.002	0.572
	Interaction of factors	0.573	0.029

Average values for samples used for statistical calculations are indicated on Figure 2.

имidakлоприд (Конфидор) не оказал негативного влияния на сохранение жизнеспособности обработанных самок *N. agrestis*, плодовитость и фертильность отложенных ими яиц. Не исключены межпопуляционные различия по уровню устойчивости к имидаклоприду у *N. agrestis*

Оценка контактной токсичности неоникотиноида Актара в отношении ювенильных особей *Neoseiulus californicus*

Опрыскивание ювенильных особей *N. californicus* препаратом Актара оказала существенное влияние на их жизнеспособность (рис. 3, табл. 2). Наиболее чувствительной

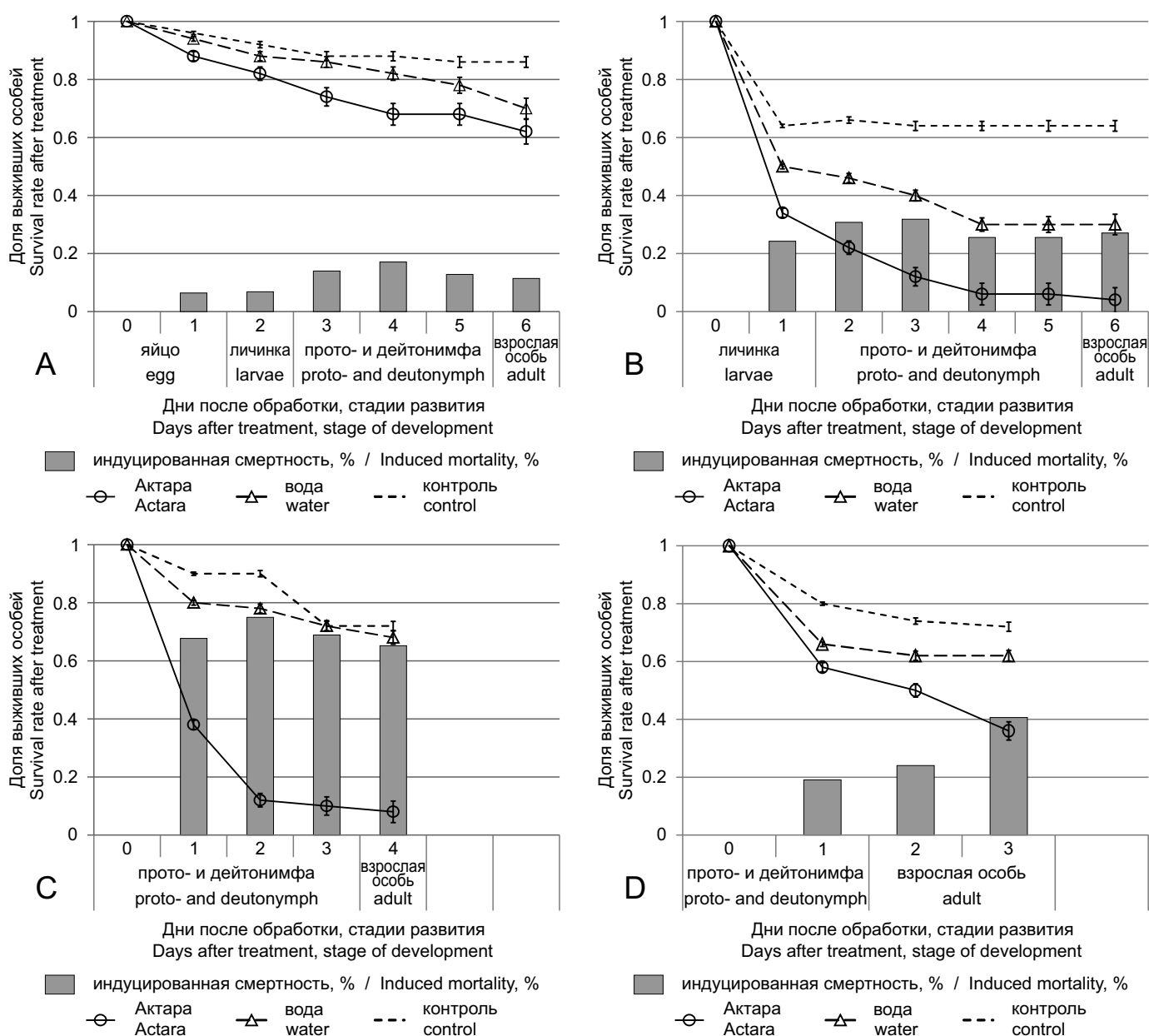


Рисунок 3. Динамика гибели *Neoseiulus californicus* после опрыскивания неоникотиноидом Актара на ювенильных стадиях (А - яйцо, В - личинка, С - протонимфа, D - нимфа)

Figure 3. Mortality rate of *Neoseiulus californicus* after treatment with the neonicotinoid Aktara at juvenile stages (A – egg, B – larva, C – protonymph, D – deutonymph)

Таблица 2. Результаты двухфакторного дисперсионного анализа влияния обработки препаратом Актара на итоговую индуцированную смертность *Neoseiulus californicus*

Факторы	F	Значимость (p)	Сила влияния фактора
Препарат	55.855	0.000000	0.466
Стадия развития, на которой проводили обработку	19.846	0.000000	0.482
Взаимодействие факторов	0.614	0.608	0.028

Величины средних для выборок, на основании которых проведены статистические расчеты, представлены на рисунке 3.

Table 2. Results of two-way ANOVA analysis of the treatment effect with the neonicotinoid Actara on the final induced mortality of *Neoseiulus californicus*

Factors	F	Probability (p)	Statistical power
Preparation	55.855	0.000000	0.466
Treated developmental stage	19.846	0.000000	0.482
Interaction of factors	0.614	0.608	0.028

Average values for samples used for statistical calculations are indicated on Figure 3.

к препарату стадией развития были протонимфы, у которых Актара индуцировала гибель около 70 % обработанных особей. Для личинок и нимф этот показатель в среднем составлял 30–40 %. Наиболее устойчив *N. californicus* к препарату на стадии яйца.

Обсуждая полученные результаты, следует обратить внимание на методические особенности проведения опытов, а именно на динамику гибели особей обработанных водой (водный контроль). В частности у личинок наблюдается гибель 50 % особей уже на первый день после обработки. На нимфальных стадиях развития гибель в водном контроле составляет 20–35 % (рис. 3). Поэтому при оценке действия препарата мы опирались исключительно на уровень индуцированной смертности, который позволяет выделить долю особей погибших от обработки препаратом, а не водой или иными причинами (например, повреждением ювенильных особей при отсадке).

Следует отметить, что личинки отличаются повышенной чувствительностью к любому физическому воздействию, например в «сухом» контроле наблюдается значительная гибель на следующий день после отсадки одновозрастных особей при постановке опыта. Решением этой проблемы возможно путем изменения методики, а именно использованием для обработки не отсаженных одновозрастных особей, а колоний хищника, которые сформировались естественным путем. Этот подход применяется в экспериментах на листьях, которые сохраняют тургор в течение длительного времени (яблоня, например), но неприменим на срезанных листьях фасоли. Кроме того

обработка колоний, а не отсаженных особей затруднит учет смертности у клещей на разных стадиях развития.

Следует отметить, что личиночная стадия у *N. californicus* при оптимальных температурах длится менее суток. Соответственно доля личинок в популяции чрезвычайно мала и поэтому можно предположить, что их гибель в результате обработки не окажет существенного влияния на скорость роста популяции в целом.

Обработка неоникотиноидами Актара и Конфидор в производственных концентрациях не оказывает прямого токсического действия на жизнеспособность и плодовитость взрослых особей тестируемых фитосейдных клещей. При обработке на ювенильных стадиях развития выявлена высокая токсичность препаратов, особенно в отношении протонимф, смертность которых достигала 70 %. Для личинок и нимф этот показатель в среднем составлял 30–40 %.

В предыдущих исследованиях по влиянию препаратов на фитосейд было выявлено замедление развития у обработанных ювенильных особей (Sharma et al., 2026). В частности у *N. californicus* после воздействия феназаквина и спироциклофена увеличивалась продолжительность развития яйца, личинки и нимфы (Maroufpoor et al., 2016). В случае с неоникотиноидами Актара и Конфидор развитие ювенильных стадий *N. californicus* приходило в контрольные сроки.

Наиболее устойчив *N. californicus* к неоникотиноидам на стадии яйца и взрослой особи. Ювенильные стадии более уязвимы, чем взрослые особи, по-видимому, из-за более тонкой кутикулы и особенностей обмена веществ.

Благодарности

Исследование выполнено при поддержке РНФ, проект № 24-46-00024.

Библиографический список (References)

- Акимов ИА, Колодочка ЛА (1991) Хищные клещи в закрытом грунте. Киев: Наукова думка. 144 с.
- Мешков ЮИ (1996) Клещи фитосейиды (Parasitiformes, Phytoseiidae) на основных ягодных культурах: видовой состав, трофические связи, использование в борьбе с растительноядными клещами. *Автореферат дис. ... к.б.н.* М.: Большие Вяземы, 22 с.
- Сухорученко ГИ, Белякова НА, Иванова ГП, Козлова ЕГ, Пазюк ИМ (2018). Принципы оценки токсичности пестицидов для членистоногих, используемых для борьбы с вредителями в теплицах. *Энтомологическое обозрение* (98):979–984
- Abbott WS (1925) A method of computing the effectiveness of an insecticide. *J Econ Entomol* 18:265–267
- Abubakar M, Koul B, Chandrashekar K, Raut A, Yadav D (2022) Whitefly (*Bemisia tabaci*) management (WFM) strategies for sustainable agriculture: A review. *Agriculture* 12(9):1317
- APRD (2015) Arthropod Pesticide Resistance Database, Michigan State University. <http://www.pesticideresistance.org> (19.05.2026)
- Argolo PS, Banyuls N, Santiago S, Mollá Ó et al (2013) Compatibility of *Phytoseiulus persimilis* and *Neoseiulus californicus* (Acari: Phytoseiidae) with imidacloprid to manage clementine nursery pests. *Crop Prot* 43:175–182
- Bielza P (2016) Insecticide resistance in natural enemies. In: Horowitz AR, Ishaaya I (eds) *Advances in insect control and resistance management*. Springer. 313–329
- Bostanian NJ, Hardman JM, Thistlewood HA, Racette G (2010) Effects of six selected orchard insecticides on *Neoseiulus fallacis* (Acari: Phytoseiidae) in the laboratory. *Pest Manag Sci* 66(11):1263–1267
- Chang J, Zhang SL, Wang C, Fu XT et al (2025) Sublethal deltamethrin induces transgenerational fitness costs in *Neoseiulus agrestis* (Karg) (Acari: Phytoseiidae): impaired parental reproduction and offspring development. *Exp Appl Acarol* 95(3):43
- Glinushkin AP, Yakovleva IN, Meshkov YI (2019) The impact of pesticides used in greenhouses on the predatory mite *Neoseiulus californicus* (Parasitiformes, Phytoseiidae). *Russian Agricultural Sciences* 45(4):356–359
- Guedes RNC, Tavella L, Zappalà L, Turchen LM (2026) Beyond the usual targets: pesticide and biopesticide interactions with natural enemies in ecological networks. *Curr Opin Insect Sci* 74:101483
- Jiao J, Dai X, Quan Q (2025) Dynamics of a pest-nature enemy model for IPM with repeatedly releasing natural enemy and impulsively spraying pesticides. *Adv Contin Discret Model* 2025(1):52
- Kavallieratos NG, Wakil W, Eleftheriadou N, Ghazanfar MU et al (2024) Integrated management system of the whitefly *Bemisia tabaci*: a review. *Entomol Gen* 44(5):1117–1133
- Knapp M, van Houten Y, van Baal E, Groot T (2018) Use of predatory mites in commercial biocontrol: Current status and future prospects. *Acarologia* 58(Suppl):72–82
- Maroufpoor M, Ghoosta Y, Pourmirza AA, Lotfalizadeh H (2016) The effects of selected acaricides on life table parameters of the predatory mite, *Neoseiulus californicus* fed on European red mite. *North-West J Zool* 12(1):1–6
- Moradi M, Misharova YV, Snigirev VV, Döker I et al (2023) Life history of *Neoseiulus agrestis* (Karg) (Acari: Phytoseiidae) fed on the storage mite, *Thyreophagus* sp. (Acari: Acaridae) at different temperatures. *Acarologia* 63(3):817–825. <http://doi.org/10.24349/6x1q-8mmr>
- Morales-Ramos JA, Rojas MG, Shapiro-Ilan DI (Eds.) (2022) Mass production of beneficial organisms: invertebrates and entomopathogens. Academic Press. 742 p.
- Nguyen DT, Tuyen TV, Phuong TT, Mocchetti A et al (2026) Repeated exposure to abamectin and amitraz causes multi-generational fitness suppression in the predatory mite *Neoseiulus longispinosus* (Acari: Phytoseiidae). *Syst Appl Acarol* 31(1):68–78. <https://doi.org/10.11158/saa.31.1.6>
- Pijnacker J, Vangansbeke D, Duarte M, Moerkens R et al (2020) Predators and parasitoids-in-first: From inundative releases to preventative biological control in greenhouse crops. *Front Sust Food Syst* 4:595630
- Poletti M, Maia AHN, Omoto C (2007) Toxicity of neonicotinoid insecticides to *Neoseiulus californicus* and *Phytoseiulus macropilis* (Acari: Phytoseiidae) and their impact on functional response to *Tetranychus urticae* (Acari: Tetranychidae). *Biol Control* 40(1):30–36
- Schmidt-Jeffris RA, Beers EH, Sater C (2021) Meta-analysis and review of pesticide non-target effects on phytoseiids, key biological control agents. *Pest Manag Sci* 77(11):4848–4862
- Sharma S, Sharma P, Sharma SD, Verma KS et al (2026) Pesticide-induced lethal and sublethal effects in predatory mites: a review. *Phytoparasitica* 54(2):42
- van Lenteren JC, Bolckmans K, Köhl J, Ravensberg WJ, Urbaneja A. (2018) Biological control using invertebrates and microorganisms: plenty of new opportunities. *BioControl* 63(1):39–59
- van Lenteren JC, Bueno VHP, Klapwijk JN (2021) Augmentative biological control. In: Mason PG (ed) *Biological control: global impacts, challenges and future directions of pest management*. Csiro publishing. 645 p.
- Zou M, Hou F, Ni Z, Guo J (2023) Functional response of *Amblyseius herbicolus* against *Polyphagotarsonemus latus*. *J Mount Agric Biol* 42(3):61–65

Translation of Russian References

- Akimov IA, Kolodochka LA (1991) Predatory mites in greenhouses. *Naukova Dumka*: 144 p. (In Russian)
- Meshkov YuI (1996) Phytoseiid mites (Parasitiformes, Phytoseiidae) on major berry crops: species composition, trophic relationships, and their use in the control of phytophagous mites. *PhD Thesis*. Moscow, Bolshiye Vyazemy. 22 p. (In Russian)
- Sukhoruchenko GI, Belyakova NA, Ivanova GP, Kozlova EG, Pazyuk IM (2018) Principles for evaluating pesticide toxicity to arthropods used for pest control in greenhouses. *Entomological Review* (98):979–984 (In Russian)

TOXICITY OF NEONICOTINOIDS TO PHYTOSEIID MITES
(MESOSTIGMATA, PHYTOSEIIDAE)O.V. Babkina¹, G.I. Sukhoruchenko², G.P. Ivanova², E.G. Kozlova², N.A. Belyakova^{2*}

JSC Shetelig Rus, Saint Petersburg, Russia

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

*corresponding author, e-mail: belyakovana@yandex.ru

The study aimed to evaluate the possibility of the combined use of phytoseiid mites and neonicotinoids in agricultural production. To answer this question, laboratory tests were performed. The research objects were the polyphagous phytoseiid species *Neoseiulus californicus* and *N. agrestis*, which are widely used for the protection of vegetable and ornamental crops in greenhouses. Laboratory experiments showed that treatment with the neonicotinoids *Actara* and *Confidor* at recommended field concentrations had no negative effect on the longevity or fecundity of adult mites. However, when treatments were applied to juvenile developmental stages, high contact toxicity of the preparations was observed, especially toward protonymphs, whose mortality reached 70%. For larvae and nymphs, this показатель averaged 30–40%. When treatment was applied at the egg stage, viability of the tested phytoseiids remained at the control level. The obtained results will serve as a methodological basis for optimizing the combined use of phytoseiids and neonicotinoids in integrated pest management systems in greenhouses.

Keywords: phytoseiid mites, *Neoseiulus californicus*, *Neoseiulus agrestis*, fecundity, survival, juvenile stages, toxicity, Actara, Confidor

Submitted: 11.12.2025

Accepted: 05.03.2026

ГЕНОТИПИРОВАНИЕ СОРТОВ ЗЕМЛЯНИКИ САДОВОЙ ПО ЛОКУСАМ УСТОЙЧИВОСТИ К АНТРАКНОЗУ, ВЫЗЫВАЕМОМУ *COLLETOTRICHUM* SPP.

А.С. Лыжин*, И.В. Лукьянчук

Федеральный научный центр имени И.В. Мичурина, Мичуринск

*ответственный за переписку, e-mail: Ranenburzhetc@yandex.ru

Проведено молекулярное маркирование 54 сортов земляники садовой *Fragaria* × *ananassa* по локусам устойчивости к *Colletotrichum acutatum* (*FaRca1*, *Rca2*) и *C. gloeosporioides* (*FaRCg1*). Хотя бы один из изучаемых локусов резистентности присутствует у 74% изученных сортов. Аллели резистентности к *C. acutatum* 1-й группы патогенности (*FaRca1*) и 2-й группы патогенности (*Rca2*) выявлены у 40% и 12% проанализированных сортов, соответственно. Все идентифицированные носители аллелей *FaRca1* и *Rca2* имеют гетерозиготный генотип. Лocus *FaRCg1* устойчивости к *C. gloeosporioides* присутствует у 40% образцов. Отмечено статистически значимое преобладание локуса *FaRCg1* у отечественных сортов земляники. Выявленные носители аллеля *FaRCg1* могут иметь гомозиготный или гетерозиготный генотип. Два локуса из трёх в трёх вариантах комбинации аллелей резистентности (*FaRca1*+*FaRCg1*, *FaRca1*+*Rca2*, *FaRCg1*+*Rca2*) выявлены у 16% образцов, причём в большинстве случаев (78%) это комбинация локусов *FaRca1* и *FaRCg1*. Среди образцов отечественной селекции данная аллельная комбинация идентифицирована у сортов Зенит, Незнакомка, Урожайная ЦГЛ, Флора; среди зарубежных образцов – у сортов Korona, Salsa, Vicoda. Комбинациями *FaRca1*+*Rca2* и *FaRCg1*+*Rca2* характеризуются сорта Arpica и Сударушка, соответственно. Три аллели резистентности выявлены у сорта Боровицкая (1.7% от общего количества образцов). Указанные сорта земляники представляются перспективными комплексными генетическими источниками аллелей резистентности к антракнозу вызываемому *C. acutatum* и *C. gloeosporioides*.

Ключевые слова: *Fragaria* × *ananassa*, сорт, устойчивость, *Colletotrichum acutatum*, *Colletotrichum gloeosporioides*, молекулярные маркеры, маркер-опосредованная селекция

Поступила в редакцию: 12.11.2025

Принята к печати: 30.03.2026

Введение

К числу заболеваний, вредящих насаждениям земляники во всех регионах возделывания, относится антракноз, возбудителем которого служат паразитические грибы рода *Colletotrichum* spp. (Smith, 2008, Nam et al., 2023).

Фитопатогены рода *Colletotrichum* распространены по всему миру и поражают широкий круг древесных и травянистых растений (Zhang et al., 2020, Jian et al., 2021). Землянику садовую поражают такие виды как: *C. acutatum*, *C. aenigma*, *C. boninense*, *C. changpingense*, *C. fioriniae*, *C. fragariae*, *C. fructicola*, *C. gloeosporioides*, *C. godetiae*, *C. miaoliense*, *C. nymphaeae*, *C. karstii*, *C. salicis*, *C. simmondsii*, *C. siamense*, *C. theobromicola* (Jian et al., 2021). Среди них экономически значимые *C. acutatum*, *C. fragariae* и *C. gloeosporioides* (Chen et al., 2020). Причём по современным представлениям *C. acutatum* и *C. gloeosporioides* представляют собой видовые комплексы и включают в себя следующие виды: *C. acutatum* – *C. acutatum* s.s., *C. fioriniae*, *C. godetiae*, *C. miaoliense*, *C. nymphaeae*, *C. salicis* и *C. simmondsii*; *C. gloeosporioides* – *C. aenigma*, *C. alienum*, *C. changpingense*, *C. fructicola*, *C. gloeosporioides* s.s., *C. kahawae*, *C. siamense*, *C. viniferum* и *C. theobromicola* (Ji et al., 2022). В умеренном климатическом поясе (в том числе и в России) основным возбудителем антракноза земляники садовой выступает видовой комплекс *C. acutatum* (Damm et al., 2012). По некоторым оценкам (Rose, Damm, 2024, Morkeliūnė et al., 2025), до 80% посадочного материала земляники садовой заражено

антракнозом в латентной форме, а распространение патогена в плодоносящих насаждениях способно привести к потере 50% товарного урожая. Основным способом борьбы с антракнозом в насаждениях земляники до настоящего времени остаётся использование химических фунгицидов (Santos García de Paredes, Muñoz, 2002, Zhang et al., 2020), однако их применение привело к появлению резистентных изолятов патогена (Han et al., 2009, Smith, 2013, Forcelini et al., 2016), поэтому всё большее внимание отводится биологическим, агротехническим и селекционно-генетическим методам защиты (Aljawasim et al., 2023).

Устойчивость октоплоидной земляники к антракнозу контролируется специфическими (Denoyes-Rothan et al., 2005, Anciro et al., 2018, Salinas et al., 2019) и неспецифическими (MacKenzie et al., 2006) генетическими факторами, причём вследствие высокого уровня плоидности наблюдаются сложные генные взаимодействия, и генетический контроль устойчивости у разных сортов может отличаться. Вместе с тем, идентифицированы несколько крупных локусов, вклад которых в реализацию фенотипического проявления устойчивости наиболее существенен. В частности, устойчивость к комплексу *C. acutatum* во многом определяется двумя локусами: *FaRca1* и *Rca2*, из которых первый детерминирует устойчивость к изолятам первой группы патогенности (не менее чем 50% фенотипической изменчивости по признаку устойчивости) (Salinas et al., 2019), а второй – к изолятам второй группы

патогенности (Lerceteau-Kohler et al., 2005). По результатам анализа мультилокусной последовательности, изоляты первой группы патогенности идентифицированы как *C. nymphaeae*, а изоляты второй – как *C. simmondsii* (Salinas et al., 2019). В этой связи можно говорить, что в узком смысле *FaRca1* определяет устойчивость к *C. nymphaeae*, а *Rca2* – к *C. simmondsii*, тогда как влияние указанных генетических факторов на устойчивость земляники к другим видам комплекса *C. acutatum* требует дальнейшего изучения. *FaRCg1* – крупный локус устойчивости к *C. gloeosporioides*, который детерминирует от 17 до 30% фенотипической вариабельности. Он был идентифицирован с использованием изолята *C. gloeosporioides* s.s. 97-15A (Anciro et al., 2018). Сведений о его эффективности

относительно других видов комплекса *C. gloeosporioides* нет.

Для указанных локусов разработаны диагностические ДНК-маркеры, что позволяет их использовать в программах маркер-опосредованной селекции: ген *Rca2* – маркеры STS-Rca2_240 и STS-Rca2_417 (Lerceteau-Kohler et al., 2005) для детекции методом классической ПЦР; *FaRca1* – ID3F/ID1R (UFCa1HRM02) (Salinas et al., 2020, Jang et al., 2024), *FaRCg1* – TIFY-1A (UFCg1HRM01), RLK-1A (Chandra et al., 2021, Jang et al., 2024) – для детекции методом анализа кривых плавления с высоким разрешением.

Цель исследования – молекулярное маркирование сортов земляники садовой по локусам устойчивости к *Colletotrichum acutatum* (*FaRca1*, *Rca2*) и *C. gloeosporioides* (*FaRCg1*).

Материалы и методы

Биологическими объектами исследований служили сорта земляники садовой, полученные в различных научно-исследовательских и селекционных организациях. Среди них 28 российских образцов (Альфа, Берегиня, Боровицкая, Былинная, Витязь, Гирлянда, Елизавета 2, Зенит, Кокинская заря, Крымчанка 87, Кубата, Ласточка, Незнакомка, Памяти Зубова, Привлекательная, Рубиновый каскад, Славутич, Соловушка, Студенческая, Торпеда, Троицкая, Урожайная ЦГЛ, Фейерверк, Флора, Царица, Царскосельская, Юниол, Яркая); 23 европейских образца (Amy, Antea, Aprica, Arosa, Asia, Brilla, Clerly, Cory, Flamen-co, Florence, Kimberly, Malwina, Murano, Ostara, Quicky, Rubino CIV, Rumba, Salsa, Sonata, Verona, Vicoda, Vima Tarda, Vima Zanta) и 3 американских образца (Cabrillo, Portola, Selva). В качестве эталонных образцов для контролем наличия целевых аллелей резистентности использованы сорта Korona (*FaRca1*) (Лыжин, Лукьянчук, 2024а; Zurn et al., 2022), Сударушка (*Rca2*) (Лыжин и др., 2019) и Symphony (*FaRCg1*) (Zurn et al., 2022).

Экстракцию геномной ДНК проводили из молодых листьев с использованием модифицированного СТАВ метода (Lukuyanchuk et al., 2018). Концентрацию и качество экстрагированной ДНК определяли спектрофотометрическим методом с использованием малообъемного спектрофотометра Ez Drop 1000 (Blue-Ray Biotech, Тайвань).

Для идентификации локусов устойчивости земляники к антракнозу использовали аллель-специфичные маркеры STS-Rca2_240, ID3F/ID1R и RLK-1A (табл. 1).

Ампликоны диагностического ДНК-маркера STS-Rca2_240 детектировали методом классической ПЦР. Полимеразную цепную реакцию проводили в термоциклере T100 (Bio-Rad, США) по программе, описанной ранее (Лыжин и др., 2019). Разделение продуктов амплификации проводили методом электрофореза в агарозном геле. Для определения размера ампликонов использовали маркер молекулярного веса Step 100 (Биолабмикс, Россия). Целевые фрагменты маркеров ID3F/ID1R и RLK-1A выявляли методом анализа кривых плавления с высоким разрешением (HRM-PCR). Анализ проводили с использованием амплификатора C1000 с системой детекции в реальном времени CFX96 Real-Time System (Bio-Rad, США). Условия амплификации для маркера ID3F/ID1R подобраны ранее (Лыжин, Лукьянчук, 2024а). ПЦР с праймерами RLK-1A проводили по следующей программе: начальная денатурация: 95 °C – 5 мин; далее 50 циклов: 95 °C – 20 с, 65 °C – 20 с, 72 °C – 20 с; далее 95 °C – 1 мин; 40 °C – 1 мин. Анализ кривых плавления: при температуре от 65 °C до 95 °C (шаг 0.5 °C). В качестве красителя для HRM-PCR использовался Eva488 (Lumiprobe, Россия). Графический анализ кривых плавления продуктов амплификации выполняли в программе CFX Manager TM (Bio-Rad, США).

Таблица 1. Характеристика ДНК-маркеров, используемых для анализа

Признак	Локус	ДНК-маркер	Последовательность праймеров 5'-3'	Источник
Устойчивость к <i>C. acutatum</i>	<i>Rca2</i>	STS-Rca2_240	For gccacgtcactagtcaaattcaa Rev tcattggacagtgggtctcagc	Lerceteau-Kohler et al., 2005
	<i>FaRca1</i>	ID3F/ID1R	For tgttctgcgagccctct Rev gtctgggttctctaaaaggagagT	Salinas et al., 2020
Устойчивость к <i>C. gloeosporioides</i>	<i>FaRCg1</i>	RLK-1A	For tgctctttctcgtcgtcatatt Rev ccaccaagaagaatctcgttca	Chandra et al., 2021

Table 1. Characteristics of DNA markers used for analysis

Trait	Locus	DNA marker	Primer sequence 5'-3'	References
Resistance to <i>C. acutatum</i>	<i>Rca2</i>	STS-Rca2_240	For gccacgtcactagtcaaattcaa Rev tcattggacagtgggtctcagc	Lerceteau-Kohler et al., 2005
	<i>FaRca1</i>	ID3F/ID1R	For tgttctgcgagccctct Rev gtctgggttctctaaaaggagagT	Salinas et al., 2020
Resistance to <i>C. gloeosporioides</i>	<i>FaRCg1</i>	RLK-1A	For tgctctttctcgtcgtcatatt Rev ccaccaagaagaatctcgttca	Chandra et al., 2021

Результаты

В результате проведённых исследований получены типичные для целевых аллелей генов, без неспецифических и фоновых продуктов амплификации, электрофоретические спектры (маркер STS-Rca2_240) и кривые плавления (маркеры ID3F/ID1R и RLK-1A), представленные на рис. 1.

Аллели резистентности к *C. acutatum* 1-й группы патогенности (*FaRca1*) и 2-й группы патогенности (*Rca2*) выявлены у 40.3% и 12.3% проанализированных сортов, локус *FaRCg1* устойчивости к *C. gloeosporioides* – у 40.3% образцов (табл. 2).

Частоты встречаемости анализируемых локусов резистентности к антракнозу выборках сортов отечественной и зарубежной селекции составили: 37.9% и 42.9% – *FaRca1*, 6.9% и 17.9% – *Rca2*, 58.6% и 21.4% – *FaRCg1*. При этом если для локусов *FaRca1* и *Rca2* различия между выборками статистически недостоверны ($t_{\text{факт}} = 0.364$ и $1.237 \leq t_{\text{ст}} = 1.96$ при $p \leq 0.05$), то локус *FaRCg1* преобладал у отечественных сортов земляники ($t_{\text{факт}} = 3.144 \geq t_{\text{ст}} = 1.96$ при $p \leq 0.05$).

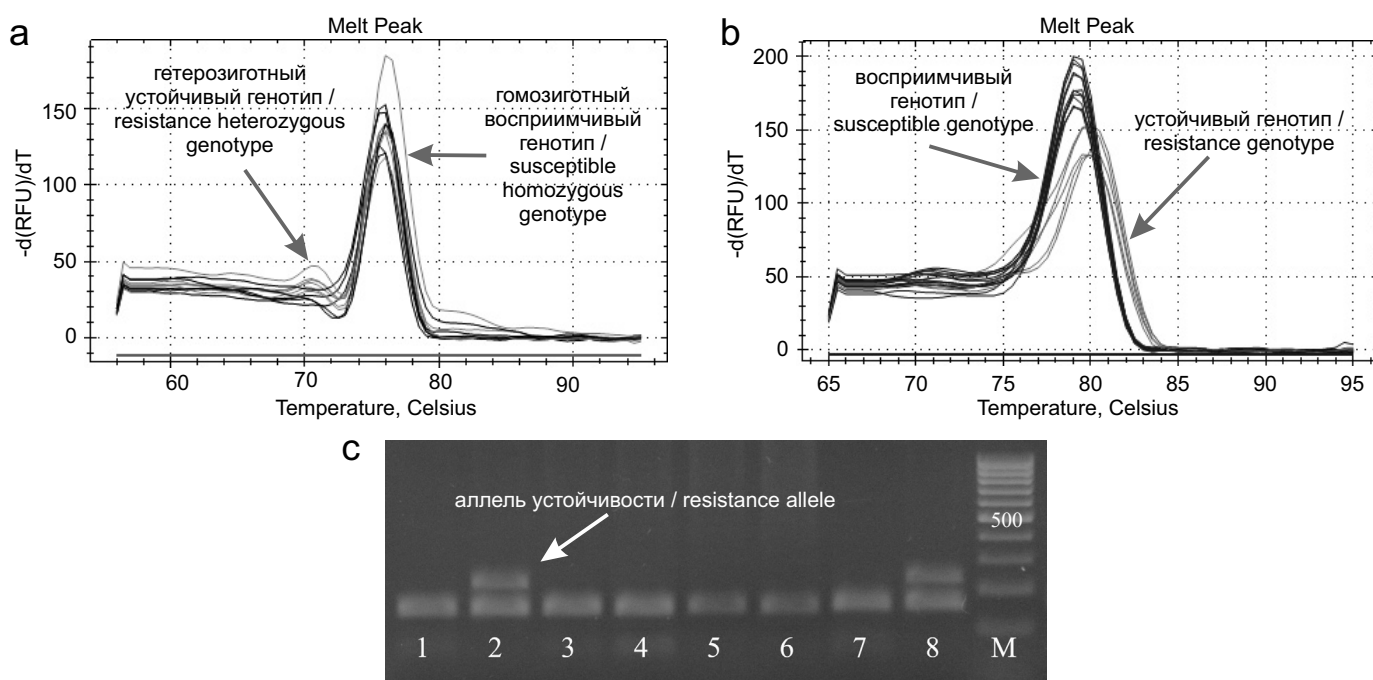


Рисунок 1. а – кривые плавления HRM-маркера ID3F/ID1R (локус *FaRca1*);
 б – кривые плавления HRM-маркера RLK-1A (локус *FaRCg1*);
 с – электрофоретический профиль маркера STS-Rca2_240 (локус *Rca2*)

Figure 1. а – melt curves of the HRM marker ID3F/ID1R (*FaRca1* locus);
 б – melt curves of the HRM marker RLK-1A (*FaRCg1* locus);
 с – electrophoretic profile of the marker STS-Rca2_240 (*Rca2* locus)

Таблица 2. Сорта земляники с идентифицированными аллелями устойчивости к антракнозу

<i>FaRca1</i>	<i>Rca2</i>	<i>FaRCg1</i>
Боровицкая, Гирлянда, Елизавета 2, Зенит, Кокинская заря, Незнакомка, Рубиновый каскад, Троицкая, Урожайная ЦГЛ, Флора, Яркая, Aprica, Arosa, Asia, Clery, Kimberly, Korona (контроль), Murano, Ostara, Rumba, Salsa, Verona, Vicoda	Боровицкая, Сударушка (контроль), Aprica, Florence, Malwina, Portola, Selva	Альфа, Берегиня, Боровицкая, Витязь, Зенит, Кубата, Незнакомка, Памяти Зубова, Привлекательная, Славутич, Соловушка, Студенческая, Сударушка, Урожайная ЦГЛ, Флора, Царица, Царскосельская, Аму, Korona, Salsa, Symphony (контроль), Vicoda, Vima Zanta

Table 2. Strawberry varieties with identified anthracnose resistance alleles

<i>FaRca1</i>	<i>Rca2</i>	<i>FaRCg1</i>
Borovitskaya, Girlyanda, Yelizaveta 2, Zenit, Kokinskaya zarya, Neznakomka, Rubinovyy kaskad, Troitskaya, Urozhaynaya TSGL, Flora, Yarkaya, Aprica, Arosa, Asia, Clery, Kimberly, Korona (control), Murano, Ostara, Rumba, Salsa, Verona, Vicoda	Borovitskaya, Sudarushka (control), Aprica, Florence, Malwina, Portola, Selva	Alfa, Bereginia, Borovitskaya, Vityaz, Zenit, Kubata, Neznakomka, Pamyati Zubova, Privlekatelnaya, Slavutich, Solovushka, Studencheskaya, Sudarushka, Urozhaynaya TSGL, Flora, Tsaritsa, Tsarskoselskaya, Amy, Korona, Salsa, Symphony (control), Vicoda, Vima Zanta

Обсуждение

Маркирование локусов резистентности к патогенам и направленное создание на этой основе устойчивых к вредным организмам форм растений (маркер-опосредованная селекция) – важное направление совершенствования сортифта сельскохозяйственных культур. Устойчивость земляники к возбудителям различных заболеваний в большинстве случаев контролируется полигенно, однако к настоящему времени выявлены и маркированы некоторые гены и локусы количественных признаков, позволяющие использовать их в селекционной работе.

Маркер ID3F/ID1R разработан относительно недавно, поэтому широкого распространения в селекционной практике пока не получил. Исследования в основном описывают маркирование локуса *FaRcal* в геноплазме зарубежных сортов земляники (Zurn et al., 2022, Jang et al., 2024). Первое генотипирование сортов земляники отечественной селекции по локусу *FaRcal* проведено нами в 2024 году. Были оптимизированы состав ПЦР-смеси и условия амплификации (Лыжин, Лукьянчук, 2024а). Настоящее исследование продолжает начатую работу. В частности подтверждено наличие аллеля *FaRcal* у сортов отечественной селекции Боровицкая, Зенит, Кокинская заря, Незнакомка, Троицкая, Урожайная ЦГЛ, Флора, Яркая. Также идентифицированы новые источники локуса *FaRcal* – сорта Гирлянда, Елизавета 2 и Рубиновый каскад. Все выявленные носители аллеля *FaRcal* имеют гетерозиготный генотип.

Маркер STS-Rca2_240 (ген *Rca2*) валидирован на генотипах земляники различного эколого-географического происхождения и широко активно применяется для изучения генетических коллекций и скрининга селекционного материала (Lyzhin, Lukyanchuk, 2021a, Sturzeanu et al., 2021, Тарасова и др., 2024, Keldibekova et al., 2024, Лыжин, Лукьянчук, 2025). В представленной выборке наличие маркерного фрагмента аллеля резистентности *Rca2* у сортов Боровицкая, Aprica, Florence, Malwina, Portola, Selva подтверждается литературными данными молекулярного скрининга (Келдибекова, Зубкова, 2023, Лыжин, Лукьянчук, 2025, Худякова, Маркова, 2025), а также анализом гибридного потомства (Лыжин, Лукьянчук, 2023, 2024b). Кроме того, необходимо отметить, что при отсутствии статистически достоверных различий, ген *Rca2* относительно более широко распространён в геноплазме сортов зарубежной селекции и ряд отечественных сортов с аллелем *Rca2*, в частности сорт Сударушка, получен с использованием зарубежных родительских форм. Хотя маркер STS-Rca2_240 не позволяет идентифицировать аллельное состояние гена *Rca2*, проведённые ранее исследования (Лыжин и др., 2019, Lyzhin, Lukyanchuk, 2021b, Лыжин, Лукьянчук, 2024b), показали, что сорта Боровицкая, Сударушка, Aprica, Florence и Malwina характеризуются гетерозиготным сочетанием аллелей.

Маркер RLK-1A (локус *FaRCgl*) широкого распространения в селекционно-генетических исследованиях также пока не получил. В литературе представлены результаты молекулярного скрининга сортов и форм земляники американской национальной коллекции зародышевой плазмы (NCGR) (Zurn et al., 2022), а также данные многолетней работы в области маркер-опосредованной селекции в

Университете Флориды (США) (Jang et al., 2024). В данных исследованиях изучались зарубежные сорта земляники, и частоты встречаемости локуса *FaRCgl* составили 14.5% и 27.8% соответственно, что сопоставимо с полученными нами результатами (21.4%). Отечественные сорта земляники по локусу *FaRCgl* до настоящего времени не генотипировались, поэтому объяснить преобладание локуса *FaRCgl* у отечественных сортов можно как генетическими отличиями, так и субъективными особенностями анализируемой выборки. Вместе с тем необходимо отметить, что у ряда отечественных сортов с идентифицированным аллелем *FaRCgl* полученных с привлечением геноплазмы зарубежных сортов (Берегиня (Соловушка × Induka), Боровицкая (Надежда × Red Gauntlet), Кубата (Кубенская × Holiday), Царскосельская (Павловчанка × Holiday)), зарубежные родительские формы – сорта Induka, Red Gauntlet, Holiday согласно данным молекулярного скрининга (Zurn et al., 2022) по локусу *FaRCgl* имеют восприимчивый генотип и не могут быть источником аллеля резистентности. Отдельно следует упомянуть сорта Зенит, Урожайная ЦГЛ, Флора и Царица, полученные в комбинациях скрещивания зарубежных сортов Senga Sengana × Redcoat (Зенит, Урожайная ЦГЛ, Флора) и Venta × Red Gauntlet (Царица) у которых также не выявлен аллель *FaRCgl* (Zurn et al., 2022). Полученные результаты подразумевают существование генетически различающихся форм одних и тех же сортов в разных генетических коллекциях. Подобные различия отмечены также другими исследователями (Njuguna, 2010, Zurn et al., 2022). Выявленные носители аллеля *FaRCgl* могут иметь гомозиготный или гетерозиготный генотип, для уточнения в дальнейшем планируется проведение анализирующих скрещиваний.

Так как антракноз земляники, вызывают несколько фитопатогенов рода *Colletotrichum*, то для достижения стабильной долговременной устойчивости желательно объединение в одном генотипе различных генетических детерминант. Локусы *FaRcal* и *FaRCgl* расположены на LG 6B (55-56 cM и 69-72 cM соответственно) (Anciro et al., 2018, Salinas et al., 2019), *Rca2* – на LG 7B (Lerceteau-Kohler et al., 2005), поэтому возможно их объединение в одном генотипе методами классической и маркер-опосредованной селекции. Хотя бы один из изучаемых локусов резистентности присутствует у 73.7% анализируемых сортов. Два локуса из трёх в трёх вариантах комбинации аллелей резистентности (*FaRcal*+*FaRCgl*, *FaRcal*+*Rca2*, *FaRCgl*+*Rca2*) выявлены у 15.8% образцов, причём в большинстве случаев (77.8%) – это комбинация локусов *FaRcal* и *FaRCgl*. Среди образцов отечественной селекции данная аллельная комбинация идентифицирована у сортов Зенит, Незнакомка, Урожайная ЦГЛ, Флора; среди зарубежных образцов – у сортов Korona, Salsa, Vicoda. Комбинациями *FaRcal*+*Rca2* и *FaRCgl*+*Rca2* характеризуются сорта Aprica и Сударушка соответственно. Три аллеля резистентности выявлены у сорта Боровицкая (1.7% от общего количества образцов). Указанные сорта земляники являются перспективными комплексными генетическими источниками аллелей резистентности к антракнозу вызываемому *C. acutatum* и *C. gloeosporioides*.

Благодарности

Исследование проведено в рамках Государственного задания «ФНЦ имени И.В. Мичурина» по проекту FGSU-2025-0021 «Разработка технологии генотипирования и молекулярной идентификации локусов, детерминирующих важнейшие агробиологические признаки. Создание системы паспортизации плодовых и ягодных культур».

Библиографический список (References)

- Келдибекова МА, Зубкова МИ (2023) Анализ сортов земляники садовой (*Fragaria ananassa* Duch.) по генам *Rca2* и *Rpfl* с применением ДНК-маркеров. *Таврический вестник аграрной науки* 3(35):103–109. <http://doi.org/10.5281/zenodo.10135427>
- Лыжин АС, Лукьянчук ИВ, Жбанова ЕВ (2019) Полиморфизм сортов земляники (*Fragaria × ananassa*) по гену устойчивости к антракнозу *Rca2*. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции* 180(1):73–77. <http://doi.org/10.30901/2227-8834-2019-1-73-77>
- Лыжин АС, Лукьянчук ИВ (2023) Наследование устойчивости к антракнозу, детерминируемой доминантным геном *Rca2*, в гибридном потомстве земляники садовой. *Таврический вестник аграрной науки* 3(35):137–144. <http://doi.org/10.5281/zenodo.10141405>
- Лыжин АС, Лукьянчук ИВ (2024а) Анализ полиморфизма локуса *FaRca1* для выявления устойчивых к *Colletotrichum acutatum* генотипов земляники. *Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции* 185(4):150–158. <http://doi.org/10.30901/2227-8834-2024-4-150-158>
- Лыжин АС, Лукьянчук ИВ (2024б) Маркер-опосредованный анализ гибридных семян земляники по устойчивости к антракнозу (ген *Rca2*). *Бюллетень Государственного Никитского ботанического сада* 150:58–62. <http://doi.org/10.25684/0513-1634-2024-150-58-62>
- Лыжин АС, Лукьянчук ИВ (2025) Молекулярный скрининг аллеля устойчивости к антракнозу *Rca2* у сортов и селекционных форм земляники. *Весті Національної академії наук України. Серія аграрних наук* 63(1):35–44. <http://doi.org/10.29235/1817-7204-2025-63-1-35-44>
- Тарасова ЕВ, Капитова ИА, Андропова НВ (2024) Идентификация аллельного состояния гена *Rca2* устойчивости к антракнозу и определение генетического сходства у генотипов земляники садовой. *Садоводство и виноградарство* 1:5–11. <http://doi.org/10.31676/0235-2591-2024-1-5-11>
- Худякова АВ, Маркова МГ (2025) Скрининг коллекции земляники садовой на наличие локусов резистентности *Rca2* и *08 To-f*. *Аграрная наука Евро-Северо-Востока* 26(3):546–554. <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2025.26.3.546-554>
- Aljawasim BD, Samtani JB, Rahman M (2023) New insights in the detection and management of anthracnose diseases in strawberries. *Plants* 12(21):3704. <https://doi.org/10.3390/plants12213704>
- Anciro A, Mangandi J, Verma S, Peres N et al (2018) *FaRCg1*: a quantitative trait locus conferring resistance to *Colletotrichum* crown rot caused by *Colletotrichum gloeosporioides* in octoploid strawberry. *Theor Appl Gen* 131(10):2167–2177. <https://doi.org/10.1007/s00122-018-3145-z>
- Chen XY, Dai DJ, Zhao SF, Shen Y et al (2020) Genetic diversity of *Colletotrichum* spp. causing strawberry anthracnose in Zhejiang, China. *Plant Dis* 104(5):1351–1357. <https://doi.org/10.1094/PDIS-09-19-2026-RE>
- Chandra S, Oh Y, Han H, Salinas N et al (2021) Comparative transcriptome analysis to identify candidate genes for *FaRCg1* conferring resistance against *Colletotrichum gloeosporioides* in cultivated strawberry (*Fragaria × ananassa*). *Front Gen* 12:730444. <https://doi.org/10.3389/fgene.2021.730444>
- Damm U, Cannon PF, Woudenberg JHC, Crous PW (2012) The *Colletotrichum acutatum* species complex. *Stud Myc* 73:37–113. <https://doi.org/10.3114/sim0010>
- Denoyes-Rothan B, Guerin G, Lerceteau-Kohler E, Risser G (2005) Inheritance of a race-specific resistance to *Colletotrichum acutatum* in *Fragaria ananassa*. *Phytopathology* 95:405–412. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-95-0405>
- Forcelini BB, Seijo TE, Amiri A, Peres NA (2016) Resistance in strawberry isolates of *Colletotrichum acutatum* from Florida to quinone-outside inhibitor fungicides. *Plant Dis* 100(10):2050–2056. <https://doi.org/10.1094/PDIS-01-16-0118-RE>
- Han GX, Li Q, Sun FZ, Li HY (2009) Identification of pathogen caused strawberry anthracnose and their resistance to carbendazim and diethofencarb. *Zhejiang Agric Sci* 6:1169–1172
- Jang YJ, Oh Y, Verma S, Porter ME et al (2024) Updates on strawberry DNA testing and marker-assisted breeding at the University of Florida. *Internat J Fruit Sci* 24(1):219–228. <https://doi.org/10.1080/15538362.2024.2365683>
- Ji Y, Li X, Gao QH, Geng C et al (2022) *Colletotrichum* species pathogenic to strawberry: discovery history, global diversity, prevalence in China, and the host range of top two species. *Phytopathol Res* 4(1):42. <https://doi.org/10.1186/s42483-022-00147-9>
- Jian Y, Li Y, Tang G, Zheng X et al (2021) Identification of *Colletotrichum* species associated with anthracnose disease of strawberry in Sichuan Province, China. *Plant Dis* 105(10):3025–3036. <https://doi.org/10.1094/PDIS-10-20-2114-RE>
- Keldibekova M, Bezlepkin E, Zubkova M, Dolzhikova M (2024) DNA-screening of strawberry cultivars and hybrids (*Fragaria ananassa* Duch.) for resistance to fungal diseases. *Pak J Bot* 56(2):29. [https://doi.org/10.30848/PJB2024-2\(29\)](https://doi.org/10.30848/PJB2024-2(29))
- Lerceteau-Kohler E, Guerin G, Denoyes-Rothan B (2005) Identification of SCAR markers linked to *Rca2* anthracnose resistance gene and their assessment in strawberry germplasm. *Theor Appl Gen* 111:862–870. <https://doi.org/10.1007/s00122-005-0008-1>

- Lukyyanchuk IV, Lyzhin AS, Kozlova II (2018) Analysis of strawberry genetic collection (*Fragaria* L.) for *Rca2* and *Rpfl* genes with molecular markers. *Vavilov Journal of Genetics and Breeding* 22(7):795–799. <https://doi.org/10.18699/VJ18.423>
- Lyzhin A, Lukyyanchuk I (2021a) Assessment of strawberry varieties by anthracnose resistance gene. *BIO Web Conf* 34:02007. <https://doi.org/10.1051/bioconf/20213402007>
- Lyzhin A, Lukyyanchuk I (2021b) Marker-assisted screening of promising forms in the strawberry breeding. *E3S Web Conf* 254:03002. <https://doi.org/10.1051/e3sconf/202125403002>
- MacKenzie SJ, Legard DE, Timmer LW, Chandler CK et al (2006) Resistance of strawberry cultivars to crown rot caused by *Colletotrichum gloeosporioides* isolates from Florida is nonspecific. *Plant Dis* 90(8):1091–1097. <https://doi.org/10.1094/PD-90-1091>
- Morkeliūnė A, Rasiukevičiūtė N, Frercks B, Bendokas V et al (2025) Evaluation of strawberry *Colletotrichum* spp. genetic diversity in Lithuania. *Agronomy* 15(3):720. <https://doi.org/10.3390/agronomy15030720>
- Santos García de Paredes B, Muñoz FR (2002) Effect of different fungicides in the control of *Colletotrichum acutatum*, causal agent of anthracnose crown rot in strawberry plants. *Crop Prot* 21(1):11–15. [https://doi.org/10.1016/S0261-2194\(01\)00054-0](https://doi.org/10.1016/S0261-2194(01)00054-0)
- Nam MH, Yoo JH, Yun T, Kim H et al (2023). Anthracnose of strawberry: etiological and ecological characteristics, and management. *Res Plant Dis* 29(3):205–219. <https://doi.org/10.5423/RPD.2023.29.3.205>
- Njuguna W (2010) Development and use of molecular tools in *Fragaria*. PhD Thesis. Oregon State University. 370 p.
- Rose C, Damm U (2024) Diversity of *Colletotrichum* species on strawberry (*Fragaria* × *ananassa*) in Germany. *Phytopathol Mediterr* 63:3–26. <https://doi.org/10.36253/phy-to-15094>
- Salinas N, Verma S, Peres N, Whitaker VM (2019) *FaRCal*: a major subgenome-specific locus conferring resistance to *Colletotrichum acutatum* in strawberry. *Theor Appl Gen* 132:1109–1120. <https://doi.org/10.1007/s00122-018-3263-7>
- Salinas N, Fan Z, Peres N, Lee S et al (2020) *FaRCal* confers moderate resistance to the root necrosis form of strawberry anthracnose caused by *Colletotrichum acutatum*. *HortScience* 55(5):693–698. <https://doi.org/10.21273/HORTSCI14807-20>
- Smith BJ (2008) Epidemiology and pathology of strawberry anthracnose: a North American perspective. *HortScience* 43(1):69–73.
- Smith BJ (2013). Strawberry anthracnose: progress toward control through science. *Internat J Fruit Sci* 13(1–2):91–102. <https://doi.org/10.1080/15538362.2012.697025>
- Sturzeanu M, Ciuca M, Cristina D, Turcu AG (2021) Use of RAPD and SCAR markers for identification of strawberry genotypes with red stele resistance genes *Rpfl* and fruit rot resistance genes *Rca2* in the hybrid progenies. *Acta Hort* 1309:93–100. <https://doi.org/10.17660/ActaHortic.2021.1309.15>
- Zhang L, Song L, Xu X, Zou X et al (2020) Characterization and fungicide sensitivity of *Colletotrichum* species causing strawberry anthracnose in Eastern China. *Plant Dis* 104(7):1960–1968. <https://doi.org/10.1094/PDIS-10-19-2241-RE>
- Zurn JD, Hummer KE, Bassil NV (2022) Exploring the diversity and genetic structure of the US National Cultivated Strawberry Collection. *Hortic Res* 9:uhac125 <https://doi.org/10.1093/hr/uhac125>

Translation of Russian References

- Keldibekova MA, Zubkova MI (2023) [Analysis of *Fragaria ananassa* Duch. cultivars by *Rca2* and *Rpfl* genes using DNA markers]. *Tavricheskiy vestnik agrarnoy nauki* 3(35):103–109. <http://doi.org/10.5281/zenodo.10135427> (In Russian)
- Lyzhin AS, Lukyyanchuk IV, Zhbanova EV EB (2019) [Polymorphism of the *Rca2* anthracnose resistance gene in strawberry cultivars (*Fragaria* × *ananassa*)]. *Proceedings on Applied Botany Genetics and Breeding* 180(1):73–77. <http://doi.org/10.30901/2227-8834-2019-1-73-77> (In Russian)
- Lyzhin AS, Lukyyanchuk IV (2023) [Inheritance of anthracnose resistance determined by the dominant *Rca2* gene in strawberry hybrid progeny]. *Tavricheskiy vestnik agrarnoy nauki* 3(35):137–144. <http://doi.org/10.5281/zenodo.10141405> (In Russian)
- Lyzhin AS, Lukyyanchuk IV (2024a) [Analysis of polymorphism at the *FaRcal* locus to identify strawberry genotypes resistant to *Colletotrichum acutatum*]. *Proceedings on Applied Botany Genetics and Breeding* 185(4):150–158. <http://doi.org/10.30901/2227-8834-2024-4-150-158> (In Russian)
- Lyzhin AS, Lukyyanchuk IV (2024b) [Marker-assisted analysis of strawberry hybrid seedlings according to anthracnose resistance (*Rca2* gene)]. *Byulleten Gosudarstvennogo Nikitskogo botanicheskogo sada* 150:58–62. <http://doi.org/10.25684/0513-1634-2024-150-58-62> (In Russian)
- Lyzhin AS, Lukyyanchuk IV (2025) [Molecular screening of anthracnose resistance allele *Rca2* in strawberry varieties and selected forms]. *Proceedings of the National academy of sciences of Belarus. Agrarian series* 63(1):35–44. <http://doi.org/10.29235/1817-7204-2025-63-1-35-44> (In Russian)
- Tarasova EV, Kapitova IA, Andronova NV (2024) [Identification of the allelic state of the *Rca2* gene for resistance to anthracnose and determination of genetic relatedness in garden strawberry genotypes]. *Sadovodstvo i vinogradarstvo* 1:5–11. <http://doi.org/10.31676/0235-2591-2024-1-5-11> (In Russian)
- Khudyakova AV, Markova MG (2025) [Screening of the strawberry collection for the presence of resistance loci *Rca2* and *08 To-f*]. *Agrarnaya nauka Yevro-Severo-Vostoka* 26(3):546–554. <https://doi.org/10.30766/2072-9081.2025.26.3.546-554> (In Russian)

GENOTYPING OF STRAWBERRY VARIETIES FOR LOCI OF RESISTANCE
TO ANTHRACNOSE (*COLLETOTRICHUM* SPP.)

A.S. Lyzhin*, I.V. Lukyyanchuk

“I.V. Michurin Federal Scientific Center”, Michurinsk, Russia

*corresponding author; e-mail: Ranenburzhetc@yandex.ru

Molecular marking of 54 strawberry varieties (*Fragaria* × *ananassa*) for resistance loci to *Colletotrichum acutatum* (*FaRca1*, *Rca2*) and *C. gloeosporioides* (*FaRCg1*) was carried out. At least one of the studied resistance loci is present in 73.7% of the analyzed strawberry varieties. Resistance alleles to *C. acutatum* of the pathogenicity group 1 (*FaRca1*) and the pathogenicity group 2 (*Rca2*) were detected in 40.3% and 12.3% of the analyzed varieties. All identified varieties – carriers of the *FaRca1* and *Rca2* alleles have a heterozygous genotype. The *FaRCg1* resistance locus to *C. gloeosporioides* is present in 40.3% of samples. A statistically significant predominance of the *FaRCg1* locus was noted in Russian strawberry varieties. The identified varieties – carriers of the *FaRCg1* allele can have a homozygous or heterozygous genotype. Two loci out of three in three variants of the combination of resistance alleles (*FaRca1*+*FaRCg1*, *FaRca1*+*Rca2*, *FaRCg1*+*Rca2*) were detected in 15.8% of samples, and in most cases (77.8%) this is a combination of the *FaRca1* and *FaRCg1* loci. Among Russian strawberry samples, this allelic combination has been identified in the varieties Zenit, Neznakomka, Urozhaynaya TSGL, and Flora; among foreign samples – in the varieties Korona, Salsa, and Vicoda. The combinations *FaRca1*+*Rca2* and *FaRCg1*+*Rca2* characterize the varieties Aprica and Sudarushka, respectively. Three resistance alleles were identified in the strawberry variety Borovitskaya (1.7% of the total number of samples). The indicated strawberry varieties are promising complex genetic sources of alleles of resistance to anthracnose caused by *C. acutatum* and *C. gloeosporioides*.

Keywords: *Fragaria* × *ananassa*, variety, resistance, *Colletotrichum acutatum*, *Colletotrichum gloeosporioides*, molecular markers, marker-assisted selection

Submitted: 12.11.2025

Accepted: 30.03.2026

EVALUATION OF A HYPERSPECTRAL IMAGING DATA PROCESSING PIPELINE FOR EARLY RUST DISEASE DIAGNOSIS IN GRAIN CROPS APPLIED TO WHEAT, RYE, AND BARLEY PHENOTYPING

D.V. Kuznetsova¹, O.A. Baranova², D.A. Emelyanov², D.Yu. Eremenko¹,
A.A. Fedotov^{1,2}, A.B. Terentev^{2*}

¹Peter the Great Polytechnic University, St. Petersburg, Russia

²All-Russian Institute of Plant Protection, St. Petersburg, Russia

*corresponding author, e-mail: admin@vizr.spb.ru

Hyperspectral sensing data processing pipeline, originally developed for the early diagnosis of rust diseases in grain crops, was assessed for its applicability for the task of phenotyping of healthy plants of wheat *Triticum aestivum*, barley *Hordeum vulgare*, and rye *Secale cereale*. Hyperspectral images of healthy plants, obtained under laboratory conditions using a Cubert Ultris 20 camera (450–874 nm range, 106 channels), were utilized. The effectiveness of various preprocessing schemes was compared: full (including normalization, smoothing, calculation of derivatives, and identification of extreme features), reduced, and minimal. Machine learning models were exploited for classification: logistic regression, support vector machine, and gradient boosting, trained on averaged spectra. It is shown that the use of a full pipeline optimized for phytopathological diagnostics leads to reduced classification accuracy in phenotyping tasks. The best results ($F1 = 0.97 \pm 0.025$) were achieved using the original averaged spectral curves without additional transformations. It is concluded that for healthy wheat, barley, and rye phenotyping, absolute reflectance levels are informative, whereas for disease diagnostics, changes in the shape of the spectral curve are more important. The obtained results clarify the applicability limits of pipelines developed for phytosanitary purposes and can inform the development of remote monitoring and phenotyping systems for cereal crops.

Keywords: rye, barley, wheat, hyperspectral imaging, data processing pipeline, phenotyping, plant disease diagnostics

Submitted: 20.10.2025

Accepted: 01.03.2026

Introduction

Wheat *Triticum aestivum* L., barley *Hordeum vulgare* L., and rye *Secale cereale* L. are the key cereal crops in Russian agriculture. Collectively, they occupy the largest sown area within the national cropping structure and form the basis of the country's food security (Guzenko et al., 2024; Sysuev et al., 2025; Zimnyakov et al., 2020). Given the scale of cultivation of these crops and their high sensitivity to biotic and abiotic stresses, the development of technologies that ensure prompt monitoring of their condition is of particular importance (Lysov and Pavlyushin, 2022; Yakushev et al., 2022).

Plant phenotyping is the quantitative description of morphological, physiological, and biochemical properties reflecting plant responses to genetic factors and environmental conditions (Mishra et al., 2016; Pieruschka and Schurr, 2019). Phenotyping using high-throughput automated systems with various sensors plays an important role in plant protection. It enables the identification of pathogen resistance in varieties based on specific spectral traits. This supports breeding programs and facilitates the detection of early-stage diseases, allowing timely application of protective measures (Gavrilenko et al., 2021; Danilov et al., 2024).

Traditional visual and laboratory methods, although remaining the basis of phytopathological analysis, are characterized by high labor intensity and limited applicability to large areas (Mahlein, 2016). Therefore, modern plant production requires the implementation of new, automated

methods for crop diagnostics and monitoring, enabling rapid assessment of plant physiological status and prediction of stress development (Farber et al., 2019; Zhang et al., 2019). In this regard, there is growing interest in remote and optical methods for assessing plant condition, ensuring objective and reproducible measurements with minimal time requirements (Bock et al., 2022; Terentev and Dolzhenko, 2023). In recent years, the development of phenotyping has significantly accelerated thanks to non-invasive optical technologies such as RGB imaging, multi- and hyperspectral imaging, thermography, and chlorophyll fluorescence measurements. These methods provide objective and reproducible data, complementing traditional imaging and molecular approaches (Li et al., 2014; Mahlein, 2016).

One of the most promising areas is the use of hyperspectral imaging methods (Terentev et al., 2022; Wan et al., 2022). These methods allow the identification of even small spectral differences in the objects under study, caused by both stress and other factors. They are particularly well suited for solving plant phenotyping tasks, including those within the same taxonomic group (Mishra et al., 2020; Sarić et al., 2022).

Hyperspectral imaging (HSI) records the reflectance of the plant canopy over tens or hundreds of narrow spectral ranges, enabling the detection of subtle differences in plant physiological states that are otherwise invisible to the naked eye (Cheshkova et al., 2022; Khan et al., 2022). The potential

of this method has been confirmed by numerous studies demonstrating the possibility of early detection of biotic and abiotic stresses in various agricultural crops (Lowe et al., 2017; Terentev et al., 2022). However, when applied to phenotyping tasks, the data often have high dimensionality. This can lead to feature redundancy, complicate analysis, and increase the risk of model overfitting (Sarić et al., 2022). Nevertheless, HSI has been effectively applied in laboratory, greenhouse, and field conditions to create spectral portraits of plants and perform their further classification (Mishra et al., 2020; Sarić et al., 2022).

Globally, the greatest attention has been paid to research on cereal crops, primarily wheat, for which a variety of approaches to spectral diagnostics of diseases and stress conditions have been developed and tested (Terentev et al., 2022). In Russian research, this area has been actively developing in recent years and is considered a promising monitoring tool (Yakushev et al., 2022; Zolotukhina et al., 2023; Terentev et al., 2023; Zolotukhina et al., 2024). However, the applicability of hyperspectral data processing algorithms developed for phytopathological diagnostics specifically in Russian conditions to a wide range of crops and phenotyping tasks remains insufficiently studied—constituting a methodological gap addressed in this study.

The authors previously developed an algorithmic scheme for preprocessing and analyzing hyperspectral data aimed at solving the problem of early diagnosis of rust diseases of grain crops, in particular stem rust of wheat and barley (caused by *Puccinia graminis* f. sp. *tritici*) and leaf rust of wheat (caused by *Puccinia triticina*) (Terentev et al., 2023; Terentev et al., 2025; Fedotov et al., 2025). The developed data processing pipeline was optimized for the early detection of physiological

abnormalities associated with pathological tissue changes. When switching to tasks unrelated to the detection of disease symptoms, such as species phenotyping of healthy plants, the accuracy of the algorithm's prediction could decrease. In such tasks, spectral differences between crops are significantly less pronounced than between healthy and diseased plants, and the use of a full range of pre-treatments can lead to the loss of informative features associated with absolute reflectance levels.

This study aims to evaluate the portability and generality of a previously developed toolkit. Specifically, we aim to test the applicability of a data processing pipeline, including pixel-, curve-, and channel-level preprocessing strategies, as well as first derivatives and categorical derivatives, developed for disease diagnostics (Fedotov et al., 2025; Terentev et al., 2025), to the problem of classifying healthy plants of three crops—wheat, barley, and rye—based on hyperspectral data.

To achieve this goal, the following objectives were set:

1. To evaluate classification performance using the full preprocessing pipeline and its abbreviated versions, as well as minimal processing of the original hyperspectral data.
2. To compare the information content of different feature types—original spectral curves, first derivatives, categorical derivatives, and extreme features extracted from them.
3. To determine which processing stages have a positive or negative impact on the classification accuracy of healthy plants and to formulate recommendations for their application.

Thus, this work aims to evaluate the applicability of a hyperspectral data preprocessing pipeline, originally developed for automated diagnosis of rust diseases, to the task of automated phenotyping of healthy plants of three cereal crops.

Materials and Methods

The study was conducted on spring soft wheat (variety “Saratovskaya 74”), spring barley (variety “Lyuboyar”), and winter rye (variety “Volkhova”). In each experiment, wheat, rye, and barley were cultivated in six plastic containers (320 × 220 × 160 mm), with 75 seeds sown in each container. The sowing density was adjusted to correspond to the recommended field seeding rates for the respective varieties, recalculated according to the container area and official varietal descriptions. Each experiment included three independent biological replicates. The plants were grown under controlled conditions with regular irrigation and fertilization in a phytotron at a temperature of 23–25 °C, a 16-hour photoperiod, and a photosynthetic photon flux density of 202.5–270 $\mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$ (15,000–20,000 lux), with relative humidity maintained at 60–70 % (Terentev et al., 2023).

Hyperspectral imaging took place in a dedicated light-isolated chamber. The camera was mounted horizontally on a tripod at a distance of 0.5 m above the plant canopy. The samples were illuminated by two 500 W halogen light sources positioned at an angle of 45° relative to the imaging plane. A dark background was utilized to minimize background reflectance and enhance segmentation of plant material. The frame covered an area of 20 × 20 cm. The configuration of the imaging system was developed in accordance with previously published experimental setups (Zhu et al., 2016; Wang et al., 2018; Gu et al., 2019).

The experiments employed an Ultris 20 hyperspectral snapshot camera (Cubert GmbH, Ulm, Germany), which acquired reflectance data within the 450–874 nm spectral range, distributed over 106 narrow bands with a spectral resolution of 4 nm. The image resolution amounted to 410 × 410 pixels. Camera calibration included white reference calibration using certified reflectance panels and dark current correction by covering the lens with a light-blocking cap. Geometric calibration was also performed. Data were then exported to a personal computer via Cubert-Pilot proprietary software (version 2.8.1, Cubert GmbH, Ulm, Germany) supplied by the manufacturer (Terentev et al., 2025).

Images were acquired daily at 12:00 PM from the 13th to the 18th day after sowing, corresponding to growth stages BBCH 12–13. Each daily data set (control + infected) comprised 144 images. The complete data set for each experiment consisted of 432 images. The data were stored in multichannel TIFF format (106 channels, 16-bit depth).

The following machine learning models were applied for spectral curve classification: support vector machine (Cortes and Vapnik, 1995), logistic regression (Hosmer et al., 2013), and gradient boosting (Friedman, 2002) implemented in LightGBM (Ke et al., 2017). A detailed description of the machine learning algorithms and the explored hyperparameter ranges can be found in (Terentev et al., 2025; Fedotov et al., 2025). All computations were performed in Python 3.10 using scikit-learn, Optuna, SciPy, Pandas, and Matplotlib/Seaborn.

The following metrics were used to evaluate the performance of machine learning models: recall, precision, and F1-score (Powers, 2011). Recall measures the proportion of correctly identified positive samples:

$$Recall = \frac{TP}{TP + FN},$$

where TP is the number of true positives and FN is the number of false negatives. Accuracy measures the proportion of predicted positive samples that are actually positive:

$$Precision = \frac{TP}{TP + FP},$$

where FP is the false positive rate. The F1 score, utilized as the primary evaluation metric in this study, is the harmonic mean of precision and recall:

$$F1 = 2 \times \frac{Precision \times Recall}{Precision + Recall}.$$

Results

Data Processing

The general scheme of hyperspectral data processing is presented in Figure 1. In the first stage (Fig. 1a), pre-processing of hyperspectral images was performed, which included sequential smoothing of spectral curves using the Savitzky–Golay method (Savitzky and Golay 1964), pixel-by-pixel normalization (curve standardization) to eliminate the influence of illumination and shooting geometry, and pixel clustering using the k-means method (K-Means) (Hartigan and Wong, 1979) to highlight homogeneous areas of the plant and eliminate the background. After clustering, the mean spectrum value was calculated for each specimen. The final operations—curve-wise and channel-wise standardization—ensure data comparability between samples. Curve standardization was performed in the form of a z-transformation. This statistical normalization converts each data element into the number of standard deviations from the mean. As a result, the standardized reflectance in some spectra took negative values. The result of this stage was pre-processed average spectral curves used

for feature construction; the full pre-processing pipeline is described in detail in (Fedotov et al., 2025).

In the second stage (Fig. 1b), feature spaces were formed. First derivatives characterizing local changes in slope and spectrum shape were calculated from the processed spectral curves. In addition, extreme features reflecting the position and amplitude of key reflectance maxima and minima were extracted.

Thus, three types of input data were formed: the original average curves (Xmean), the derived spectra, and the extreme features applied in solving the problem of classifying plant species.

Figure 2 shows the averaged spectral curves for the three studied crops—wheat, rye, and barley at different stages of preprocessing. In Fig. 2a the curves are presented before normalization. At this stage, different classes spectral profiles appear highly similar in shape, which indicates that overall reflectance patterns are close and may hinder reliable class separation. After applying variance normalization (Fig. 2b),

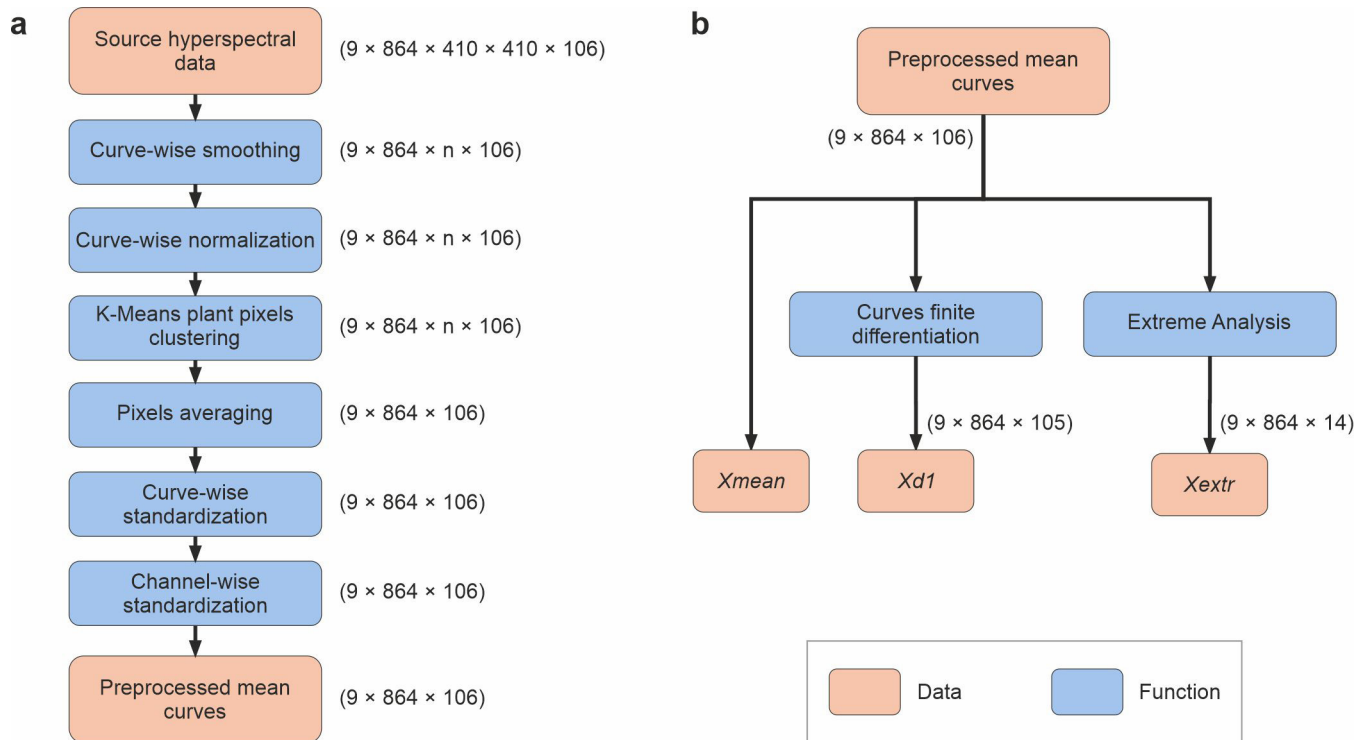


Figure 1. Diagram of the stages of processing and feature extraction from hyperspectral images: a – preliminary processing of the raw hyperspectral data; b – feature construction based on the obtained curves: calculation of derivatives, extrema, and formation of categorical features

Рисунок 1. Схема этапов обработки и формирования признаков из гиперспектральных изображений: а – этап предварительной обработки исходных гиперспектральных данных; б – этап построения признаков на основе полученных кривых: вычисление производных, экстремумов, формирование категориальных признаков

which reduces noise and scale differences influence, the curves become more comparable. As a result, subtle local differences between the classes start to emerge, particularly in specific wavelength regions.

After calculating the first derivatives (Fig. 2c), the spectral curves exhibit characteristic local extrema in the regions around 500 and 700 nm. At the same time, although the general shape of the curves remains similar, the derivative representation further enhances local variations between the classes, making class-specific features more distinguishable.

Figure 3 presents the results of an analysis of extreme features calculated from the derivatives of the spectral curves. These features reflect differences in the curves' minima and maxima, their number, and their locations along the wavelength range. Similar ranges of extreme points are observed for all three crops—around 500 nm and 750–800 nm. Minor shifts in extreme points between crops indicate minor differences in the optical properties of the leaves; however, no significant structural differences in the spectral shapes are observed.

Cross-validation

In this study, a Logistic regression model was employed as the baseline classifier for the three-class problem (wheat, barley, and rye). Logistic regression belongs to the class of linear probabilistic models and estimates posterior class probabilities

based on a linear combination of input features followed by a normalization procedure. In the multiclass setting, the model simultaneously discriminates between all classes, providing a consistent probabilistic interpretation of predictions. Due to its linear structure, logistic regression offers a high degree of interpretability, allowing direct analysis of the contribution of individual spectral features to the decision function.

To assess the generalization ability of the models and select optimal hyperparameters, a nested cross-validation strategy was used. The dataset included nine independent subsamples grouped into three crop classes: three for wheat, three for barley, and three for rye. This data organization allowed the validation procedure to be implemented on completely independent data.

A cross-validation scheme was implemented. For each crop, pairs of training and validation sets were formed from the three available subsamples such that each set was used as a validation set exactly once. A total of three independent partition combinations were obtained.

At each optimization step for a given set of hyperparameters, the model was trained on the combined data from one subsample of each class and validated on the corresponding paired subsample of the same classes. For each hyperparameter combination, the F1-score (averaged across classes) was

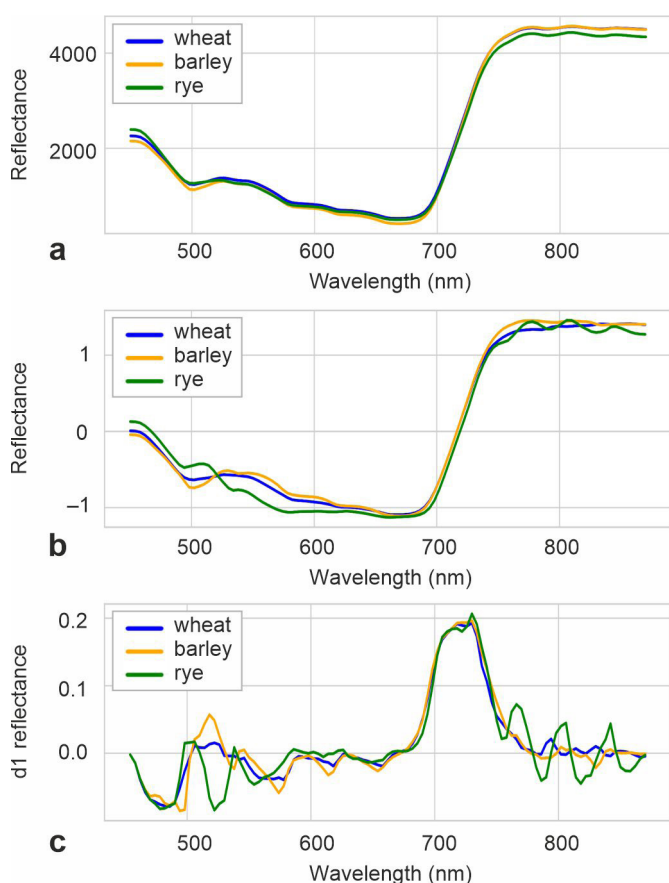


Figure 2. Average spectral reflectance curves of leaves of three crops: a – before preprocessing; b – after preprocessing, c – after first derivatives calculating

Рисунок 2. Средние спектральные кривые отражательной способности листьев трех культур. а – средние спектральные кривые до предварительной обработки, б – средние спектральные кривые после предварительной обработки, с – после вычисления первых производных

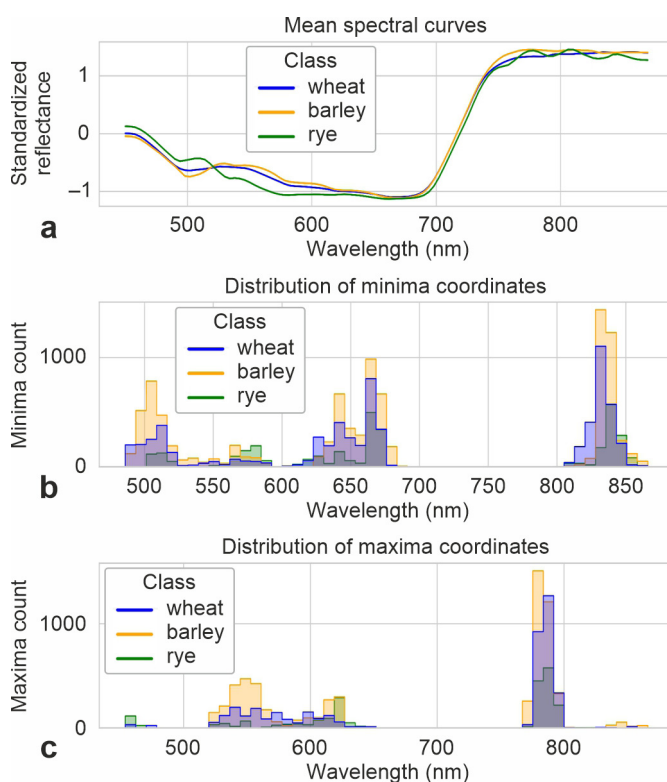


Figure 3. Distribution of spectral extremum coordinates for three crop species: a – average spectral curves after preprocessing; b and c – distribution of wavelengths corresponding to minima and maxima of the spectral curves for wheat, barley, and rye

Рисунок 3. Распределение координат спектральных экстремумов для трёх видов культур. а – средние спектральные кривые после предварительной обработки; б и с – панели показывают распределение длин волн, соответствующих минимумам и максимумам спектральных кривых для пшеницы, ячменя и ржи

calculated, and the final score was the average metric value across all three partition combinations. Optimization was performed using the Bayesian method with the objective function of maximizing the average F1-score.

After determining the optimal hyperparameters, a final evaluation of the model was conducted on independent test sets. For this, two data sets from each class were combined into a training set, with a third set retained for testing. This procedure was repeated so that each of the nine data sets was in the test set exactly once.

The model with optimal hyperparameters was trained on the combined training set and tested on the corresponding independent data set. The final model performance metrics (F1-score, precision, recall) were calculated as the average values across all three testing configurations.

Classification results

In a study on the classification of diseased and healthy plants, differences in the shape of spectral curves were a key factor in separating the classes (Terentev et al., 2025). Therefore, when constructing feature spaces, the primary focus was on analyzing the morphological features of the spectra, using first derivatives, local extrema, and other characteristics sensitive to shape changes. This approach allowed for the effective identification of differences associated with the physiological state of the plants.

As Figure 4 shows, the situation is fundamentally different in the current problem of classifying different crop species: wheat, rye, and barley. The average spectral curves of the studied classes exhibit high shape similarity, which reduces the information content of feature spaces based primarily on waveform analysis. When using such features, a significant portion of the spectral information associated with absolute reflectance and characteristic wavelength ranges may be lost, negatively impacting classification accuracy.

As a result, the best accuracy is achieved when using

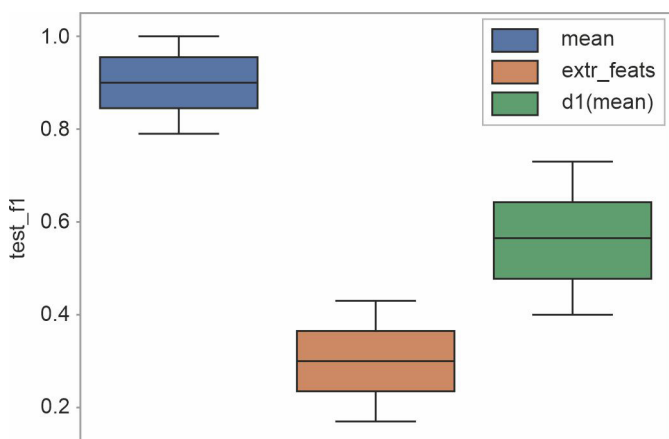


Figure 4. Classification results using different feature sets.

F1-score values on the test data are presented for three types of features: *mean* – original averaged spectral curves, *d1(mean)* – first derivatives, and *extr_feats* – extreme features

Рисунок 4. Результаты классификации при использовании различных признаков пространств. Представлены значения метрики F1-мер на тестовых данных для трёх типов признаков: *mean* – исходные усреднённые спектральные кривые, *d1(mean)* – первые производные, *extr_feats* – экстремальные признаки

original or averaged spectral curves without extracting derived features, where full information on spectral amplitude is preserved. This confirms that absolute differences in spectral characteristics, rather than variations in curve shape, are decisive for plant classification.

Table 1 shows the values of the F1-score metric on the test data (test_f1) for three independent partitions.

Table 1. Final classification results of three crop species according to F1-score, Precision, and Recall metrics on test data across three independent partitions

Таблица 1. Итоговые результаты классификации трёх видов культур по метрикам *F1-score*, *Precision* и *Recall* на тестовых данных для трёх независимых разбиений

Partition	F1-score (test)	Precision	Recall
1	0.964	0.967	0.9629
2	0.998	0.998	0.998
3	0.940	0.943	0.938

The average F1-score across all experiments was 0.967 ± 0.025 . The small variation between partitions indicates model stability and the absence of overfitting. The best results were observed for the second partition (F1 = 0.998), which may be due to a more even distribution of samples across classes in the training and test sets.

Figure 5 shows the normalized confusion matrix, combining the results for all partitions. The diagonal elements of the matrix reflect the proportion of correctly classified samples for each class, while the off-diagonal elements indicate misclassifications between classes.

The classifier demonstrates a high degree of accuracy in recognizing all three plant classes. The diagonal elements of the matrix have values close to one: 0.98 for wheat, 1.00 for barley, and 0.96 for rye. Minor errors were observed in the classification of rye and wheat: approximately 2% of wheat

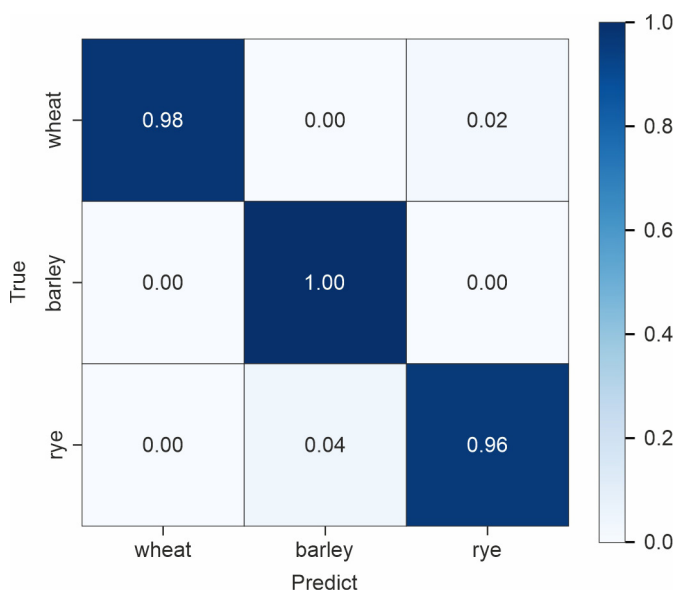


Figure 5. Normalized confusion matrix for classifying three cereal crop species. Diagonal values represent the proportion of correctly classified samples in each class

Рисунок 5. Нормализованная матрица ошибок для классификации трёх видов злаковых культур. Значения по диагонали отражают долю правильно классифицированных образцов каждого класса

samples were mistakenly classified as rye, and 4% of rye samples were mistakenly classified as barley.

Spectral Bands Contribution for Mean Curves and First-Derivative Curves

To interpret which spectral regions were primarily exploited by the classifier for decision-making, the best-performing logistic regression (LR) model was analyzed, which was selected according to the highest macro-F1 score. The analysis was restricted to the mean spectral representation, corresponding to the averaged spectral curve, as this feature space yielded the best classification performance among the considered representations.

For linear models, the informativeness of each wavelength was quantified using the absolute value of the model coefficient ($|w|$). In the multiclass setting, importance values were computed separately for each class based on the corresponding class-specific coefficient vector. The coefficients were subsequently normalized so that their sum across all wavelengths equaled 1, enabling interpretation of the values as proportional contributions of individual spectral regions.

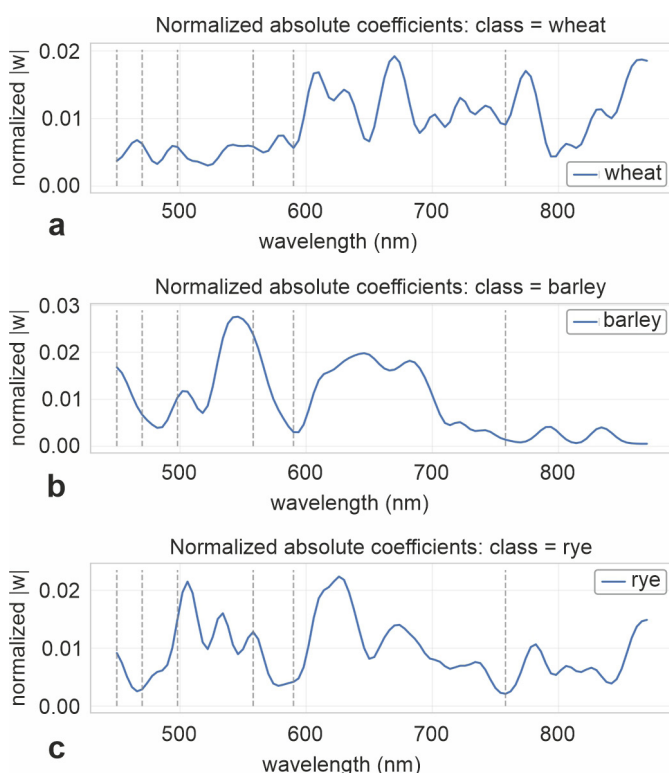


Figure 6. Profiles of the normalized feature importance $|w|$ as a function of wavelength for the logistic regression (LR) model using mean spectral curves: a – wheat; b – barley; c – rye. The vertical dashed lines indicate the boundaries of the predefined spectral ranges: blue (440–470 nm), blue-green (470–500 nm), green (500–560 nm), orange (560–590 nm), red (590–760 nm), and infrared (760–874 nm)

Рисунок 6. Профили нормализованной важности признаков $|w|$ в зависимости от длины волны для модели логистической регрессии с использованием средних спектральных кривых. а – пшеница; б – ячмень; в – рожь. Вертикальными пунктирными линиями отмечены границы спектральных диапазонов: синий (440–470 нм), сине-зеленый (470–500 нм), зеленый (500–560 нм), оранжевый (560–590 нм), красный (590–760 нм), инфракрасный (760–874 нм)

The boundaries of predefined spectral bands are indicated by vertical dashed lines in the importance profiles (Fig. 6). Aggregated contributions per spectral band are summarized as heatmaps (Fig. 7).

Figure 7 presents the normalized absolute coefficients of the logistic regression model for each class, reflecting the relative importance of individual spectral channels. The results demonstrate that the classifier relies on different spectral regions for distinguishing between the considered crops.

For the wheat class, the importance is distributed across a wide range of wavelengths, with pronounced contributions in the red and near-infrared regions (approximately 600–750 nm and above 800 nm). In contrast, the barley class exhibits a more localized importance profile, with a dominant peak in the green spectral region (approximately 520–560 nm) and moderate contributions in the red edge range (around 600–700 nm). The importance rapidly decreases in the near-infrared region, suggesting that barley is primarily distinguished by reflectance characteristics in the visible spectrum. The rye class demonstrates a mixed importance pattern, with notable contributions in both the green region (around 500–540 nm) and the red edge (approximately 600–650 nm), as well as moderate importance in the near-infrared range. This distribution suggests that rye shares spectral characteristics with both wheat and barley, leading to a less distinct importance profile.

A quantitative summary of band-wise contributions is shown in Fig. 7. For the logistic regression model using the mean spectral representation, the red band dominates across all classes (0.458–0.496), followed by the infrared region, whose contribution varies substantially between classes (from 0.054

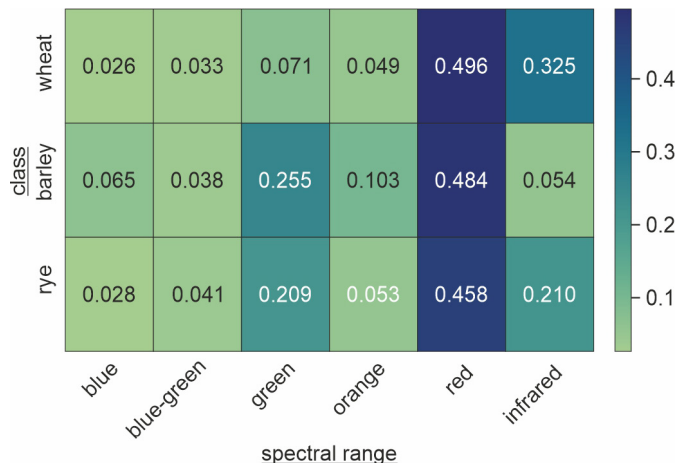


Figure 7. Distribution of the aggregated normalized feature importance $|w|$ across predefined spectral ranges for the logistic regression (LR) model based on mean spectral curves for each class (wheat, barley, rye). Spectral ranges: blue (440–470 nm), blue-green (470–500 nm), green (500–560 nm), orange (560–590 nm), red (590–760 nm), and infrared (760–874 nm)

Рисунок 7. Распределение суммарной нормированной важности признаков $|w|$ по спектральным диапазонам для модели логистической регрессии (LR), построенной на основе средних спектральных кривых, для каждого класса (пшеница, ячмень, рожь). Спектральные диапазоны: синий (440–470 нм), сине-зеленый (470–500 нм), зеленый (500–560 нм), оранжевый (560–590 нм), красный (590–760 нм) и ближний-инфракрасный (760–874 нм)

for barley to 0.325 for wheat). The green band also provides a notable contribution, particularly for barley (0.255) and rye (0.209), while its impact is smaller for wheat (0.071). The remaining spectral regions, including blue, blue–green, and orange, contribute relatively little to the overall importance (all below approximately 0.10).

Overall, the results demonstrate a consistent pattern across classes. The red region (590–760 nm) represents the primary source of discriminative information for all crops, while the contribution of the near-infrared range (760–874 nm) varies depending on the class. In particular, wheat exhibits a strong reliance on the infrared region, whereas barley is characterized

by a much weaker infrared contribution and a more pronounced dependence on the green spectral range.

The analysis showed that, despite observable differences in spectral importance profiles, the spectral curves of the three crops remain similar in shape and exhibit comparable characteristics in both the visible and near-infrared ranges. As a result, class discrimination is achieved through subtle differences in the relative contributions of spectral regions rather than through large structural differences in the spectral signatures. The best classification performance was obtained using the original averaged spectral curves, indicating that absolute reflectance values contain sufficient discriminative information without the need for additional transformations.

Discussion

The obtained results revealed significant differences between hyperspectral data preprocessing strategies traditionally utilized in phytopathological diagnostics. For phenotyping healthy plants, minimal preprocessing proved superior. Various classification methods based on hyperspectral imaging have firmly established themselves as promising tools for the early detection of diseases, as they enable the identification of biochemical and structural changes in leaves long before visible symptoms appear (Mahlein et al., 2018; Nalepa, 2021). Such effects are associated with chlorophyll degradation, tissue damage, and changes in water balance, which manifest as localized alterations in spectral curve shapes (Jacquemoud, Ustin, 2019; Cheshkova et al., 2022; Tanner et al., 2022; Szechyńska-Hebda et al., 2025).

Disease detection studies often employ a standard preprocessing pipeline which includes smoothing (Savitzky–Golay filters), scatter/scale correction (MSC, SNV), continuum removal, and first- or second-derivative calculations—to reduce the influence of illumination and imaging geometry artifacts and highlight spectral features related to pigment composition and tissue structural changes during infection. These methods have been widely described in reviews and empirical studies and have demonstrated practical utility in plant pathology diagnostics (Zhang et al., 2020; Witteveen et al., 2022; Xu et al., 2022). The exploitation of such methods is particularly justified in stress analyses, where the informative signal is expressed primarily in the form of the spectral curve.

At the same time, studies focused on phenotyping and interspecies/variety classification indicate that optimal preprocessing depends on the nature of the discriminatory information. In problems where key information is embedded in the spectral amplitude (reflectance level), aggressive normalization and differentiation can diminish the informative content. Comparative studies demonstrate that no preprocessing scheme is universally applicable, and in some cases, minimal processing or the use of raw spectra yields superior results for interspecies classification (Grzybowski et al., 2021; Wu et al., 2022; Cushnahan et al., 2024).

The impact of modern approaches on preprocessing requirements is particularly noteworthy. While classical machine learning methods benefit from carefully chosen preprocessing, modern deep neural network architectures can automatically learn robust representations and partially offset the need for manual preprocessing. Several studies have shown that deep learning methods can reduce the importance of traditional preprocessing steps; however, testing and

comparing strategies for each specific application remains necessary (Paoletti et al., 2019; Bock et al., 2020; Helin et al., 2022).

In our experiments with wheat, rye, and barley, the full preprocessing scheme, previously optimized for early rust detection, offered no advantage when phenotyping healthy plants. Minimal preprocessing preserved absolute reflectance, which proved decisive for classification. These observations align with generalizations in the literature, where the impact of preprocessing on classification quality depends on the analysis objective, wavelength range, and sensor characteristics (Li et al., 2021; Witteveen et al., 2022; Cozzolino et al., 2023; Ram et al., 2024).

Our results indicate that spectral differences among the studied crops are less pronounced than those between healthy and diseased plants. Close phylogenetic relationships and similar leaf structures contribute to overlapping spectral curves, limiting interspecies discriminability (Rocchini et al., 2022; Thornley et al., 2022). In our data, spectra of diseased plants exhibit more significant shifts compared to interspecific differences within *Triticeae* (Terentev et al., 2025). Phytopathological processes alter not only absolute reflectance but also the wavelength distribution of reflectance, consistent with the concept of a disease-specific “spectral fingerprint,” which reflects changes in absorption, scattering, and fluorescence (Mahlein, 2016). Reviews emphasize that the diagnostic value of hyperspectral data arises from spectral patterns rather than individual amplitude values (Sarić et al., 2022). Studies on feature selection and interspecies classification further confirm that informative signals are associated with local variations, gradients, and the position of characteristic inflections in the spectral curve. However, for closely related crops, absolute reflectance dominates over spectral shape differences for classification. Thus, the role of spectral curve shape aligns with the general principle of phenotyping: pathological processes alter the spectrum as a holistic structure, providing stronger class separability than interspecific differences. Consequently, in the system studied, the influence of the crop factor is subordinate to the influence of the phytopathological state, which should be considered when developing spectral diagnostic methods.

A more detailed interpretation of band-wise importance further clarifies the physiological basis of interspecific discrimination. From a physiological standpoint, the dominance of the red region (590–760 nm) for the mean spectral curves can be attributed to differences in pigment composition among

crop species. Reflectance in the red range is strongly governed by chlorophyll absorption, and even moderate interspecific differences in chlorophyll concentration or pigment ratios (chlorophyll a/b, carotenoids) may lead to measurable variations in reflectance (Jacquemoud and Baret, 1990; Gitelson et al., 2003). Such pigment-related differences likely explain why the red band provides the highest discriminative contribution when using the original mean spectral curves. In contrast, the increased importance of the near-infrared (760–874 nm) region for the first-derivative representation reflects structural differences between leaves of the studied crops. NIR reflectance is primarily controlled by internal leaf structure, including mesophyll organization, cell size, and intercellular air spaces (Slaton et al., 2001; Ustin et al., 2009). Wheat, barley, and rye exhibit species-specific anatomical traits that influence scattering properties in this spectral domain. The first derivative enhances subtle changes in spectral slope, making structural differences more pronounced and shifting the center of informativeness toward the infrared domain. Thus, the transition from red-dominated importance in mean spectra to infrared-dominated importance in first-derivative spectra is consistent with the complementary roles of pigment-related and structural features in interspecific crop discrimination. These mechanisms fundamentally differ from stress-induced spectral alterations. Pathogen-induced stress primarily affects biochemical and physiological processes, including chlorophyll degradation, chloroplast disruption, changes in water status, and modifications of cellular reflectance properties. Such processes generate localized variations in spectral shape and shifts in absorption features within the 550–750 nm and 950–1300 nm ranges (Carter, Knapp, 2001; Mahlein et al., 2018; Zhang et al., 2020). In contrast, interspecific morphological differences are largely determined by epidermal structure, leaf thickness, and internal air-space architecture, which mainly influence reflectance amplitude in the near-infrared region (Gitelson et al., 2002; Jacquemoud, Ustin, 2019). In phenotyping tasks, where discriminative information resides primarily in reflectance amplitude rather than localized spectral deformations, derivative-based transformations and intensive normalization may attenuate the informative signal and amplify noise. This explains the decrease in classification accuracy observed when applying the full phytopathology-oriented preprocessing pipeline to healthy crop discrimination.

Conclusions

The study showed that the effectiveness of hyperspectral data processing algorithms is determined not by fixed preprocessing rules, but by the specific characteristics of the task at hand. For classifying healthy barley, rye, and wheat plants, using raw or minimally processed spectra is optimal, as the absolute reflectance values contain key discriminatory information. In contrast, for the early diagnosis of diseases,

Therefore, designing hyperspectral data processing pipelines should involve comparing multiple preprocessing options and selecting the optimal strategy based on empirical evaluation (e.g., cross-validation and holdout test sets). No single preprocessing scheme guarantees optimal results; empirical testing remains essential. In practice, researchers routinely evaluate preprocessing combinations and choose the best option based on validation metrics, making the approach empirically justified. Accordingly, when developing a hyperspectral pipeline, it is recommended to: (1) design several alternative preprocessing schemes, (2) assess their impact using cross-validation and a holdout test set, and (3) select and fix the optimal strategy for the specific problem and sensor (Li et al., 2021; Witteveen et al., 2022; Xu et al., 2022; Ram et al., 2024; Terentev et al., 2025).

The scientific novelty of this work lies in demonstrating, for the first time using experimental data from three major grain crops, that preprocessing efficiency strongly depends on the nature of the classification task. The results highlight the need for systematic domestic research to develop adaptive hyperspectral processing pipelines based on empirical observations and datasets from national research programs and grant projects. Such developments will ensure the independence and reproducibility of domestic solutions in phytosanitary monitoring and crop phenotyping. Although hyperspectral preprocessing and disease detection have been extensively studied internationally, most research focuses on early stress detection or single-species phenotyping. This study addresses the gap by systematically comparing preprocessing strategies across multiple major grain crops, highlighting task-dependent efficiency and providing empirical guidance for domestic crop phenotyping.

Despite the high accuracy achieved in classifying wheat, barley, and rye using raw spectral curves, this study has several limitations. First, the experiments were conducted under controlled laboratory conditions, which may not fully represent field variability. Second, only three crop species were considered, and further testing is needed to evaluate the generalizability of the preprocessing pipeline to additional cereals or varieties. Future work will focus on extending the approach to field conditions, exploring additional crop species, and integrating deep learning models to potentially reduce manual preprocessing requirements while maintaining high classification accuracy.

Acknowledgements

The study was conducted using the equipment of the Shared Research Facility “Innovative Plant Protection Technologies” at the All-Russian Institute of Plant Protection (VIZR). This research was funded by the Russian Science Foundation (RSF), grant number 25-26-00188.

where changes are physiological and biochemical in nature, methods based on spectral curve shape analysis and derived features prove to be most effective. Therefore, when designing applied hyperspectral data processing pipelines, it is important to consider the study objective and sensor properties, to test multiple preprocessing strategies and select the one that performs best according to empirical metrics.

References

- Гузенко АЮ, Солонкин АВ, Донцова АА (2024) Сравнительный анализ фотосинтетического потенциала новых сортов ярового ячменя в зоне засушливого климата Нижнего Поволжья. *Зерновое хозяйство России* 16(2):88–97. <http://doi.org/10.31367/2079-8725-2024-91-2-88-97>
- Лысов АК, Павлюшин ВА (2022) Фитосанитарное проектирование агроэкосистем и дистанционное зондирование. *СПДЗЗ из космоса* 19(5):101–112. <http://doi.org/10.21046/2070-7401-2022-19-5-101-109>
- Сысуев ВА, Уткина ЕИ, Шешегова ТК (2025) Озимая рожь – основа здоровья населения и продовольственной независимости России. *Вестник РАН* (1):16–27. <http://doi.org/10.7868/S3034520025010026>
- Якушев ВП, Якушев ВВ, Блохина СЮ, Блохин ЮИ et al (2022) Перспективы выявления идентификационных показателей состояния посевов по аэрокосмическим снимкам и специализированным полевым исследованиям. *СПДЗЗ из космоса* 19(4):113–127. <http://doi.org/10.21046/2070-7401-2022-19-4-113-127>
- Bock CH, Chiang KS, Del Ponte EM (2022) Plant disease severity estimated visually: a century of research, best practices, and opportunities for improving methods to maximize accuracy. *Trop Plant Pathol* 47(1):25–42. <http://doi.org/10.1007/s40858-021-00439-z>
- Bock CH, Barbedo JGA, del Ponte EM, Bohnenkamp D et al (2020) From visual estimates to fully automated sensor-based measurements of plant disease severity: status and challenges for improving accuracy. *Phytopathol Res* 2(1):9. <http://doi.org/10.1186/s42483-020-00049-8>
- Carter GA, Knapp AK (2001) Leaf optical properties in higher plants: linking spectral characteristics to stress and chlorophyll concentration. *Am J Bot* 88(4):677–684. <http://doi.org/10.2307/2657068>
- Cheshkova AF (2022) A review of hyperspectral image analysis techniques for plant disease detection and identification. *Vavilov J Genet Breed* 26(2):202. <http://doi.org/10.18699/vjgb-22-25>
- Cortes C, Vapnik V (1995) Support-vector networks. *Mach Learn* 20(3):273–297. <http://doi.org/10.1023/A:1022627411411>
- Cozzolino D, Williams PJ, Hoffman LC (2023) An overview of pre-processing methods available for hyperspectral imaging applications. *Microchem J* 193:109129. <http://doi.org/10.1016/j.microc.2023.109129>
- Cushnahan TA, Grafton MCE, Pearson D, Ramilan T (2024) Hyperspectral data can differentiate species and cultivars of C3 and C4 turf despite measurable diurnal variation. *Remote Sens* 16(17):3142. <http://doi.org/10.3390/rs16173142>
- Danilov R, Kremneva O, Sereda I, Gasiyan K et al (2024) Study of the spectral characteristics of crops of winter wheat varieties infected with pathogens of leaf diseases. *Plants* 13(14):1892. <http://doi.org/10.3390/plants13141892>
- Farber C, Kurouski D, Leiva V, Sanchez L et al (2019) Advanced spectroscopic techniques for plant disease diagnostics: a review. *TrAC Trends Anal Chem* 118:43–49. <http://doi.org/10.1016/j.trac.2019.05.022>
- Fedotov A, Eremenko D, Kuznetsova D, Baranova O et al (2025) Advanced hyperspectral image processing and machine learning approaches for early detection of wheat stem rust. *Front Plant Sci* 16:1725017. <http://doi.org/10.3389/fpls.2025.1725017>
- Friedman JH (2002) Stochastic gradient boosting. *Comput Stat Data Anal* 38(4):367–378. [http://doi.org/10.1016/S0167-9473\(01\)00065-2](http://doi.org/10.1016/S0167-9473(01)00065-2)
- Gavrilenko TA, Khiutti AV, Klimenko NS, Antonova OY et al (2021) Phenotypic and DNA marker-assisted characterization of Russian potato cultivars for resistance to potato cyst nematodes. *Agronomy* 11(12):2400. <http://doi.org/10.3390/agronomy11122400>
- Gitelson AA, Zur Y, Chivkunova OB, Merzlyak MN (2002) Assessing carotenoid content in plant leaves with reflectance spectroscopy. *Photochem Photobiol* 75(3):272–281. [http://doi.org/10.1562/0031-8655\(2002\)0750272ACCIPL2.0.CO2](http://doi.org/10.1562/0031-8655(2002)0750272ACCIPL2.0.CO2)
- Gitelson AA, Viña A, Ciganda V, Rundquist DC et al (2003) Remote estimation of leaf area index and green leaf biomass in maize canopies. *Geophys Res Lett* 30(5):1248. <http://doi.org/10.1029/2002GL016450>
- Gu Q, Sheng L, Zhang T, Lu Y et al (2019) Early detection of tomato spotted wilt virus infection in tobacco using the hyperspectral imaging technique and machine learning algorithms. *Comput Electron Agric* 167:105066. <http://doi.org/10.1016/j.compag.2019.105066>
- Grzybowski M, Wijewardane NK, Atefi A, Ge Y et al (2021) Hyperspectral reflectance-based phenotyping for quantitative genetics in crops: progress and challenges. *Plant Commun* 2(4):100209. <http://doi.org/10.1016/j.xplc.2021.100209>
- Hartigan JA, Wong MA (1979) Algorithm AS 136: A K-Means clustering algorithm. *J R Stat Soc Ser C Appl Stat* 28:100–108. <http://doi.org/10.2307/2346830>
- Helin R, Indahl UG, Tomic O, Liland KH (2022) On the possible benefits of deep learning for spectral preprocessing. *J Chemometr* 36(2):e3374. <http://doi.org/10.1002/cem.3374>
- Hosmer DW Jr, Lemeshow S, Sturdivant RX (2013) Applied logistic regression. Hoboken: John Wiley and Sons. <http://doi.org/10.1002/9781118548387>
- Jacquemoud S, Baret F (1990) PROSPECT: A model of leaf optical properties spectra. *Remote Sens Environ* 34(2):75–91. [http://doi.org/10.1016/0034-4257\(90\)90100-Z](http://doi.org/10.1016/0034-4257(90)90100-Z)
- Jacquemoud S, Ustin SL (2019) Leaf optical properties. In: *Hyperspectral Remote Sensing of Vegetation*. Cambridge: Cambridge University Press. 83–108. <http://doi.org/10.1017/9781108686457>
- Ke G, Meng Q, Finley T, Wang T et al (2017) LightGBM: a highly efficient gradient boosting decision tree. *Adv Neural Inf Process Syst* 30
- Khan A, Vibhute AD, Mali S, Patil CH et al (2022) A systematic review on hyperspectral imaging technology with a machine and deep learning methodology for agricultural applications. *Ecol Inform* 69:101678. <http://doi.org/10.1016/j.ecoinf.2022.101678>
- Li L, Zhang Q, Huang D (2014) A review of imaging techniques for plant phenotyping. *Sensors* 14(11):20078–20111. <http://doi.org/10.3390/s141120078>
- Li YH, Tan X, Zhang W, Jiao QB et al (2021) Research and application of several key techniques in hyperspectral image preprocessing. *Front Plant Sci* 12:627865. <http://doi.org/10.3389/fpls.2021.627865>
- Lichtenthaler HK, Gitelson A, Lang M (1996) Non-destructive determination of chlorophyll content of leaves of a green and an aurea mutant of tobacco by reflectance measurements.

- J Plant Physiol* 148(3–4):483–493. [http://doi.org/10.1016/S0176-1617\(96\)80283-5](http://doi.org/10.1016/S0176-1617(96)80283-5)
- Lowe A, Harrison N, French AP (2017) Hyperspectral image analysis techniques for detection and classification of early onset of plant disease and stress. *Plant Methods* 13(1):80. <http://doi.org/10.1186/s13007-017-0233-z>
- Mahlein AK (2016) Plant disease detection by imaging sensors: parallels and specific demands for precision agriculture and plant phenotyping. *Plant Dis* 100(2):241–251. <http://doi.org/10.1094/PDIS-03-15-0340-FE>
- Mahlein AK, Kuska MT, Behmann J, Polder G et al (2018) Hyperspectral sensors and imaging technologies in phytopathology: state of the art. *Annu Rev Phytopathol* 56(1):535–558. <http://doi.org/10.1146/annurev-phyto-080417-050100>
- Mishra KB, Mishra A, Klem K, Govindjee (2016) Plant phenotyping: a perspective. *Indian J Plant Physiol* 21(4):514–527. <http://doi.org/10.1007/s40502-016-0271-y>
- Mishra P, Lohumi S, Khan HA, Nordon A (2020) Close-range hyperspectral imaging of whole plants for digital phenotyping: Recent applications and illumination correction approaches. *Comput Electron Agric* 178:105780. <http://doi.org/10.1016/j.compag.2020.105780>
- Moghimi A, Yang C, Marchetto PM (2018) Ensemble feature selection for plant phenotyping: a journey from hyperspectral to multispectral imaging. *IEEE Access* 6:56870–56884. <http://doi.org/10.1109/ACCESS.2018.2872801>
- Nalepa J (2021) Recent advances in multi- and hyperspectral image analysis. *Sensors* 21(18):6002. <http://doi.org/10.3390/s21186002>
- Paoletti ME, Haut JM, Plaza J, Plaza A (2019) Deep learning classifiers for hyperspectral imaging: a review. *ISPRS J Photogramm Remote Sens* 158:279–317. <http://doi.org/10.1016/j.isprsjprs.2019.09.006>
- Pieruschka R, Schurr U (2019) Plant phenotyping: past, present, and future. *Plant Phenomics* 2019:7507131. <http://doi.org/10.34133/2019/7507131>
- Powers DMW (2011) Evaluation: from precision, recall and F-measure to ROC, informedness, markedness and correlation. *J Mach Learn Technol* 2(1):37–63. <http://doi.org/10.48550/arXiv.2010.16061>
- Ram BG, Oduor P, Igathinathane C, Howatt K et al (2024) A systematic review of hyperspectral imaging in precision agriculture: analysis of its current state and future prospects. *Comput Electron Agric* 222:109037. <http://doi.org/10.1016/j.compag.2024.109037>
- Rocchini D, Santos MJ, Ustin SL, Féret JB et al (2022) The spectral species concept in living color. *J Geophys Res Biogeosci* 127(9):e2022JG007026. <http://doi.org/10.1029/2022JG007026>
- Sarić R, Nguyen VD, Burge T, Berkowitz O et al (2022) Applications of hyperspectral imaging in plant phenotyping. *Trends Plant Sci* 27(3):301–315. <http://doi.org/10.1016/j.tplants.2021.12.003>
- Savitzky A, Golay MJE (1964) Smoothing and differentiation of data by simplified least squares procedures. *Anal Chem* 36:1627–1639. <http://doi.org/10.1021/ac60214a047>
- Slaton MR, Hunt ER Jr, Smith WK (2001) Estimating near-infrared leaf reflectance from leaf structural characteristics. *Am J Bot* 88(2):278–284. <http://doi.org/10.2307/2657019>
- Szechyńska-Hebda M, Hołownicki R, Doruchowski G, Sas K et al (2025) Application of hyperspectral imaging for early detection of pathogen-induced stress in cabbage as case study. *Agronomy* 15(7):1516. <http://doi.org/10.3390/agronomy15071516>
- Tanner F, Tonn S, de Wit J, Van den Ackerveken G et al (2022) Sensor-based phenotyping of above-ground plant-pathogen interactions. *Plant Methods* 18(1):35. <http://doi.org/10.1186/s13007-022-00853-7>
- Terentev A, Dolzhenko V, Fedotov A, Eremenko D (2022) Current state of hyperspectral remote sensing for early plant disease detection: a review. *Sensors* 22(3):757. <http://doi.org/10.3390/s22030757>
- Terentev A, Dolzhenko V (2023) Can metabolomic approaches become a tool for improving early plant disease detection and diagnosis with modern remote sensing methods? A review. *Sensors* 23(12):5366. <http://doi.org/10.3390/s23125366>
- Terentev A, Badenko V, Shaydayuk E, Emelyanov D et al (2023) Hyperspectral remote sensing for early detection of wheat leaf rust caused by *Puccinia triticina*. *Agriculture* 13(6):1186. <http://doi.org/10.3390/agriculture13061186>
- Terentev A, Kuznetsova D, Fedotov A, Baranova O et al (2025) Cross-Crop Transferability of Machine Learning Models for Early Stem Rust Detection in Wheat and Barley Using Hyperspectral Imaging. *Plants* 14(21):3265. <http://doi.org/10.3390/plants14213265>
- Thornley RH, Verhoef A, Gerard FF, White K (2022) The feasibility of leaf reflectance-based taxonomic inventories and diversity assessments of species-rich grasslands: a cross-seasonal evaluation using waveband selection. *Remote Sens* 14(10):2310. <http://doi.org/10.3390/rs14102310>
- Ustin SL, Gitelson AA, Jacquemoud S, Schaepman M et al (2009) Retrieval of foliar information about plant pigment systems from high-resolution spectroscopy. *Remote Sens Environ* 113(S1):S67–S77. <http://doi.org/10.1016/j.rse.2008.10.019>
- Wan L, Li H, Li C, Wang A et al (2022) Hyperspectral sensing of plant diseases: principle and methods. *Agronomy* 12(6):1451. <http://doi.org/10.3390/agronomy12061451>
- Wang D, Vinson R, Holmes M, Seibel G et al (2018) Early tomato spotted wilt virus detection using hyperspectral imaging technique and outlier removal auxiliary classifier generative adversarial nets (OR-AC-GAN). *Proc ASABE Annu Int Meeting*. <http://doi.org/10.13031/aim.201800660>
- Witteveen M, Sterenborg HJ, van Leeuwen TG, Aalders MC et al (2022) Comparison of preprocessing techniques to reduce nontissue-related variations in hyperspectral reflectance imaging. *J Biomed Opt* 27(10):106003–106003. <http://doi.org/10.1117/1.JBO.27.10.106003>
- Wu H, Song Z, Niu X, Liu J et al (2022) Classification of *Toona sinensis* young leaves using machine learning and UAV-borne hyperspectral imagery. *Front Plant Sci* 13:940327. <http://doi.org/10.3389/fpls.2022.940327>
- Xu Y, Wu W, Chen Y, Zhang T et al (2022) Hyperspectral imaging with machine learning for non-destructive classification of *Astragalus membranaceus* var. *mongolicus*, *Astragalus membranaceus*, and similar seeds. *Front Plant Sci* 13:1031849. <http://doi.org/10.3389/fpls.2022.1031849>
- Yakushev VP, Kanash EV, Rusakov DV, Yakushev VV et al (2022) Correlation dependences between crop reflection indices, grain yield and optical characteristics of wheat leaves at different nitrogen level and seeding density. *Sel'skokhozyaistvennaya Biologiya* 57(1):98–112. <http://doi.org/10.15389/agrobiology.2022.1.98eng>

- Zhang J, Huang Y, Pu R, Gonzalez-Moreno P et al (2019) Monitoring plant diseases and pests through remote sensing technology: a review. *Comput Electron Agric* 165:104943. <http://doi.org/10.1016/j.compag.2019.104943>
- Zhang N, Yang G, Pan Y, Yang X et al (2020) A review of advanced technologies and development for hyperspectral-based plant disease detection in the past three decades. *Remote Sens* 12(19):3188. <http://doi.org/10.3390/rs12193188>
- Zhu H, Cen H, Zhang C, He Y (2016) Early detection and classification of tobacco leaves inoculated with tobacco mosaic virus based on hyperspectral imaging technique.

Proc ASABE Annu Int Meeting. <http://doi.org/10.13031/aim.20162460422>

- Zimnyakov VM, Kurochkin AA, Bogomazov SV, Varlamova EN (2020) Wheat production in Russia. *Volga Region Farmland* 1(5):12–16. <http://doi.org/10.36461/np.2020.54.1.003>
- Zolotukhina A, Machikhin A, Guryleva A, Gresis V et al (2023) Extraction of chlorophyll concentration maps from AOTF hyperspectral imagery. *Front Environ Sci* 11:1152450. <http://doi.org/10.3389/fenvs.2023.1152450>
- Zolotukhina A, Machikhin A, Guryleva A, Gresis V et al (2024) Evaluation of leaf chlorophyll content from acousto-optic hyperspectral data: a multi-crop study. *Remote Sens* 16(6):1073. <http://doi.org/10.3390/rs16061073>

Translation of Russian References

- Guzenko AY, Solonkin AV, Dontsova AA (2024) Comparative analysis of the photosynthetic potential of new spring barley varieties in the arid climate zone of the Lower Volga. *Zernovoe khozyaystvo Rossii* 16(2):88–97. <http://doi.org/10.31367/2079-8725-2024-91-2-88-97>
- Lysov AK, Pavlyushin VA (2022) Phytosanitary design of agroecosystems and remote sensing. *Sovremennye problemy distantsionnogo zondirovaniya Zemli iz kosmosa* 19(5):101–112. <http://doi.org/10.21046/2070-7401-2022-19-5-101-109>

- Sysuev VA, Utkina EI, Sheshhegova TK (2025) Winter rye – the basis of population health and food independence of Russia. *Vestnik Rossiyskoy akademii nauk* (1):16–27. <http://doi.org/10.7868/S3034520025010026>
- Yakushev VP, Yakushev VV, Blokhina SY, Blokhin YI et al (2022) Prospects for identifying indicators of crop status using satellite imagery and specialized field studies. *Sovremennye problemy distantsionnogo zondirovaniya Zemli iz kosmosa* 19(4):113–127. <http://doi.org/10.21046/2070-7401-2022-19-4-113-127>

Вестник защиты растений, 2026, 109(1), с. 78–88

OECD+WoS: 4.01+AM (Agronomy); 1.06+QU (Plant Sciences)

<https://doi.org/10.31993/2308-6459-2026-109-1-17459>

Полнотекстовая статья

ОЦЕНКА ПРИМЕНИМОСТИ КОНВЕЙЕРА ОБРАБОТКИ ГИПЕРСПЕКТРАЛЬНЫХ ДАННЫХ, РАЗРАБОТАННОГО ДЛЯ РАННЕЙ ДИАГНОСТИКИ РЖАВЧИННЫХ ЗАБОЛЕВАНИЙ ЗЕРНОВЫХ, ДЛЯ ФЕНОТИПИРОВАНИЯ ПШЕНИЦЫ, РЖИ И ЯЧМЕНЯ

Д.В. Кузнецова¹, О.А. Баранова², Д.А. Емельянов², Д.Ю. Еременко¹, А.А. Федотов^{1,2}, А.Б. Терентьев^{2*}

¹Политехнический университет им. Петра Великого, Санкт-Петербург

²Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, Санкт-Петербург

*ответственный за переписку, e-mail: admin@vizr.spb.ru

Представлены результаты оценки применимости конвейера обработки данных гиперспектрального зондирования, изначально разработанного для ранней диагностики ржавчинных заболеваний зерновых культур, к задаче фенотипирования здоровых растений пшеницы *Triticum aestivum*, ячменя *Hordeum vulgare* и ржи *Secale cereale*. Использованы гиперспектральные снимки здоровых растений, полученные в лабораторных условиях с применением камеры Cubert Ultris 20 (диапазон 450–874 нм, 106 каналов). Проведено сравнение эффективности различных схем предобработки — полной (включающей нормализацию, сглаживание, расчёт производных и выделение экстремальных признаков), сокращённой и минимальной. Для классификации применялись модели машинного обучения — логистическая регрессия, метод опорных векторов и градиентный бустинг, обученные на усреднённых спектрах. Показано, что применение полного конвейера, оптимизированного для задач фитопатологической диагностики, приводит к снижению точности классификации в задачах фенотипирования. Наилучшие результаты ($F1 = 0.97 \pm 0.025$) достигнуты при использовании исходных усреднённых спектральных кривых без дополнительных преобразований. Сделан вывод, что для задач фенотипирования здоровых растений пшеницы, ячменя и ржи информативны абсолютные уровни отражения, тогда как для диагностики заболеваний — изменения формы спектральной кривой. Полученные результаты уточняют границы применимости конвейеров, разработанных для фитосанитарных целей, и могут быть использованы при создании систем дистанционного мониторинга и фенотипирования злаковых культур.

Ключевые слова: рожь, ячмень, пшеница, гиперспектральная съёмка, конвейер обработки данных, фенотипирование, диагностика заболеваний растений

Поступила в редакцию: 20.10.2025

Принята к печати: 01.03.2026

© Кузнецова Д.В., Баранова О.А., Емельянов Д.А., Еременко Д.Ю., Федотов А.А., Терентьев А.Б. Статья открытого доступа, публикуемая Всероссийским институтом защиты растений (Санкт-Петербург) и распространяемая на условиях Creative Commons Attribution License 4.0 (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

INFECTION AND LONG-TERM CULTIVATION OF THE MICROSPORIDIUM *NOSEMA BOMBYCIS* IN Sf9 INSECT CELL CULTURE

I.V. Senderskiy^{1*}, V.V. Dolgikh¹, D.A. Ismatullaeva², B.A. Mirzakhodjaev²

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

²Scientific Research Institute of Sericulture, Tashkent, Uzbekistan

*corresponding author, e-mail: senderskiy@mail.ru

The microsporidium *Nosema bombycis* is economically important as a causative agent of silkworm pebrine, and also as a potential biological control agent for lepidopteran pests such as *Dendrolimus sibiricus*. In this study, *N. bombycis* spores were isolated from diseased *Bombyx mori* larvae. After artificial stimulation in 0.1 M KOH, they were inoculated into the Sf9 cell line to initiate continuous proliferation of the parasite. After 7 days of initial infection, fresh Sf9 cells were added, establishing a long-term persistently infected culture. We quantified the percentage of infected cells and the dynamics of spore accumulation during primary infection and long-term cultivation, and determined the limits of cell survival and infectivity in the infected culture. Our studies enabled us to propose key parameters for utilizing this host-parasite system as a model for studying nosematosis and resistance mechanisms, as well as for the mass-production of spores for plant protection.

Keywords: microsporidia, *in vitro*, insect cell line, spore accumulation, infection rate

Submitted: 15.11.2025

Accepted: 10.12.2025

Introduction

Microsporidia are a large group of fungi-related spore-forming obligate intracellular parasites (Becnel, Andreadis, 2014). They are widespread in the environment, infecting representatives of almost all large groups of animals. The highest diversity of parasitic species is found among arthropods, most notably insects (Solter et al., 2012; Björnson, Oi, 2014). The entire life cycle of microsporidia takes place inside the host cell, except for the spore, through which the infection spreads from one host to another with zoonotic, foodborne and water-borne ways of transmission (Cali, Takvorian, 1999).

Since microsporidia cannot be cultivated outside of the host cell and working with a whole host organism is not always feasible, the field of microsporidia research relies heavily on cell culture techniques. *In vitro* cultivation is generally focused on species of economic and clinical importance and historically started with *Nosema bombycis* infection of *Bombyx mori* primary ovarian tissue culture (Trager, 1937). With the development of continuous insect cell lines, it has become possible to cultivate many species of microsporidia for extended periods. Among them there is a large group of biological control agents of agricultural pests such as *Paranosema locustae* (Khurad et al., 1991), *Vairimorpha necatrix* (Kurtti et al., 1990), *Nosema furnacalis* (Kurtti et al., 1994) and *Nosema mesnili* (Gupta, 1964). Microsporidia of clinical interest as pathogens of human (e.g. *Encephalitozoon cuniculi*, *E. hellem*, *E. intestinalis*, *Vittaforma corneae*, *Anncaliia algerae*, and *Trachipleistophora hominis*) are successfully maintained *in vitro* in various mammalian cell lines (Visvesvara, 2002; Molestina et al., 2014).

Some microsporidia from insects can be grown in mammalian cells including *Tubulinosema ratisbonensis* (Lowman, 2000) and *Anncaliia algerae* (Undeen, 1975).

The latter was propagated also in insect and fish cell cultures (Monaghan, 2011; Visvesvara, 2002; Undeen, 1975). In general, heterologous cell lines, differing in origin from the natural hosts, are widely used for *in vitro* cultivation of insect microsporidia. For example, *Paranosema locustae*, a parasite of grasshoppers has been successfully propagated in heterologous fat body cell line from a moth *Mythimna convecta* (Khurad et al., 1991) and honeybee-pathogenic microsporidia *Vairimorpha ceranae* cell culture model was developed using heterologous lepidopteran cell line IPL-LD-65Y, established from the ovaries of the gypsy moth *Lymantria dispar* (Gisder et al., 2011).

The microsporidium *N. bombycis* is a highly destructive pathogen in the sericulture industry, known for causing a fatal disease called pébrine (Hukuhara, 2018). In fact, the history of *in vitro* studies of microsporidian biology started with this pathogen (Trager, 1937). After the first experiments involving cultivation in primary tissue explants of *Bombyx mori*, it was subsequently maintained in different cell lines. Spodoptera frugiperda Sf21 and Antheraea eucalypti cell lines were first used to study basic biology and life cycle of *N. bombycis* (Kawarabata, Ishihara, 1984; Kawarabata, 2003). Recently, preference has been given to cell lines derived from *Bombyx mori* (like BmE-SWU1 and BmN-SWU1), a natural host of the microsporidium. *Bombyx mori* cell lines provide the most biologically relevant context for studying molecular infection mechanisms and host immune responses (Dong et al., 2021; Yu et al., 2021; Dong et al., 2022).

In this study we established a Sf9 cell line consistently infected with *N. bombycis*. We characterized the main parameters of infection process and long-term cultivation. Sf9 cell line, derived from the fall armyworm *S. frugiperda*, was

chosen due to its availability, ease of cultivating and ability to support propagation of *N. bombycis* and other pathogens (Huang et al., 2018a; Zheng et al., 2021). We quantified the percentage of infected Sf9 cells and the dynamics of parasite spore accumulation during the initial acute phase and long-term cultivation. Furthermore, we assessed the time necessary for the parasite to achieve complete colonization of the host cell culture and subsequent developing of its infectivity. Characterizing these infectious properties of *N. bombycis* within a long-term culture system provides a foundation for establishing microsporidia-resistant cell lines. Such resistance could be achieved through genetic modification using RNA interference, single-chain antibodies, or CRISPR/Cas9

technologies—methods that are currently under investigation for the development of resistant silkworm strains (Huang et al., 2018a; Huang et al., 2018b; Dong et al., 2019).

Also, a persistent cellular infection of this parasite in an insect cell culture can provide mass spore production under sterile conditions for research purposes. Since *N. bombycis* exhibits high virulence against such a dangerous forest defoliator as Siberian moth, *Dendrolimus sibiricus* and infects crop pests *Spodoptera litura* and *Helicoverpa armigera* (Pei et al., 2021; Rumiantseva et al., 2024), the development of a technological method for generation of spore biomass of this parasite may be in demand in plant protection systems.

Materials and methods

Infection of Sf9 cells with *Nosema bombycis* spores

Sf9 cell line was obtained from ECACC General Collection (ECACC 89070101). Cells were cultured in SF-900 III serum-free medium (SFM) (Thermo Fisher Scientific, MA, USA) in the adhesive culture at 27°C and routinely maintained according to the manufacturer's instructions. For infecting with microsporidia spores, we used cells in the mid-log phase growth with viability of over 90%. Viability of insect cells was estimated in the presence of an equal volume of 0.4% Trypan Blue solution with Luna II automated cell counter (Logos Biosystems, South Korea).

Nosema bombycis spores were obtained from the Uzbek Research Institute of Sericulture (UzNIISH) in Tashkent, Uzbekistan. Small subunit ribosomal RNA gene sequencing showed 100% identity to the type isolate of *N. bombycis* (Genbank accession # D85503) (Tokarev et al., 2019). Spores were isolated from infected *B. mori* larvae, purified and treated with antiseptic Multicide (Sante Pharm, Russia) as it was described previously (Dolgikh et al., 2022). To initiate primary cell infection spores were activated with 50 µl of 0.1M KOH water solution for 30 min and added to Sf9 cell suspension in SF-900 III SFM. Polar tube extrusion was observed within 5 min in 90% of spores. Infection efficiency was ensured by mixing insect cells with parasite spores on an orbital shaker at 50 rpm for 30 min at 27°C till no more extrusions of polar tubes were observed in a light microscope.

In all experiments, except for the primary infection, the infectious material was not the spores themselves, but a certain volume of the infected cell culture containing the calculated number of *N. bombycis* spores. Spores for most experiments were taken at a ratio of 10 spores per living cell, except for long-term infections and survival experiments, in which additional ratios of 1, 2.5, 5, and 7.5 spores per cell were taken.

For primary and long-term infections 6-well tissue culture treated plates were used with 1 ml suspension of 5×10^5 viable Sf9 cells in SF-900 III SFM in a well. For the survival and infectivity experiments, we used T25 tissue culture-treated flasks seeded with 5×10^6 viable cells, in addition to 6-well plates. Total volume of SFM was 4 ml. For primary infections, cells were detached from the wells of a 6-well plate every day

for a week (7 time points) after infection, in other cases only after one week.

The following parameters of the infected culture were used: a number of viable cells, percentage of infected cells and spore accumulation. Volumes of cell suspensions were measured to calculate actual numbers of cells and spores. Concentrations of viable cells were measured using a Luna II automated cell counter (Logos Biosystems, South Korea). To determine the infection rate, smears of infected cultures on glass slides were fixed with absolute methanol and stained with Giemsa's solution. Infected cells were counted under Carl Zeiss AxioImager M1 microscope.

Total number of spores accumulated in the culture (spore accumulation) was quantified, as following: Sf9 cells were detached from the culture surface by pipetting, disrupted by sonication at 50 kHz for 15 sec, and released spores were counted using a hemocytometer. Identification of the spore type and measurement of the size of spores was carried out using phase-contrast and DIC optics of Carl Zeiss AxioImager M1 microscope with an Axiocam 712 mono camera and Zen 3.2 blue edition software.

Immunoblotting and immunofluorescence microscopy

The process of heterologous expression of *N. bombycis* β -tubulin in bacteria, production and purification of polyclonal antibodies against *N. bombycis* β -tubulin, as well as methodology of immunofluorescent and immunoblotting assays were previously described (Senderskiy et al., 2021; Dolgikh et al., 2022).

Statistical analysis

Primary infection experiments were repeated seven times. Long-term infections were performed in 5 replicates and the infectivity experiment in triplicates. Results were provided as mean $\pm$ standard deviation.

ANOVA, followed by the Tukey Honestly Significant Difference post hoc test for pairwise comparisons, was used to detect changes between different variants. Statistical significance was set at $p < 0.05$. The number of viable cells in the control and infected cultures was compared using t-test ($p < 0.05$). T-test ($p < 0.05$) was also used to compare spore sizes.

Results

Primary infection of Sf9 cell culture

Sf9 cell culture in 6-well plates with 5×10^5 viable Sf9 cells in each well was initially infected with *N. bombycis* spores that have been artificially activated in a solution of 0.1 M KOH

according to Ohshima (Ohshima, 1964). The spore-to-cell ratio was 10:1, as it was found to be optimal for the establishment of microsporidia in cell culture (Trager, 1937). The spread of

infection was studied every day for a week with a reference to control (uninfected) cells.

In the control culture, cell density increased slowly during the first 3 days after seeding. Next 3 days cells proliferated rapidly each day significantly increasing cell density until they reached 100% confluence. Cell density on day 6 did not statistically differ from day 7, which indicated that the cell culture has entered the stationary phase. On day 8 the decreasing of viable cell quantity occurred due to depletion of one or more nutrients (Fig. 1A).

The growth pattern of infected culture resembled the uninfected one. First 3 days there was a slow propagation of cells, then on days 4–5 it accelerated and on day 6 it reached its maximum. A statistically significant difference between the infected and uninfected cell cultures was observed only on day 1 and day 7. In the first case, this can be explained by increased cell mortality at the onset of infection with microsporidia. Subsequently, on day 2 post infection, this effect disappeared,

and the number of living cells is restored to a level that was not statistically different from the control cell culture. Starting on day 7, a clear divergence between the infected and uninfected cultures was evident, reflecting the impact of parasitic growth on host cell viability (Fig. 1A).

The total spore accumulation remained relatively stable over a week (Fig. 1B). In the first 3 days, the spore count was approximately half of the amount used for infection (5×10^6). This is probably due to difficulty of counting empty spore shells. The majority of spores were initially located inside or attached to the surface of Sf9 cells. Only on day 6 post-infection the spore count exceeded the number of spores in initial inoculum. The total increase in spore number on day 7 was only 1.1-fold.

During first 3–4 days after initial infection, the number of infected cells increased, as intracellular stages actively developed, becoming more visible in a microscope (Fig. 1C). The percentage of infected cells (Fig. 1D) peaked on day 3 and

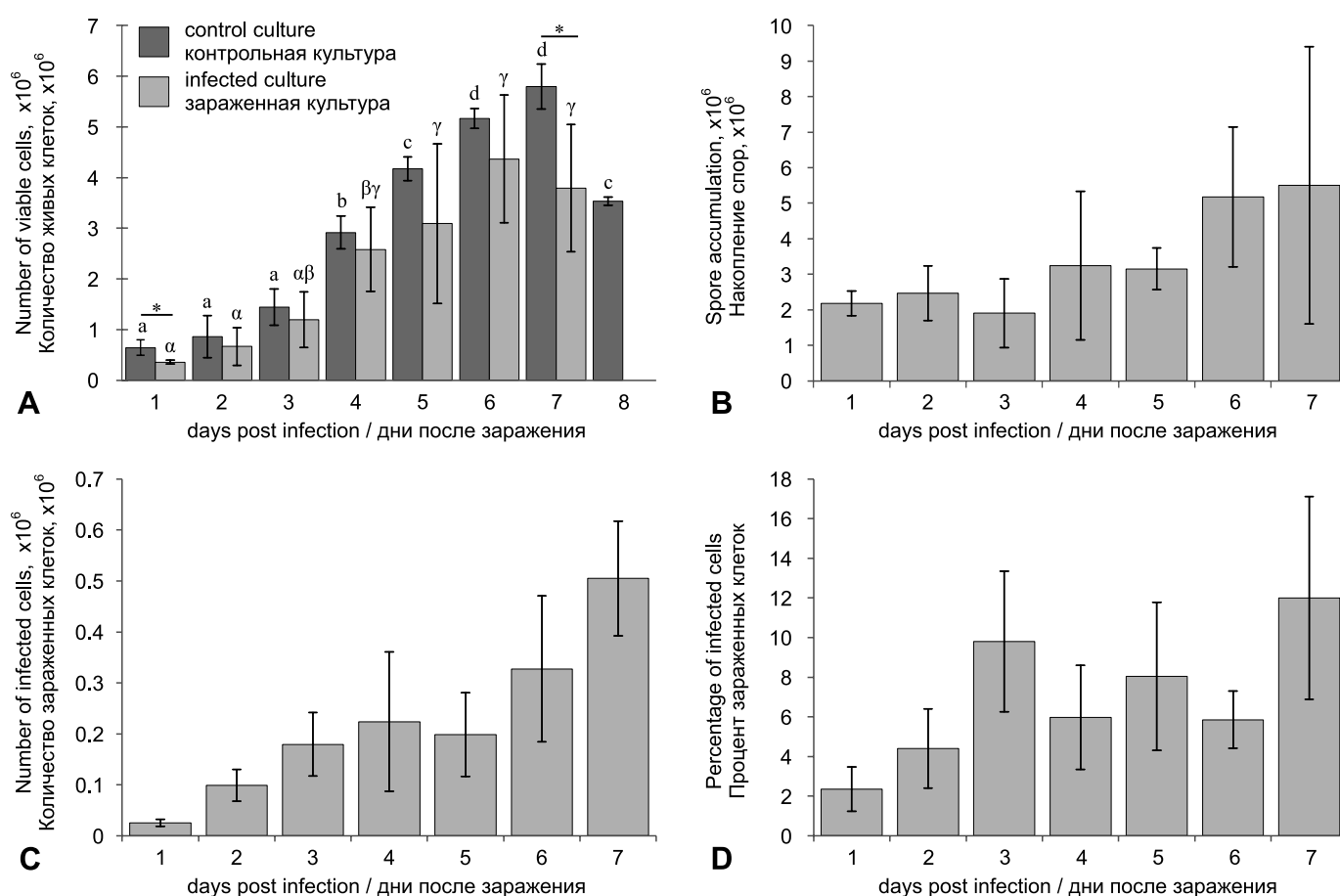


Figure 1. Sf9 cell culture over the first 7 days post-infection with *Nosema bombycis* artificially activated spores at a ratio 10 spores per cell: A – number of viable cells in the infected and uninfected cultures; B – total spore accumulation; C – number of infected cells; D – percentage of infected cells. Mean value and standard deviation are indicated. In histogram (A), different letters indicate significant differences between groups analyzed by one-way ANOVA, followed by the Tukey Honestly Significant Difference post hoc test ($p < 0.05$): Latin letters for the control culture and Greek letters for the infected culture. Asterisks denote statistically significant differences between control and infected cells compared using t-test ($p < 0.05$)

Рисунок 1. Sf9 клеточная культура первые 7 дней после заражения искусственно активированными спорами *Nosema bombycis* в соотношении 10 спор на клетку: А – количество живых клеток в зараженной и незараженной культуре; В – общее накопление спор; С – количество зараженных клеток; D – процент зараженных клеток. Указано среднее значение и стандартное отклонение. На гистограмме (А) разными буквами отмечены варианты, где различия между ними достоверно установлены с помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) и апостериорного теста Тьюки для определения достоверно значимых различий ($p < 0.05$): латинские буквы для контрольной культуры, греческие – для зараженной. Звездочкой отмечены статистически значимые различия между контрольными и зараженными клетками, выявленные с помощью t-критерия ($p < 0.05$)

then decreased, remaining relatively stable from day 4 to day 6. This plateau may be due to the high rate of uninfected cell proliferation during this period. Subsequently, after completion of sporogony, the parasite was able to colonize neighboring cells, and therefore the infection began to spread rapidly.

Immunoblotting of Sf9 cultures infected with *N. bombycis* spores demonstrated that immunochemical methods with antibodies specific to parasite β -tubulins may be applied to assess microsporidia growth (Dolgikh et al., 2022). These antibodies were shown to have cross-reactivity with insect and microsporidia β -tubulins since these proteins have more than 70% identity. To visualize accumulation patterns of *N. bombycis* β -tubulin during 7 days of the culture growth, whole protein samples were prepared from infected cells, separated by electrophoresis and blotted against anti- β -tubulin antibodies (Dolgikh et al., 2022).

The host and parasite tubulins could be differentiated on Western blots. They produced two parallel bands corresponding to slightly heavier, the host, and lighter, the parasite tubulin molecules (Fig 2). Western blot analysis revealed gradual increase in host protein from the day 1 to the day 7, proportional to the cell culture growth (Fig. 2). *N. bombycis* β -tubulin became slightly noticeable on the day 3 and continuously accumulated until the end of the investigated period.

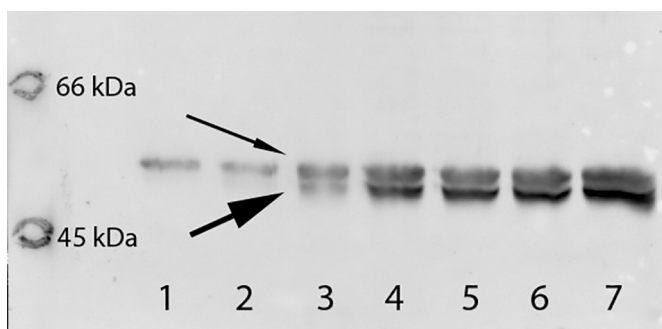


Figure 2. Western blot analysis of Sf9 cell culture over the first 7 days post-infection with *Nosema bombycis* spores using antibodies against the parasite β -tubulin. Specific staining of the microsporidian protein is indicated by thick arrows. Unspecific cross-reactivity of antibodies with *Spodoptera frugiperda* β -tubulin is indicated by thin arrows. Numbers correspond to days after infection

Рисунок 2. Вестерн-блот-анализ Sf9 культуры клеток, зараженной спорами *Nosema bombycis*, с антителами против паразитарного β -тубулина. Специфическое окрашивание белка микроспоридий указано толстыми стрелками. Неспецифическая перекрестная реакция антител с β -тубулином *Spodoptera frugiperda* указана тонкими стрелками. Цифры соответствуют дням после заражения

Long-term microsporidian infection

Nosema bombycis can persist in Sf9 insect cell culture following primary infection. In this study, the parasite was successfully subcultured for 6 months by weekly addition of healthy Sf9 cells to support its continuous propagation. Infected cell suspension, containing the counted number of spores was passaged to 5×10^5 fresh viable Sf9 cells in a well of 6-well plate at five different ratios: 1, 2.5, 5, 7.5 and 10 spores per cell.

At 7 days post-inoculation, higher infectious doses (5, 7.5 and 10 spores per cell) resulted in decrease in cell counts (Fig. 3A). Lower infection doses (1 and 2.5 spores per cell) had a minimal impact on viable cell counts, with no statistically significant differences from the control. After infection with the dose of 10 spore per cell, the number of viable cells did not differ between primary and long-term cultures. This suggests that activated spores and naturally fired spores from long-term culture had comparable effects on host cell viability. The total spore accumulation per well increased with increasing infectious dose from 1 to 7.5 spores per cell (Fig. 3B). At the dose of 10 spores per cell, the spore count was slightly lower. For infection dose 1 spore/cell, the number of accumulated spores increased 14.31-fold per week, whereas the higher dose (10 spores/cell) resulted in only a 6.47-fold increase (Fig. 3C). In contrast, during primary infection with 10 spores per cell, the spore count increased only 1.1-fold by day 7.

In long-term cultivation, the percentage of infected cells depended directly on the infectious dose (Fig. 3D). At the dose of 10 spores per cell, it was 2.591 times higher than in the primary infection. Thus, we can say that the parasite multiplied faster during long-term cultivation than during the primary infection.

Survival of infected cell culture

This experiment aimed to determine the fate of an infected culture in the absence of new host cells and to measure the time to complete host colonization by *N. bombycis*. For this purpose, 5×10^6 viable Sf9 cells in a T25 flask were inoculated with long-term-infected culture, containing 50×10^6 spores (spore-to-cell ratio 10:1). The suspension with 5×10^6 viable Sf9 cells from infected culture was passaged weekly in a new culture flask until the number of viable cells fell below this threshold.

The parasite was shown to almost completely suppress the growth of insect cell culture in the third week after infection (Fig. 4A). From this moment until the end of the experiment, the number of living cells remained at approximately the same low level. The percentage of infected cells (Fig. 4B) and the total number of spores (Fig. 4C) showed rapid growth in the second week of the experiment, reaching maximum values by week 5. In general, by week 3 the parasite almost completely mastered the host cells under these conditions.

The effect of the infectious dose on the survival of the cell culture was studied in 6-well plates seeded with 5×10^5 viable Sf9 cells in a well at five spore-to-cell ratios: 1, 2.5, 5, 7.5 and 10 spores per cell. The infected cultures were passaged three times at weekly intervals using 5×10^5 viable Sf9 cells. The results showed that a lower infectious dose slowed the decrease in the host cell growth rate (Fig. 4D). Furthermore, it also reduced the rate of spore accumulation (Fig. 4E) and percentage of infected cells (Fig. 4F). However, even at a minimum dose of 1 spore per cell, *N. bombycis* did not allow the survival of the cell line.

The infectivity of the microsporidium in long-term culture

Infected cultures were routinely maintained by weekly subculture with fresh viable cells to ensure continuous parasite propagation. Here we assessed changes in parasite infectivity when cultures were deprived of fresh host cells. An infected culture was maintained for 4 weeks without addition of viable cells in T25 culture flasks. Each week, an aliquot from this

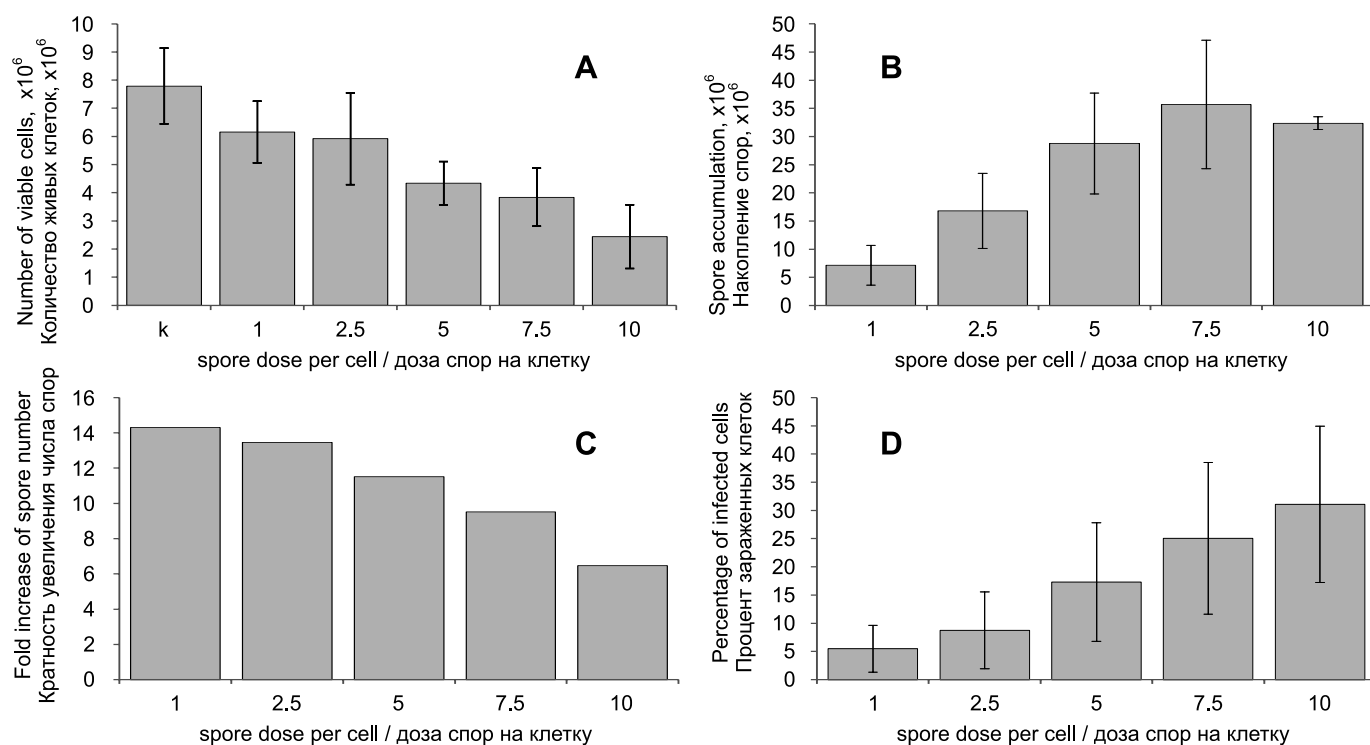


Figure 3. Effect of infectious dose on long-term *Nosema bombycis* culture parameters: A – number of viable cells; B – spore accumulation; C – fold increase of spore number; D – percentage of infected cells. Mean value and standard deviation are indicated

Рисунок 3. Эффект разных доз на параметры долговременной клеточной культуры *Nosema bombycis*: А – количество живых клеток; В – общее накопление спор; С – кратность увеличения количества спор; Д – процент зараженных клеток. Указано среднее значение и стандартное отклонение

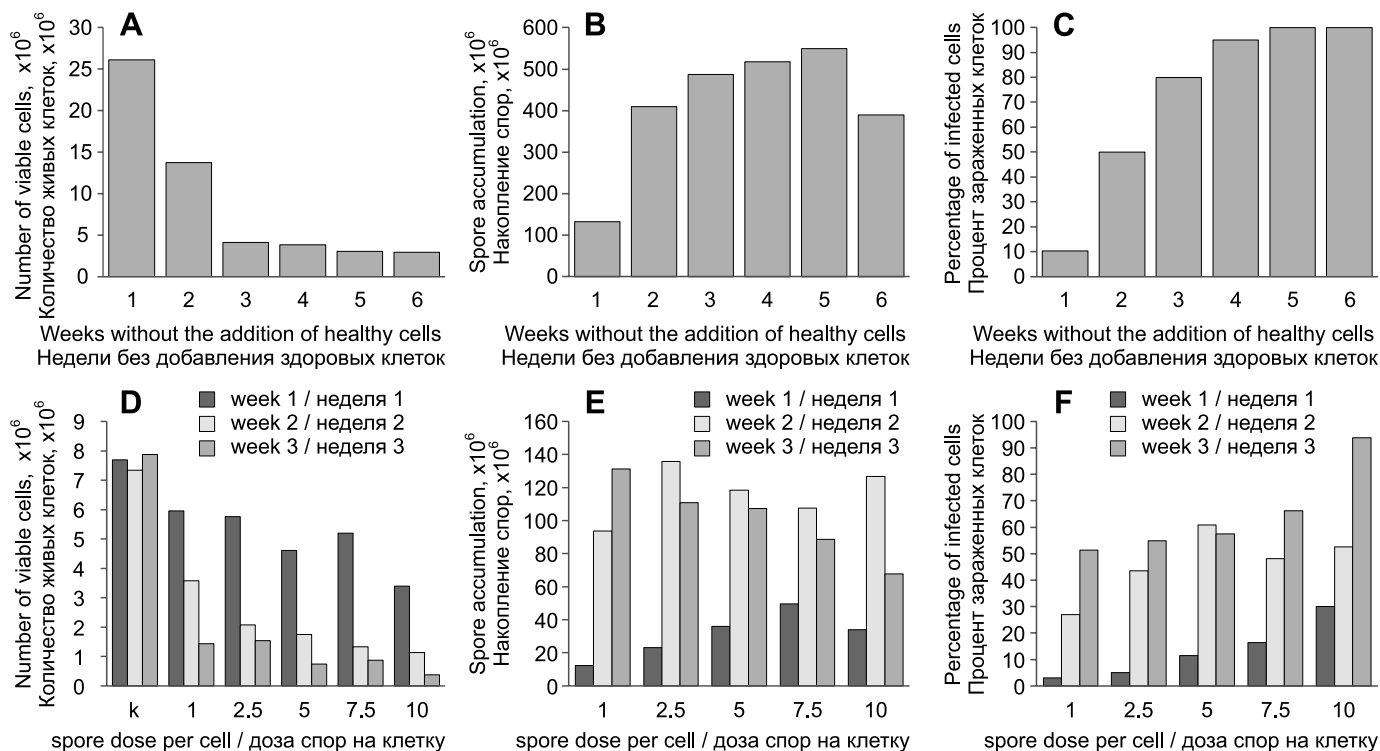


Figure 4. Sf9 cell culture infected with *Nosema bombycis* at a ratio 10 spores per cell over a 6-week cultivation without the addition of viable cells (A–C) and the effect of the initial infectious dose on culture survival (D–F). All cultures were maintained without addition of viable Sf9 cells: A, D – number of viable cells; B, E – spore accumulation; C, F – percentage of infected cells

Рисунок 4. Sf9 культура клеток, инфицированная *Nosema bombycis* в соотношении 10 спор на клетку в течение 6 недель без добавления жизнеспособных клеток (А–С), и влияние начальной инфекционной дозы на выживаемость культуры (D–F). Все культуры поддерживались без добавления жизнеспособных клеток Sf9: А, D – количество живых клеток; В, Е – накопление спор; С, F – процент зараженных клеток

aging culture (source culture) was used to inoculate fresh Sf9 cells (acceptor culture) in 6-well plates at a standard multiplicity of infection (10 spores per cell).

Following infection, the number of viable cells remained approximately at the same low level, regardless of the age (1–4 weeks) of the original infectious inoculum (Fig. 5A). Statistically significant differences were observed only between the uninfected control and all infected variants. It was found that *N. bombycis* from a two-week source culture exhibited peak infectivity. When infected with this two-week

culture, spore production and the percentage of infected cells in the acceptor culture approximately doubled, compared to infection with a younger one-week culture (Fig. 5B, C). In contrast, three- and four-week source cultures appeared to lose infectivity. The number of spores and the percentage of infected cells in the acceptor culture dropped sharply. This value never reached zero, probably because a significant number of pre-infected cells were carried over with the inoculum, as the source culture was nearly 100% infected at the time of sampling.

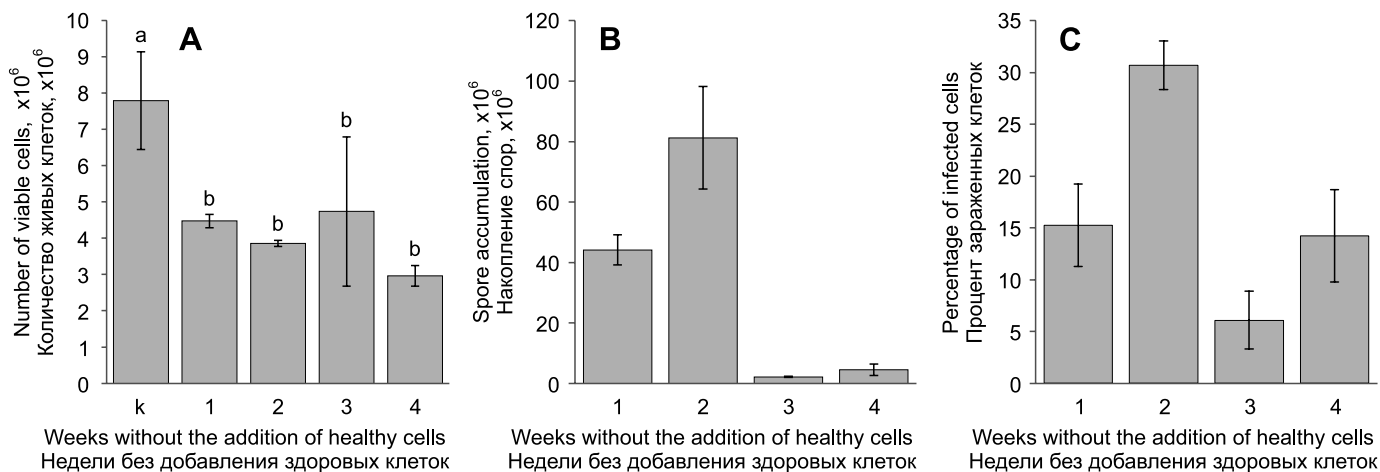


Figure 5. Sf9 cell culture parameters following infection with *Nosema bombycis* from cultures maintained without fresh viable cells for 1–4 weeks: A – number of viable cells; B – spore accumulation; C – percentage of infected cells. Mean value and standard deviation are indicated. In histogram (A), different letters indicate significant differences between groups analyzed by one-way ANOVA, followed by the Tukey Honestly Significant Difference post hoc test ($p < 0.05$)

Рисунок 5. Параметры Sf9 клеточной культуры после заражения *Nosema bombycis* из культур, содержавшихся без добавления свежих жизнеспособных клеток 1–4 недели: А – количество живых клеток; В – общее накопление спор; С – процент зараженных клеток количество живых клеток. Указано среднее значение и стандартное отклонение. На гистограмме (А) разными буквами отмечены варианты, где различия между ними достоверно установлены с помощью однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA) и апостериорного теста Тьюки для определения достоверно значимых различий ($p < 0.05$)

Spores dimorphism

Sporogonial dimorphism is known to exist in the life cycle of *N. bombycis* (Iwano, Ishihara, 1991). In our study, we also observed the parallel formation of two types of spores, one with a thin wall and the other with a thicker one (Fig. 6). These spore types appear to correspond to the previously described primary and environmental spores, respectively (Kawarabata, 2003). Thin-walled spores were observed on the second day of primary infection, whereas thick-walled spores appeared only after the third day, which is consistent with published data. At later stages of primary infection, as well as during long-term infection, these spores occurred simultaneously in approximately equal quantities. It is difficult to accurately estimate the proportion of these spore types because they are

very similar to each other. The differences become clearly visible only at high microscope magnifications using phase contrast optics, or DIC.

The sizes of the spores are given in the table (Table 1). A statistically significant difference is observed only in width. Primary spores are more pyriform, while environmental spores are more ellipsoidal. Under phase-contrast microscopy, primary spores appeared dark, which may indicate that they had already germinated (polar tube extruded), while environmental spores appeared bright, suggesting they were undischarged.

Spores from a long-term culture were isolated, purified, and successfully used to infect healthy Sf9 cells after activation.

Table 1. *Nosema bombycis* spore sizes

	Number of spores examined	length	width
Primary spores (thin-walled)	35	3.943 ± 0.522	2.284 ± 0.348
Environmental spores (thick-walled)	37	3.796 ± 0.279	2.138 ± 0.159

Таблица 1. Размер спор *Nosema bombycis*

	Количество измеренных спор	длина	ширина
Споры для передачи инфекции от клетки к клетке (тонкостенные)	35	3.943 ± 0.522	2.284 ± 0.348
Споры, передающие инфекцию через внешнюю среду (толстостенные)	37	3.796 ± 0.279	2.138 ± 0.159

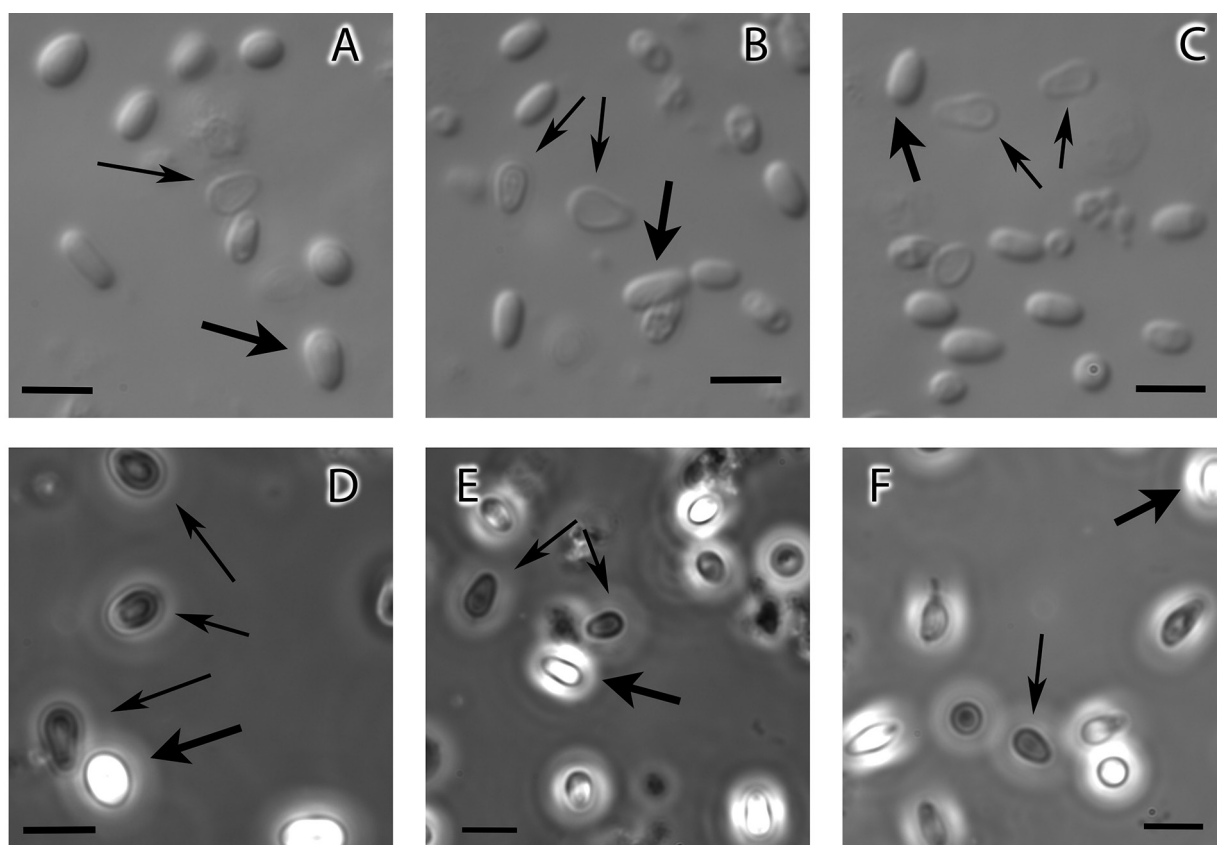


Figure 6. Spores of *Nosema bombycis*: environmental spores are indicated by thick arrows; primary spores are pointed by thin arrows. Spores are visualized in differential interference contrast (DIC) (A–C) and phase-contrast optics (D–F). Scale bars 5 μ m

Рисунок 6. Споры *Nosema bombycis*: толстостенные споры обозначены толстыми стрелками, тонкостенные (первичные) — тонкими стрелками. Споры визуализированы в дифференциальном интерференциальном контрасте (ДИК) (A–C) и фазово-контрастной оптике (D–F). Масштабные линейки 5 мкм

Discussion

In this study it was demonstrated that the Sf9 cell line not only can be successfully infected with *N. bombycis* spores, as previously known, but is also suitable for continuous propagation of the parasite. This system can serve as a model for studying cellular mechanisms of resistance to nosematosis. It can also be promising for mass-production of spores of such insect pests as *Dendrolimus sibiricus*, *Spodoptera litura* and *Helicoverpa armiger*, to be used as biological control agents in plant protection.

As result of our studies, the dynamics of host cell reproduction was clarified, which is important for establishing parameters of culturing. Cell growth in the infected culture stopped on the day 6 after seeding, a day earlier than in the control, despite the fact that only 12 % of the cells were infected. We believe that this occurs due to accelerated depletion of the nutrients in infected cultures, and that one week would be an optimal period for subculture.

In long-term infection experiments, the use of small infectious doses (1 and 2.5 spores per cell) did not have a pronounced effect on the proliferation rate of host cells, which reached 100 % confluency 7 days after inoculation and also required subculture. Regardless of the infectious dose, the need to introduce healthy cells into the culture during passaging remains. Otherwise, the population of viable Sf9 cells decreased sharply over the next 2 weeks, and the parasite itself lost its infectivity after the third week. With weekly

subculturing a long-term cell culture, the percentage of infected cells and spore accumulation remained approximately the same, corresponding to the dose of infectious material (a volume of infected culture containing a calculated titer of spores).

It was found out that the life cycle of this microsporidium includes production of 2 types of spores, environmental spores, and the ones, called “primary spores”, that are used for infection of neighboring cells (Iwano and Ishihara, 1991). We also recorded the presence of these two spore types. Environmental and primary spores differ slightly in shape and size, which makes the task of their separate counting in a hemocytometer very labor-intensive, so we did not differentiate these spore types. However, the question of whether cultured cells can be infected by environmental spores, requires further investigation.

As an alternative indicator of infection development, we assessed changes in *N. bombycis* β -tubulin concentration. Tubulin levels increased significantly during primary infection, while the total number of spores increased only a little bit, suggesting that this increase is associated with proliferation of intracellular stages, not spores.

While primary infection of Sf9 cell line with *N. bombycis* is convenient for testing susceptibility of genetically modified cells to this parasite over a short period, long-term cell culture

can provide a controlled model of microsporidian spread throughout the host body.

Basing on the data obtained, we can recommend the use of minimal infectious doses of 1 and 2.5 spores per cell, which provide relatively high rates of the parasite multiplication while having the least impact on the viability of host cells.

To maintain the infection, researchers often use a spore-to-cell ratio of 10:1 or greater to maximize infection rates (Jaronskiy, 1984). According to our data, the maximal accumulation of spores was observed at the ratio of 7.5 spores per cell. Furthermore, when infecting healthy Sf9 cells, it

is preferable to use a two-week-old cell culture as the most infectious. An essential advantage of producing *N. bombycis* spores in cell cultures is sterility of the resulting infectious material.

In conclusion, our study has established the optimal conditions for the long-term maintenance of *N. bombycis* in Sf9 cells. By determining the baseline parameters for culture viability and infectivity, and by carefully optimizing the infectious spore dose, this model can serve as a versatile and reliable tool for both the mass production of spores and for molecular studies of host-parasite interactions.

Acknowledgments

Authors are grateful to Dr. Yuliya Sokolova (University of George Washington, Baton Rouge, USA) for extensive reviewing the manuscript.

This research was funded by the Russian Science Foundation (RSF # 23-16-00-247).

References

- Becnel JJ, Andreadis TG (2014) Microsporidia in Insects. In: Weiss LM, Becnel JJ (eds) *Microsporidia: Pathogens of Opportunity*, 1st ed. John Wiley and Sons Inc.: Hoboken, NJ, USA. 521–570. <https://doi.org/10.1002/9781118395264.ch21>
- Bjørnson S, Oi D (2014) Microsporidia biological control agents and pathogens of beneficial insects. In: Weiss LM, Becnel JJ (eds) *Microsporidia: Pathogens of Opportunity*, 1st ed. John Wiley and Sons Inc.: Hoboken, NJ, USA. 635–670. <https://doi.org/10.1002/9781118395264.ch25>
- Cali A, Takvorian PM (1999) Developmental morphology and life cycles of the microsporidia. In Wittner M, Weiss L (eds) *The Microsporidia and Microsporidiosis*. John Wiley and Sons Inc.: Washington, DC, USA. 85–128. <https://doi.org/10.1128/9781555818227.ch3>
- Dolgikh VV, Senderskiy IV, Zhuravlyov VS, Ismatullaeva DA, Mirzakhodjaev BA (2022) Molecular detection of microsporidia *Vairimorpha ceranae* and *Nosema bombycis* growth in the lepidopteran Sf9 cell line. *Protistology* 16:21–29. <https://doi.org/10.21685/1680-0826-2022-16-1-3>
- Dong Z, Long J, Huang L, Hu Z et al (2019) Construction and application of an HSP70 promoter-inducible genome editing system in transgenic silkworm to induce resistance to *Nosema bombycis*. *Appl Microbiol Biotechnol* 103(23–24):9583–9592. <https://doi.org/10.1007/S00253-019-10135-3>
- Dong Z, Zheng N, Hu C, Deng B et al (2021) *Nosema bombycis* microRNA-like RNA 8 (Nb-milR8) increases fungal pathogenicity by modulating BmPEX16 gene expression in its host, *Bombyx mori*. *Microbiol Spectr* 9(2):e01048-21. <https://doi.org/10.1128/Spectrum.01048-21>
- Dong Z, Gao N, Deng B, Huang X et al (2022) Stable transformation of fluorescent proteins into *Nosema bombycis* by electroporation. *Parasit Vectors* 15(1):141. <https://doi.org/10.1186/s13071-022-05236-4>
- Gisder S, Möckel N, Linde A, Genersch E (2011) A cell culture model for *Nosema ceranae* and *Nosema apis* allows new insights into the life cycle of these important honey bee-pathogenic microsporidia. *Environ Microbiol* 13:404–413. <https://doi.org/10.1111/j.1462-2920.2010.02346.x>
- Gupta SK (1964) Cultivation of *Nosema mesnili* Paillot (microsporidia) in vitro. *Curr Sci* 33:407–408
- Huang Y, Zheng S, Mei X, Yu B et al (2018a) A secretory hexokinase plays an active role in the proliferation of *Nosema bombycis*. *PeerJ* 21(6):e5658. <https://doi.org/10.7717/peerj.5658>
- Huang Y, Chen J, Sun B, Zheng R et al (2018b) Engineered resistance to *Nosema bombycis* by in vitro expression of a single-chain antibody in Sf9-III cells. *PLoS ONE* 13:e0193065. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0193065>
- Hukuhara T (2018) The epizootiology of pebrine, one of the great scourges of sericulture. *J Biochem Biotechnol* 1(1):1–3. <https://doi.org/10.35841/Biochemistry-Biotechnology.1000102>
- Iwano H, Ishihara R (1991) Dimorphism of spores of *Nosema spp.* in cultured cell. *J Invertebr Pathol* 57:211–219. [https://doi.org/10.1016/0022-2011\(91\)90119-B](https://doi.org/10.1016/0022-2011(91)90119-B)
- Jaronski ST (1984) Microsporidia in Cell Culture. *Adv Cell Cult* 18:183–229. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-007903-2.50011-8>
- Kawarabata T (2003) Biology of Microsporidians infecting silkworm, *Bombyx mori* in Japan. *Journal of Insect Biotechnology and Sericology* 72(1):1–32. <https://doi.org/10.11416/jibs.72.1>
- Kawarabata T, Ishihara R (1984) Infection and development of *Nosema bombycis* (Microsporida: Protozoa) in a cell line of *Antheraea eucalypti*. *J Invertebr Pathol* 44:52–62
- Khurad AM, Raina SK, Pandharipande TN (1991) In vitro propagation of *Nosema locustae* using fat body cell line derived from *Mythimna convecta* (Lepidoptera: Noctuidae). *J Protozool* 38(6):91S-93S
- Kurti TJ, Munderloh UG, Noda H (1990) *Vairimorpha necatrix*: Infectivity for and development in a lepidopteran cell line. *Journal Invertebr Pathol* 55(1):61–68. [https://doi.org/10.1016/0022-2011\(90\)90033-3](https://doi.org/10.1016/0022-2011(90)90033-3)
- Kurti TJ, Ross SE, Liu Y, Munderloh UG (1994) In Vitro Developmental Biology and Spore Production in *Nosema furnacalis* (Microspora: Nosematidae). *J Invertebr Pathol* 63(2):188–196. <https://doi.org/10.1006/jipa.1994.1035>
- Lowman PM, Takvorian PM, Cali A (2000) The effects of elevated temperatures and various time-temperature combinations on the development of *Brachiola (Nosema) algerae* N. Comb. in mammalian cell culture. *J Eukaryot Microbiol* 47: 221–234. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.2000.tb00041.x>
- Molestina R, Becnel JJ, Weiss LM (2014) Culture and Propagation of Microsporidia In: Weiss LM, Becnel JJ (eds) *Microsporidia: Pathogens of Opportunity*, 1st ed. John

- Wiley and Sons Inc.: Hoboken, NJ, USA. 457–467. <https://doi.org/10.1002/9781118395264.ch18>
- Monaghan SR, Rumney RL, Vo NT, Bols NC, Lee LE (2011) In vitro growth of microsporidia *Anncaliia algerae* in cell lines from warm water fish. *In Vitro Cell Dev Biol Anim* 47:104–113. <https://doi.org/10.1007/s11626-010-9366-3>
- Ohshima K (1964) Effect of potassium ion on filament evagination of spores of *Nosema bombycis* as studied by neutralization method. *Annot Zool Jpn* 37:102–103
- Pei B, Wang C, Yu B, Xia D et al (2021) The First Report on the Transovarial Transmission of Microsporidian *Nosema bombycis* in Lepidopteran Crop Pests *Spodoptera litura* and *Helicoverpa armigera*. *Microorganisms* 9:1442. doi: 10.3390/microorganisms9071442
- Rumiantseva AS, Ageev AA, Ignatieva AN, Yakimova ME et al (2024) Microsporidia-cypovirus interactions during simultaneous infection of the tree defoliator *Dendrolimus sibiricus* (Lepidoptera: Lasiocampidae). *J Invertebr Pathol* 207:108199. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2024.108199>
- Senderskiy IV, Ignatieva AN, Kireeva DS, Dolgikh VV (2021) Production of polyclonal anti- β -tubulin antibodies and immunodetection of *Vairimorpha* (*Nosema*) *ceranae* (Opisthosporidia: Microsporidia) proliferative stages in the mid-guts of *Apis mellifera* and in the Sf9 cell culture. *Protistology* 15(1):3–9. <https://doi.org/10.21685/1680-0826-2021-15-1-1>
- Solter LF; Becnel JJ, Oi DH (2012) Microsporidian entomopathogens. In: Vega FE, Kaya HK (eds) *Insect Pathology*, 2nd ed. Elsevier Inc.: Amsterdam, The Netherlands. 221–263
- Tokarev YS, Mirzahodjaev BA, Senderskiy IV, Malyshev SM et al (2019) Multilocus genotyping of *Nosema bombycis* infecting silkworm *Bombyx mori* in Uzbekistan. Abstr. IV All-Russian Plant Protection Congress. 231
- Trager W (1937) The hatching of spores of *Nosema bombycis* Nägeli and the partial development of the organism in tissue cultures. *J Parasitology* 23(2):226–227. <https://doi.org/10.2307/3272075>
- Undeen AH (1975) Growth of *Nosema algerae* in pig kidney cell cultures. *J Protozool* 22(1):107–110. <https://doi.org/10.1111/j.1550-7408.1975.tb00951.x>
- Visvesvara, GS (2002) In vitro cultivation of microsporidia of clinical importance. *Clin Microbiol Rev* 15:401–413. <https://doi.org/10.1128/CMR.15.3.401-413.2002>
- Yu B, Yang Q, Wei J, Pan G et al (2021) UDP-Glucosyltransferases Induced by *Nosema bombycis* Provide Resistance to Microsporidia in Silkworm (*Bombyx mori*). *Insects* 12:799. <https://doi.org/10.3390/insects12090799>
- Zheng S, Huang Y, Huang H, Yu B et al (2021) The role of NbTMP1, a surface protein of sporoplasm, in *Nosema bombycis* infection. *Parasit Vectors* 14:81. <https://doi.org/10.1186/s13071-021-04595-8>

Вестник защиты растений, 2026, 109(1), с. 89–97

OECD+WoS: 2.08+DB (Biotechnology & Applied Microbiology), 1.06+QU (Microbiology)

<https://doi.org/10.31993/2308-6459-2026-109-1-17525>

Полнотекстовая статья

ЗАРАЖЕНИЕ И ДОЛГОВРЕМЕННОЕ КУЛЬТИВИРОВАНИЕ МИКРОСПОРИДИИ *NOSEMA BOMBYCIS* В Sf9 КУЛЬТУРЕ КЛЕТОК НАСЕКОМЫХ

И.В. Сендерский^{1*}, В.В. Долгих¹, Д.А. Исмагуллаева², Б.А. Мирзаходжаев²

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

²Узбекский научно-исследовательский институт шелководства, Ташкент, Узбекистан

*ответственный за переписку, e-mail: senderskiy@mail.ru

Микроспоридия *Nosema bombycis* имеет важное экономическое значение как возбудитель пембины шелкопряда, а также как потенциальный агент биологической борьбы с чешуекрылыми вредителями, такими как *Dendrolimus sibiricus*. В данном исследовании споры *N. bombycis* были выделены из зараженных гусениц *Bombyx mori*. После искусственной стимуляции в 0.1 М растворе КОН их инокулировали в клеточную линию Sf9 для инициирования непрерывной пролиферации паразита. Через 7 дней после первичного заражения в инфицированную культуру были добавлены свежие клетки Sf9, что привело к созданию долговременной, постоянно инфицированной культуры. Мы количественно оценили процент зараженных клеток и динамику накопления спор как в течение первых семи дней после заражения активированными спорами, так и при длительном культивировании, а также определили пределы выживаемости клеток и инфекционности зараженной культуры. Проведенные исследования позволили предложить ключевые параметры для использования данной системы «хозяин-паразит» в качестве модели для изучения нозематоза и механизмов устойчивости, а также для массового получения спор в целях защиты растений.

Ключевые слова: микроспоридии, in vitro, клеточная линия насекомых, накопление спор, уровень заражения

Поступила в редакцию: 15.11.2025

Принята к печати: 10.12.2025

MONITORING OF THE CITRUS GREENING DISEASE (HUANGLONGBING) IN RELATION TO ENVIRONMENTAL FACTORS IN PAKISTAN

S. Bashir¹, M. Mubeen¹, Y. Iftikhar^{1*}, M.A. Zeshan¹, H. Safdar¹,
M.A. Shabbir¹, U. Shahzad², A. Sajid¹

¹Department of Plant Pathology, College of Agriculture, University of Sargodha, Sargodha, Pakistan

²Department of Plant Pathology, University of Layyah, Layyah, Pakistan

*corresponding author, e-mail: yasir.iftikhar@uos.edu.pk

The environment plays a crucial role in disease development and their outbreaks. Understanding the pattern of disease progression requires close examination of environmental factors, which are strongly associated with disease severity. This study aimed to investigate the relationship between severity of the citrus greening disease, also known as Huanglongbing, and ecological variables specifically maximum and minimum temperatures, rainfall, and relative humidity using correlation and regression analysis. The analysis showed a significant correlation between the disease severity and these environmental factors. Correlation and regression equations were employed to develop a predictive model for disease progression. Results indicated that environmental conditions significantly influenced symptom expression, contributing to disease severity. The coefficient of determination (R^2) values in regard to temperature dependence for the three citrus varieties i.e. Kinnow, Feutrell's Early, and Mosambi were 75 %, 82 %, and 83 %, respectively. These findings confirm that environmental factors play a substantial role in the progression of Huanglongbing. The developed model can be applied to guide effective disease management strategies.

Keywords: Huanglongbing, environmental factors, correlation, regression

Submitted: 29.07.2025

Accepted: 07.12.2025

Introduction

The remarkable role of the citrus greening disease, also known as Huanglongbing (HLB), in citrus decline was noticed in major citrus-growing states of the USA in recent years where HLB has significantly damaged citrus plantations, leading to substantial losses in production (Mubeen et al., 2024). HLB is caused by a non-culturable, gram-negative bacterium that is transmitted through citrus psyllids as vectors and vegetative propagation. Environmental conditions influence the prevalence of various isolates of the HLB-associated bacterium and the corresponding strains of citrus psyllids in citrus-growing regions worldwide. The disease has caused considerable losses in both fruit quality and yield (Iftikhar et al., 2024, Hassan et al., 2025) and the average lifespan of citrus plantations has been reduced to 7–10 years (Jia et al., 2017). HLB continues to be a major concern for citrus production in key citrus-producing countries. In the USA, Florida the largest citrus-producing state has suffered economic losses exceeding \$5 billion due to HLB (Li et al., 2020). Once established in orchards, disease outbreaks are largely driven by abiotic factors; since 2005, the Florida citrus industry has experienced a 74 % decline in production due to HLB outbreaks. Predicting the progression of disease incidence and severity is crucial for forecasting conditions conducive to outbreaks. A case

study in Florida showed that, after a slow initial progression, the disease spread at twice the rate and reached nearly 100 % infection within 5 years (Singerman, Useche, 2016). This highlights the need to consider environmental factors when developing management strategies for HLB. The correlation between environmental factors and HLB incidence and severity has also been reported under Pakistani conditions (Iftikhar et al., 2017). Environmental factors significantly influence the development and transmission efficiency of citrus psyllid populations (Manjunath et al., 2008). Spatial and temporal assessments have been used to track HLB spread (Bashir et al., 2023). Understanding the relationship between environmental conditions and both disease progression and vector populations is essential for designing effective management strategies (Li et al., 2020). Several studies have highlighted these correlations in Sargodha (Punjab), Pakistan (Sajid, 2022). However, no published literature exists on HLB severity progression in newly established citrus plantations in southern Punjab, particularly in Layyah district. Therefore, this study offers novel insights into disease progression under the prevailing environmental conditions of Layyah, with the aim of developing a disease predictive model.

Materials and Methods

Field Surveys

A field survey was conducted in District Layyah to monitor severity of HLB and associated environmental factors in three citrus varieties: Kinnow, Feutrell's Early, and Mosambi, referred to as variety 1, 2, and 3, respectively. The geographical coordinates of Layyah are 30.964750° N latitude and 70.939934° E longitude. The city of Layyah is located approximately 120 km northwest of Multan and 125 Km north of Dera Ghazi Khan. Disease incidence and disease severity were recorded and affected citrus plants were marked for future observations (Bashir et al., 2025).

Disease Severity Index

Disease severity on selected citrus trees in District Layyah was assessed over 2 years (2021–2022) using the rating

scale (Table 1) proposed by Akhtar and Ahmed (1999). The observations were made from January 2021 to December 2022 at 30 days interval, recording both disease severity and environmental conditions.

Data analysis

Environmental data, including maximum and minimum temperatures, rainfall and relative humidity were obtained from the Meteorological Section of Agriculture Department in District Layyah. Disease severity and environmental factors were analyzed using correlation and regression analysis to develop a disease predictive model for HLB progression. The analysis was performed by using Statistix 8.1 and SPSS software.

Table 1. Rating scale of Huanglongbing severity (Akhtar, Ahmed, 1999)

Rating scale	Description
0	No symptoms
1	Up to 25 % of twigs and leaves with blotchy mottle symptoms
2	25 to 50 % of canopy with color inversion and lopsided fruit symptoms
3	51 to 75 % tree dieback
4	Over 75 % tree dieback

Таблица 1. Шкала оценки степени поражения цитруса позеленением цитрусовых (Akhtar, Ahmed, 1999)

Балл оценки	Описание
0	Нет симптомов
1	До 25 % листьев и побегов с симптомами крапчатости
2	От 25 до 50 % посадок с симптомами инверсии цвета и однобокого плода
3	От 51 до 75 % отмирания деревьев
4	Более 75 % отмирания деревьев

Results

The effect of weather variables on HLB development in citrus plantations was assessed using regression analysis, which quantified the influence of temperature, rainfall and relative humidity on disease. The analysis compared the responses of 3 citrus varieties to different environmental factors associated with HLB. According to the regression results, all 3 cultivars showed a significantly negative relationship between maximum temperature and HLB (Figure 1).

The regression graphs clearly showed that HLB severity tends to decrease with an increase in maximum temperature and the varietal response followed the same trend. The slopes of regression lines indicate the relative response of varieties to maximum temperature; variety 3 exhibited strongest response, with the steepest slope (-2.93) and coefficient of determination (R^2) of 83 %. A strong relationship was also observed in varieties 2 and 1, with slope values of (-2.77 and -2.63) and R^2 values (80 and 77 %), respectively. The steep slope of variety 3 indicates a pronounced decrease in HLB as temperature increases. Overall trend of increasing temperature was similar for declining in HLB severity either for maximum and minimum temperature. There was consistency in all 3 cultivars with steep, steeper and steepest slopes, respectively showing strongly negative relationship for disease development with increase in minimum temperatures (Figure 2).

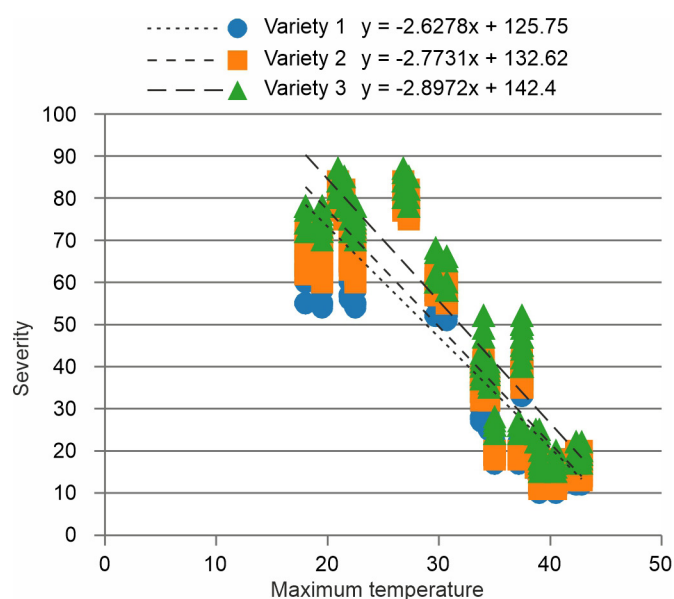


Figure 1. Relationship between maximum temperature and Huanglongbing severity in three citrus varieties

Рисунок 1. Связь между максимальной температурой и степенью поражения трёх сортов цитруса позеленением цитрусовых

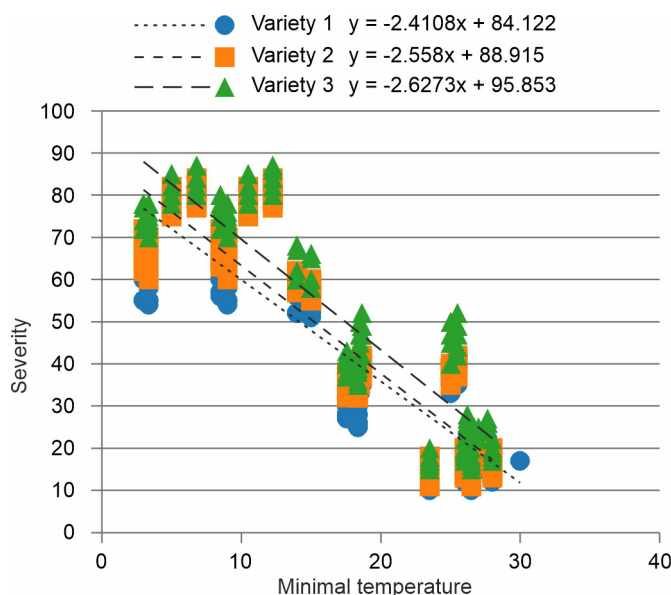


Figure 2. Relationship between minimal temperature and Huanglongbing severity in three citrus varieties

Рисунок 2. Связь между минимальной температурой и степенью поражения трёх сортов цитруса позеленением цитрусовых

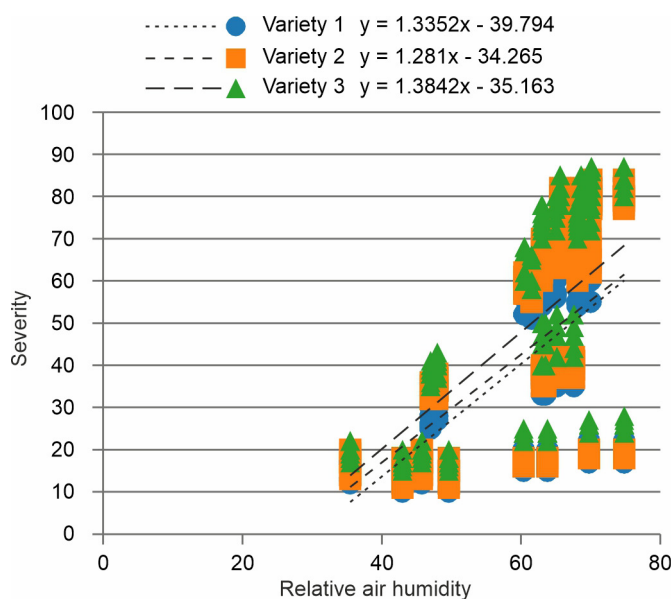


Figure 3. Relationship between relative air humidity and Huanglongbing severity in three citrus varieties

Рисунок 3. Связь между относительной влажностью воздуха и степенью поражения трёх сортов цитруса позеленением цитрусовых

The respective values for R^2 indicate the fitness of the relationship with 75, 82 and 83 %, respectively for varieties 1, 2 and 3.

The relationship between HLB and relative air humidity (RH) was illustrated using regression trend lines for 3 cultivars. A positive relationship was observed between RH & HLB; with the disease severity elevating with the increase in RH. The more responsive variety was 3 followed by 1 and 2, respectively. The fitness of the regression model was moderate for RH as R^2 values ranged from 0.31–0.35, for 3 varieties. The steepness values were positive for all varieties; with the steepest slope depicted by variety 3. The slope values indicate the relative increase in HLB severity with 1 unit increase in RH. The correlation coefficient (r) values range from 0.56–0.59, indicating increasing trend with observations in red color with rise in relative humidity (Figure 3).

Rainfall negatively influenced HLB severity, as evident from the regression trend lines that a relative increase in rainfall leads to a decrease in severity of the disease. The fitness of the model was weak showing R^2 values 0.16, 0.17 and 0.19, respectively for 3 varieties. The strongest varietal response was given by variety, 3 followed by 2 and 1, respectively. There were negative values of coefficient correlation for rainfall and HLB severity (-0.40, -0.44 and -0.042) (Figure 4).

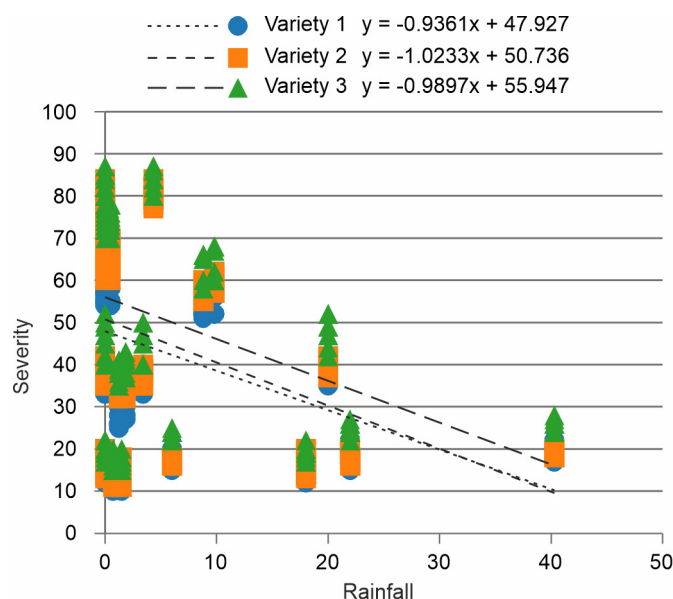


Figure 4. Relationship between rainfall and Huanglongbing severity in three citrus varieties

Рисунок 4. Связь между осадками и степенью поражения цитруса трёх сортов позеленением цитрусовых

Discussion

The outcomes of the present experiment signify the influence of weather variables i.e. temperature (maximum and minimum), relative humidity, rainfall and wind speed on Huanglongbing (HLB) development and severity. Both maximum and minimum temperature had a significantly negative impact on HLB severity. The strongly negative correlation indicated decrease in disease severity with increase in temperature. These findings are in line with earlier studies depicting that weather conditions influence activities of the pathogen and its vector. Godefroid (2023) found the highest

psyllid population infestation and subsequent incidence of HLB during winter, early and late summer seasons which have moderate temperatures. Temperature plays a vital role in symptom expression of citrus greening disease which is more obvious with decreasing temperature (Tipu et al., 2021). The areas with elevated temperatures exhibited more disease intensity of HLB because of high transmission efficiency of the vector and pathogen colonization ability in the host (Li et al., 2021). Hussain et al. (2022) recorded the psyllid population from HLB affected orchards, pointing out that there

was a reduced number of insects at temperature extremes due to increase in mortality. Due to a limited number of insect vector, the transmission efficiency also decreased; the ability of the pathogen *Candidatus liberibacter asiaticus* (CLAs) to multiply also decreases inside the host plant at high temperature (Hosseinzadeh and Heck, 2023). Huanglongbing was decreased due to increase in temperature because it has significant impact on CLAs, vector and plant behavior (Thakuria et al., 2023). The causal organism of HLB is affected at raised temperature as the bacterial ability to multiply seems to be inhibited above 35 °C; consequently, interruption with plant physiology decreases that results in less disease incidence (Zheng et al., 2024). Prolonged exposure at higher temperature for longer time causes loss in bacterial viability and its capacity for colonization in phloem of the host plant (Mishra and Ghanim, 2022). It was noted from the phloem studies that movement of photosynthates in phloem portion of vascular bundle increases result in low persistence of the bacterial pathogen inside the phloem that ultimately reduces the incidence of HLB (Raiol-Junior et al., 2021). High temperature boosts the underlying resistance mechanism of host plant and restricts the CLAs movement by triggering the heat-shock proteins and enhancing quantity of secondary metabolites (Shelake et al., 2024). The metabolism of host plants gets faster with increase in temperature that helps in healing of the phloem tissues destructed due to pathogen invasion that leads to mitigation of HLB (Limayem et al., 2024). CLAs latent period inside the vector is reduced at high temperature which disrupts its lifecycle and extent of transmission (Ammar et al., 2020). Layyah has hot dry summer where high temperature not only reduces the bacterial multiplication but also increasing insect mortality. Both factors; low insect population and limited multiplication of the pathogen resulted in decreased HLB severity with increasing in temperature. The optimum temperature for CLAs multiplication is almost 25 °C while Layyah exceeds 40 °C during peak summer months. The relationship between relative humidity and HLB determines directly proportional trend in all varieties. There was a significantly positive relationship i.e. HLB increased with high relative humidity. Relative humidity facilitates CLAs for its interaction with citrus plant and insect vector. It increases the movement of the pathogen and its ability to survive and colonize within host plant resulting in enhanced disease severity (Duan et al., 2021). Being an obligate pathogen, CLAs depends on the insect vector for entry into citrus plants. The elevated levels of humidity pave the easiness for its survival and growth inside and above the host (Andrade et al., 2020). The increase in HLB severity at high humidity can be attributed to the enhanced chances for bacterial persistence in saliva of insect vector (Ma et al., 2022). Orbović et al., (2023) described the more active states of psyllid in humid conditions and probed the improved reproducibility of the insect with enhancement in humidity. The increased population infestation results in a more successful transmission and higher disease severity. The increment in humidity has significant impact on plant defense response, i.e. plants experience stress conditions and predispose towards stresses. Such conditions may favor the bacterial invasion and contribute to the increased disease severity (Chowdhury et al., 2021). In humid environment stomata remain open for extended period

of times facilitating the establishment of more moisture in phloem of the plants that provides favorable environment for the bacterial residence (Maciag et al., 2024). Naz et al. (2024) unveiled the mechanism of plant defense, disclosing that the humidity levels affect the plant genes encoding for expression of salicylic acid biosynthesis upon the invasion of the biotic stress. These genes are down regulated during high humidity conditions that reduce the formation of pathogenesis-related (PR) proteins leading to decreased defense and increased severity of the disease. The increased disease severity at high relative humidity was observed because it suppresses the callose formation in phloem that is used by the host plant to block the movement of the pathogen (Gričar et al., 2022). Vayabari et al., (2023) concluded that plants availing ample quantity of water prefer the promotion of growth factors rather than production of lignin and suberin which are defense substances against stresses. This deficiency pushes the plants in a situation with reduced production of defense substances causing increased HLB severity. A decreased production of volatile organic compounds (VOCs) was observed under high humidity conditions. These VOCs attract natural predators towards plants that check the insect vector population within limits. Because of high infestation of insect vectors, more transmission and disease severity are recorded during humid conditions (Midzi et al., 2022). There was negative effect of rainfall (RF) on HLB severity despite rainfall contributes the moisture development. RF removes the insect vectors from host surface thus minimizing their infestation in plant microclimate reducing the chances for CLAs transmission and minimum disease severity (Leong et al., 2022). Rainfall reduces the activities of the insects by restricting the chances for feeding and reproduction rate (Gaire et al., 2022). Although rainfall causes a temporary increase in relative humidity but it indirectly reduces the HLB severity by washing off insects from the plant surface, reducing insect population and interrupting with transmission of CLAs. Rainfall events reduce the chances for insect landing on plants, its feeding capacity and reproduction ultimately lowering the severity. The lower R^2 values for rainfall and RH determine that HLB prediction is dependent upon multiple factors rather than these. Both rainfall and RH influence HLB disease but these are not sole determining factors. Prediction can be improved by considering multiple factors of host and pathogen along with weather conditions as a whole. This predictive model was developed by considering the local conditions of District Layyah, which is necessary for understanding of disease dynamics in specific environmental conditions. It provides a baseline to devise area wise management strategies particularly for new plantations. However, future models would be developed by incorporating disease scenario from varied areas and over longer time for better applicability. The overall relationship of HLB with environmental conditions was well explained by using linear models and the residuals fall within acceptable limits. As far as the multicollinearity is concerned, we have used separate regression analysis for each environmental variable so multicollinearity is not applicable. However, for a predictive model covering more spatio-temporal data; non-linear models would be more beneficial to explain the relationship between weather and HLB.

Conclusions

The study focused on the complex interaction of environmental conditions on citrus Huanglongbing disease. The effect of maximum temperature, minimum temperature, relative humidity and rainfall was studied on the development of HLB. Elevated temperature (both maximum and minimum) inhibits CLas bacteria growth, reduce psyllid population, limit bacterial colonization within phloem and enhance plant defense mechanisms, thereby slowing disease progression. The

effect of humidity on HLB disease was positive and enhanced disease development with every unit increase in RH. Rainfall, although having direct relation with moisture suppressed the disease development through insect disruption and reducing its reproducibility. Acquaintance with local weather conditions would be beneficial in devising sustainable management decisions.

Acknowledgements

The first author acknowledges the cooperation of Department of Plant Pathology, College of Agriculture, University of Sargodha, Sargodha, Pakistan for helping to completion the part of Ph.D. research.

References

- Akhtar MA, Ahmad I (1999) Incidence of citrus greening disease in Pakistan. *Pak J Phytopathol* 11(1):1–5
- Ammar ED, George J, Sturgeon K, Stelinski LL, Shatters RG (2020) Asian citrus psyllid adults inoculate Huanglongbing bacterium more efficiently than nymphs when this bacterium is acquired by early instar nymphs. *Sci Rep* 10:18244
- Andrade M, Li J, Wang N (2020) *Candidatus Liberibacter asiaticus*: virulence traits and control strategies. *Trop Plant Pathol* 45:285–297
- Bashir S, Iftikhar Y, Mubeen M, Zeshan MA, Shafiue T, Jahan MA, Sajid A (2025) Inspection of citrus orchards in multiple populations for its health assessment against greening disease. *Sarhad J Agric* 41(4)
- Bashir S, Iftikhar Y, Zeshan MA, Ghazanfar MU, Mubeen M (2023) Mapping the geospatial distribution of citrus greening disease in District Layyah, Pakistan. *Int J Phytopathol* 12(3):327–334
- Chowdhury M, Kiraga S, Islam MN, Ali M, Reza MN, Lee WH, Chung SO (2021) Effects of temperature, relative humidity, and carbon dioxide concentration on growth and glucosinolate content of kale grown in a plant factory. *Foods* 10(7):1524
- Duan J, Li X, Zhang J, Cheng B, Liu S, Li H, Chen W (2021) Cocktail therapy of fosthiazate and cupric-ammonium complex for citrus Huanglongbing. *Front Plant Sci* 12:643971
- Gaire S, Albrecht U, Batuman O, Qureshi J, Zekri M, Alferez F (2022) Individual protective covers to prevent Asian citrus psyllid and *Candidatus Liberibacter asiaticus* from establishing in newly planted citrus trees. *Crop Prot* 152:105862
- Godefroid M (2023) Species distribution models predicting climate suitability for the psyllid *Trioza erytreae*, vector of citrus greening disease. *Crop Prot* 168:106228
- Gričar J, Jevšenak J, Hafner P, Prislan P, Ferlan M, Lavrič M, Eler K (2022) Climatic regulation of leaf and cambial phenology in *Quercus pubescens* and their impact on xylem and phloem conduits. *Sci Total Environ* 802:149968
- Hassan MU, Zeshan MA, Iftikhar Y, Ghani MU, Shabbir MA, Bashir S, Saleem S, Ambreen K (2025) Investigation of citrus melanose disease in Silanwali, Sargodha (Pakistan). *Pak J Phytopathol* 37(1):73–79
- Hosseinzadeh S, Heck M (2023) Factors regulating interaction between *Diaphorina citri* and *Candidatus Liberibacter asiaticus*, vector and pathogen of citrus Huanglongbing. *Curr Opin Insect Sci* 56:101025
- Hussain M, Bano S, Qasim M, Gao J, Arthurs SP, Wang L, Qiu D, Mao R (2022) Association between temperature and reproductive fitness of *Diaphorina citri* infected with *Candidatus Liberibacter asiaticus*. *Agronomy* 12(4):815
- Iftikhar Y, Haq IU, Raza W, Ullah MI, Ali S, Khoso FN, Mubeen M (2017) Seasonal fluctuation of Asian citrus psyllid population in citrus orchards infected with Huanglongbing in Sargodha, Pakistan. *Pak J Phytopathol* 29(1):175–179
- Iftikhar Y, Mubeen M, Shakeel Q, Lalarukh I, Ali A, Aasim M, Zeshan MA, Zulfikar T, Alhag SK, Al-Shuraym LA (2024) Spatial distribution and molecular characterization of Huanglongbing and its vector in citrus cultivars. *Pak J Agric Sci* 61:685–694
- Jia H, Zhang Y, Orbović V, Xu J, White FF, Jones JB, Wang N (2017) Genome editing of the disease susceptibility gene *CsLOB1* in citrus confers resistance to citrus canker. *Plant Biotechnol J* 15(7):817–823
- Leong SS, Leong SC, Beattie GA (2022) Integrated pest management strategies for Asian citrus psyllid *Diaphorina citri* and Huanglongbing in citrus. *Insects* 13(10):960
- Li S, Wu F, Duan Y, Singerman A, Guan Z (2020) Citrus greening: management strategies and economic impact. *HortScience* 55(5):604–612
- Li X, Ruan H, Zhou C, Meng X, Chen W (2021) Controlling citrus Huanglongbing: green sustainable development route. *Front Plant Sci* 12:760481
- Limayem A, Martin EM, Shankar S (2024) Citrus greening disease: current challenges and novel therapies. *Microb Pathog* :106688
- Ma W, Pang Z, Huang X, Xu J, Pandey SS, Li J, Wang N (2022) Citrus Huanglongbing as a pathogen-triggered immune disease mitigated by antioxidants and gibberellin. *Nat Commun* 13(1):529
- Maciag T, Koziół E, Otulak-Koziół K, Jafra S, Czajkowski R (2024) Resistance to soft rot disease of potatoes under environmental hypoxia. *Int J Mol Sci* 25(7):3757
- Manjunath KA, Halbert SE, Ramadugu C, Webb S, Lee RF (2008) Detection of *Candidatus Liberibacter asiaticus* in *Diaphorina citri* and its importance in citrus Huanglongbing management. *Phytopathology* 98(4):387–396
- Midzi J, Jeffery DW, Baumann U, Rogiers S, Tyerman SD, Pagay V (2022) Stress-induced volatile emissions and inter-plant communication. *Plants* 11(19):2566
- Mishra S, Ghanim M (2022) Interactions of *Liberibacter* species with psyllid vectors. *Int J Mol Sci* 23(7):4029

- Mubeen M, Ali A, Iftikhar Y, Shahbaz M, Ullah MI, Ali MA, Fatima N, Seelan JS, Tan YS, Algotpishi UB (2024) Innovative strategies for characterizing and managing Huanglongbing in citrus. *World J Microbiol Biotechnol* 40:342
- Naz M, Zhang D, Liao K, Chen X, Ahmed N, Wang D, Chen Z (2024) Plant activators targeting salicylic acid signaling: past, present, and future. *Genes* 15(9):1237
- Orbović V, Ravanfar SA, Achour DS, Shilts T, Ibanez-Carrasco F, Banerjee R, Bonning BC (2023) Cry1Ba1-mediated toxicity of transgenic *Bergera koenigii* and *Citrus sinensis* to Asian citrus psyllid. *Front Insect Sci* 3:1125987
- Raiol-Junior LL, Cifuentes-Arenas JC, de Carvalho EV, Girardi EA, Lopes SA (2021) Movement of *Candidatus Liberibacter asiaticus* toward new tissue growth in citrus. *Plant Dis* 105(1):34–42
- Shelake RM, Wagh SG, Patil AM, Červený J, Waghunde RR, Kim JY (2024) Heat stress and plant biotic interactions. *Plants* 13(15):2022
- Singerman A, Useche P (2016) Florida citrus growers' perceptions of genetically modified trees. *AgBioForum* 20:67–83
- Thakuria D, Chaliha C, Dutta P, Sinha S, Uzir P, Singh SB, Hazarika S, Sahoo L, Kharbikar LL, Singh D (2023) Citrus Huanglongbing: diagnostic and management options. *Physiol Mol Plant Pathol* 125:102016
- Tipu MMH, Masud MM, Jahan R, Baroi A, Hoque AA (2021) Visual symptom-based identification of citrus greening disease. *Heliyon* 7(11): e08387
- Vayabari DA, Ilham Z, Saad MN, Usulidin SA, Norhisham DA, Abd Rahim MH, Wan-Mohtar WI (2023) Cultivation strategies of kenaf (*Hibiscus cannabinus* L.) in Malaysia. *Horticulturae* 9(8):925
- Zheng D, Armstrong CM, Yao W, Wu B, Luo W, Powell C, Hunter W, Luo F, Gabriel D, Duan Y (2024) Towards completion of Koch's postulates for *Candidatus Liberibacter asiaticus*. *Hortic Res* 11(3):uhae011

Вестник защиты растений, 2026, 109(1), с. 98–103

OECD+WoS: 2.08+DB (Biotechnology & Applied Microbiology)

<https://doi.org/10.31993/2308-6459-2026-109-1-17195>

Полнотекстовая статья

МОНИТОРИНГ ПОЗЕЛЕНЕНИЯ ЦИТРУСОВЫХ С УЧЁТОМ ВЛИЯНИЯ ФАКТОРОВ ОКРУЖАЮЩЕЙ СРЕДЫ В ПАКИСТАНЕ

С. Башир¹, М. Мубин¹, Я. Ифтихар^{1*}, М.А. Зешан¹, Х. Сафдар¹, М.А. Шаббир¹, У. Шахзад², А. Саджид¹¹Отдел фитопатологии, Колледж сельского хозяйства, Университет Сародогхи, Сардогха, Пакистан²Отдел фитопатологии, Университет Лайя, Лайя, Пакистан

*ответственный за переписку, e-mail: yasir.iftikhar@uos.edu.pk

Окружающая среда играет решающую роль в развитии заболеваний и их вспышек. Для понимания закономерностей этого процесса необходимо тщательное изучение факторов окружающей среды, которые тесно связаны со степенью поражения. Целью данного исследования было изучение взаимосвязи между степенью поражения цитруса бактериальным заболеванием – позеленением цитрусовых, и экологическими переменными, в частности, максимальной и минимальной температурами, количеством осадков и относительной влажностью, с использованием корреляционного и регрессионного анализа. Анализ показал значительную корреляцию между степенью поражения растений и этими факторами окружающей среды. Для разработки прогностической модели развития заболевания были использованы уравнения корреляции и регрессии. Результаты показали, что условия окружающей среды значительно влияют на проявление симптомов, усиливая степень поражения. Значения коэффициента детерминации (R^2) в отношении температурной зависимости для трех сортов цитруса, а именно Кинноу, Фейтреллс Эрли и Мосамби, составили 75 %, 82 % и 83 %, соответственно. Эти результаты подтверждают, что факторы окружающей среды играют существенную роль в развитии позеленения цитрусовых. Созданная модель может быть использована для разработки эффективных стратегий борьбы с заболеванием.

Ключевые слова: позеленение цитрусовых, факторы окружающей среды, корреляция, регрессия

Поступила в редакцию: 29.07.2025

Принята к печати: 07.12.2025

© Башир С., Мубин М., Ифтихар Я., Зешан М.А., Сафдар Х., Шаббир М.А., Шахзад У., Саджид А.

Статья открытого доступа, публикуемая Всероссийским институтом защиты растений (Санкт-Петербург)

и распространяемая на условиях Creative Commons Attribution License 4.0 (<http://creativecommons.org/licenses/by/4.0/>).

СВЕДЕНИЯ О РАСПРОСТРАНЕНИИ ПОЛИГРАФА УССУРИЙСКОГО *POLYGRAPHUS PROXIMUS* В НАСАЖДЕНИЯХ СВЕРДЛОВСКОЙ ОБЛАСТИ, ПО РЕЗУЛЬТАТАМ ОБСЛЕДОВАНИЙ 2025 ГОДА

В.И. Пономарев^{1*}, Т.В. Корлыханова¹, О.Е. Сушенцов¹, А.М. Мамытов²

¹Ботанический сад УрО РАН, Екатеринбург, Россия

²Ошский государственный университет, Ош, Республика Кыргызстан

*ответственный за переписку, e-mail: v_i_ponomarev@mail.ru

Распространение опасного вредителя хвойных растений, полиграфа уссурийского *Polygraphus proximus*, за пределами своего первичного ареала, представляет серьезную угрозу для пихтовых насаждений в регионах инвазии. В данной работе представлены сведения о распространении вида на территории Свердловской области по результатам обследований, проведенных в 2025 г. Увеличение числа локаций, на которых обнаружен полиграф уссурийский, свидетельствует о том, что данный вид успешно адаптировался практически на всей территории Свердловской области. В настоящее время основные очаги сосредоточены в юго-западной части данного региона. Результаты исследований свидетельствуют о том, что с момента обнаружения инвайдера на территории Свердловской области в 2023 г. увеличение площади очагов с гибелью пихтовых насаждений происходит очень интенсивно.

Ключевые слова: инвазия, полиграф уссурийский, Свердловская область, пихта сибирская, мониторинг

Поступила в редакцию: 29.01.2026

Принята к печати: 27.03.2026

Введение

Полиграф уссурийский *Polygraphus proximus* Blandford (Coleoptera, Curculionidae, Scolytinae) – инвазионный стволовой вредитель, представляющий серьезную угрозу для пихтовых лесов и насаждений с участием пихты. Естественный ареал вида – Япония, северо-восточный Китай, Корея, южная часть Дальнего Востока России (Takagi, 2022), где он периодически поражает и приводит к массовой гибели деревьев рода *Abies* (Takei et al., 2021; Takagi et al., 2018, 2021; Chiba et al., 2020). Обнаруженный впервые за пределами своего естественного ареала в начале 2000-х годов, вид продолжает регистрироваться на новых территориях. К 2024 г. инвазионный ареал полиграфа уссурийского включал 18 субъектов Российской Федерации (Кривец, Баранчиков, 2024), от Москвы и Московской области на западе до Иркутской области и Республики Бурятия на востоке.

На территории Свердловской области полиграф уссурийский активно проявил себя в 2023 г. и был обнаружен специалистами Ботанического сада УрО РАН сразу в нескольких локациях: в лесах близ г. Нижние Серги, в природном парке «Оленьи ручьи» (Ponomarev et al., 2024) и

в черте города Екатеринбурга, в Ботаническом саду УрО РАН, где этот вид повредил коллекционные посадки пихты сибирской *Abies sibirica* Ledeb. и пихты сахалинской *A. sachalinensis* (F. Schmidt) Mast. (Баранчиков и др., 2024). В осенне-зимний период 2023–2024 гг. полиграф уссурийский был выявлен в Екатеринбургском (Северском) лесничестве, в опытных лесных культурах пихты сибирской, заложенных Н.Н. Черновым в 1975 г. и в насаждения пихты сибирской на территории Билимбаевского участкового лесничества Билимбаевского лесничества. Результаты обследования в вегетационный сезон 2024 г. показали активное распространение инвайдера в западной части области и в северном направлении, вплоть до насаждений с участием пихты на широте 59°39'16.7" с. ш. (район г. Серова) (Пономарев и др., 2025).

Цель данного сообщения – представить результаты мониторинга распространения полиграфа уссурийского в насаждениях Свердловской области 2025 г. и обобщить информацию о современном ареале и наиболее интенсивных очагах массового размножения этого вида в регионе.

Материалы и методы

Мониторинг распространения полиграфа уссурийского на территории Свердловской области в 2025 г. маршрутным методом был проведен севернее обнаруженных в 2024 г. локаций присутствия этого вида (насаждения в районе г. Серова по трассе г. Серов–Северный широтный коридор (от г. Серова до границы с Ханты-Мансийским Автономным округом).

Также проводилось натурное обследование в окрестностях г. Екатеринбурга и на землях лесного фонда в Билимбаевском, Красноуфимском и Полевском лесничествах, на лесных участках, предварительно подобранных по материалам лесоустройства, в насаждениях с наличием пихты сибирской в составе древостоя.

Присутствие полиграфа уссурийского определяли по характерным внешним признакам усыхающих и усохших

деревьев пихты в заселенном короедом насаждении: покраснение кроны деревьев, начинающееся с нижней части и затем охватывающее всю крону, наличие многочисленных мелких вылетных отверстий и обильных смоляных потеков на стволах пихты от атак жука. При вскрытии коры определялось наличие специфичных для полиграфа маточных ходов и погруженных в заболонь кукольных колыбелек, оценивался их вид и расположение, а также присутствие жуков. Обнаруженные под корой имаго сохраняли в пробирках с раствором спирта 95 % для уточнения видовой принадлежности в лабораторных условиях по видоспецифичным признакам (Кривец и др., 2015).

Факты обнаружения кородея фиксировались с указанием координат пункта наблюдения, с помощью GPS навигатора модель Garmin 62, либо были привязаны к ближайшему населенному пункту (картографическая программа

SASplanet). Велась фотофиксация наблюдений на цифровую камеру, встроенную в смартфон.

Также для оценки масштабов распространения полиграфа на территории региона учитывалась информация из официальных источников специализированных организаций (Россельхознадзор, ФБУ Рослесозащита, Департамент лесного хозяйства Свердловской области). Для анализа насаждений с участием пихты сибирской на территории Свердловской области использовалась информация из государственного лесного реестра (ГЛР), формы № 2-ГЛР «Распределение площади лесов и запасов древесины по преобладающим породами группам возраста». Ведение ГЛР предусмотрено ст. 93.1–93.8 Лесного кодекса РФ от 04.12.2006 № 200-ФЗ (ред. от 29.12.2025). Формы ведения ГЛР утверждены приказом Министерства природных ресурсов экологии РФ от 24.02.2021 № 1007.

Результаты и обсуждение

Если в первичном ареале, на территории Дальнего Востока России, основными кормовыми растениями кородея служит пихта белокорая *Abies nephrolepis* и пихта цельнолистная *A. holophylla*, то в регионах инвазии короед повреждает и приводит к усыханию пихту сибирскую *A. sibirica*.

Основная доля пихтовых насаждений сосредоточена в западной части региона, по горному хребту и в восточных предгорьях. По данным ГЛР по состоянию на 01.01.2025 г. на землях лесного фонда в Свердловской области, древостои с преобладанием пихты сибирской в составе составляют 167 тыс га – это 1.3 % от общей покрытой лесом площади и 2.5 % от насаждений с преобладанием хвойных пород. Преимущественно, пихтовые древостои, смешанные по составу и разновозрастные. Средний возраст пихты в насаждениях 60 лет. При этом, спелые и перестойные составляют 35 % от общей площади, приспевающие 11 %, средневозрастные – 25 %, молодняки – 28 %. Значительная часть темнохвойных лесов располагается на особо охраняемых территориях (ООПТ), таких как, заповедник «Денежкин камень», «Висимский заповедник», природный парк «Оленьи ручьи» и др. Такие территории требуют особенно внимания, поскольку развитие очагов уссурийского полиграфа на этих территориях в силу законодательных ограничений борьбы с насекомыми вредителями на ООПТ (в наибольшей степени это касается заповедников) может привести к накоплению критической массы инвайдера и значительному расширению очагов его массового размножения.

Лесной фонд Свердловской области разделен на 31 лесничество. Насаждения с преобладанием пихты сибирской расположены на территории 25 лесничеств. Больше всего их в Ивдельском, Карпинском и Нижне-Сергинском лесничествах, где такие насаждения занимают более 20 тыс га, чуть менее около 19 тыс га, в Красноуфимском лесничестве (рисунок 1 (А)).

При маршрутном мониторинге в вегетационный сезон 2025 г. севернее ранее зафиксированных локаций обнаружения инвайдера по трассе г. Серов-Северный широтный коридор (от г. Серова до границы с Ханты-Мансийским Автономным округом) он был обнаружен вблизи с. Всеволодо-Благодатское, на границе заповедника «Денежкин камень» (59°93'62.1" с. ш. 60°49'50.2" в. д.) и в насаждениях

с участием пихты в районе моста через реку Малый Оус (60°93'15.3" с. ш. 61°55'14.3" в. д.) (рисунок 1 (Б), таблица 1). Здесь необходимо отметить, что с. Всеволодо-Благодатское находится несколько в стороне от Северного широтного коридора и поселения инвайдера были обнаружены только на ветровальных деревьях, вывал которых произошел весной текущего года (покрасневшая хвоя). На деревьях, вывал которых произошел позже (зеленая или частично покрасневшая хвоя), поселений инвайдера обнаружено не было. Не было также обнаружено и атак живых деревьев. На момент обследования (13 августа) жуки в поселениях составили около 40 % от обнаруженных особей, остальные – куколки, либо личинки старшего возраста. В районе моста через р. Малый Оус на Северном широтном коридоре также поселений на ветровальных деревьях, вывал которых произошел позже весны текущего года (зеленая либо частично покрасневшая хвоя) обнаружено не было, однако были отмечены многочисленные атаки на живые деревья с потеками смолы на стволах, а жуки были собраны с живого дерева с частично покрасневшей хвоей. На момент обследования (14 августа) жуки в поселениях составили около 10 % от всех особей. Локация инвайдера в районе реки Малый Оус оказалась самой северной в регионе. Далее по трассе расположены сосновые насаждения на песчаных почвах с отсутствием пихты в составе.

Обследование лесных участков на юге Свердловской области позволило зафиксировать ранее не обнаруженные очаги массового размножения инвайдера. Полиграф уссурийский обнаружен на землях лесного фонда в Полевском участковом лесничестве Сысертского лесничества по направлению к д. Кенчурка. В данном направлении наблюдается массовое усыхание деревьев пихты сибирской, были выявлены пихтовые насаждения, полностью усохшие от воздействия кородея. Новые локации массового размножения вида с большим количеством усохших пихтовых насаждений были также зафиксированы в Нижне-Саранинском участковом лесничестве Красноуфимского лесничества.

Также отмечено наличие полиграфа уссурийского на юго-востоке области в г. Талица. По сведениям, предоставленным инженером-лесопатологом департамента Свердловской области, Змановским С.А. от 11 июня 2025 г, полиграф уссурийский обнаружен в городском дендропарке

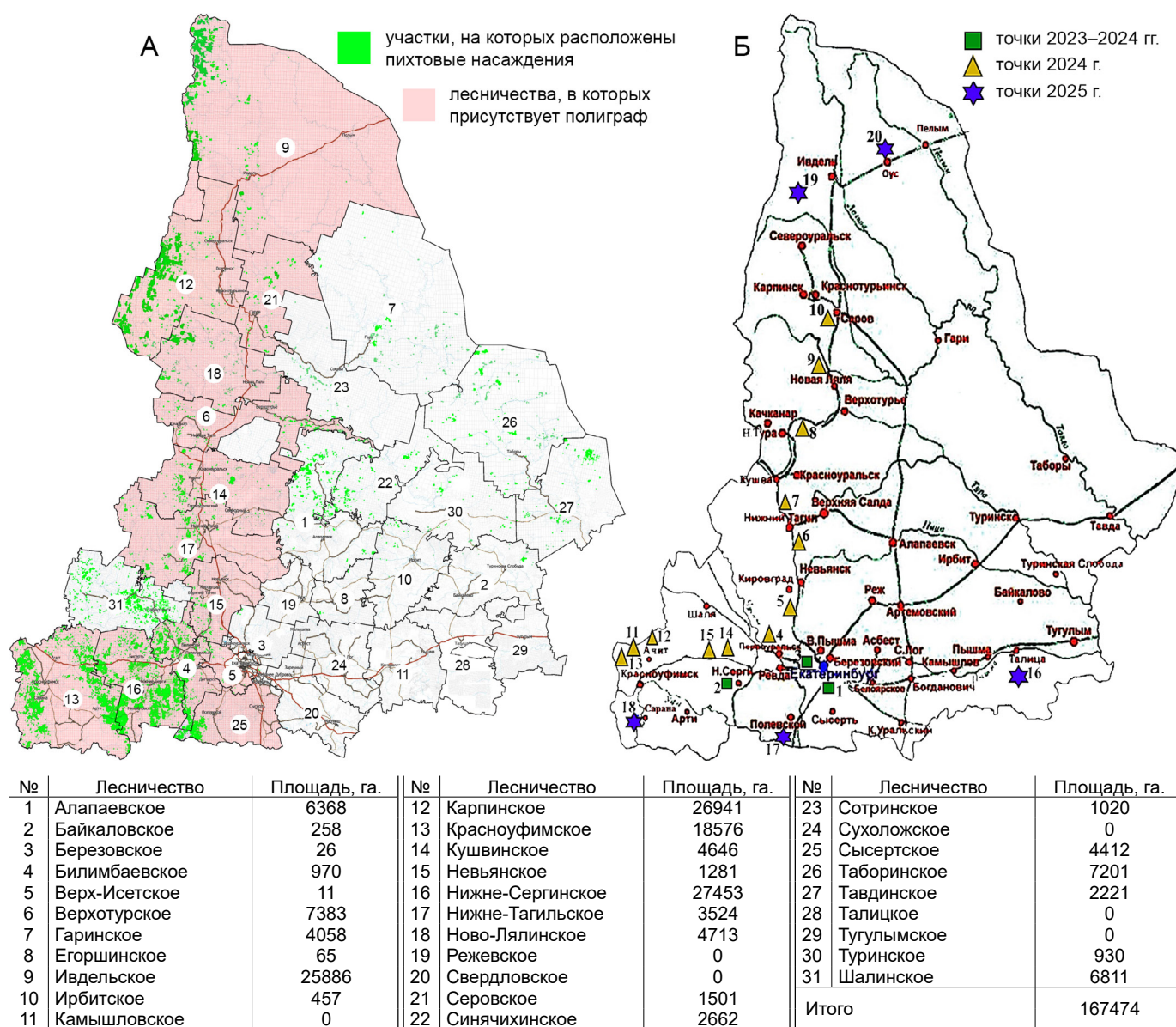


Рисунок 1. Распространение полиграфа уссурийского по территории Свердловской области.

А – территория, на которой обнаружен полиграф уссурийский в Свердловской области, с указанием площади насаждений с преобладанием пихты сибирской в составе в разрезе по лесничествам.

Б – точки обнаружения полиграфа уссурийского в регионе по результатам обследований 2023–2025 гг.

Figure 1. Distribution of the four-eyed fir bark beetle in the Sverdlovsk region

А – The territory where the beetle was discovered in the Sverdlovsk region, indicating the area of plantations with a predominance of Siberian fir in the composition by forestry.

Б – detection points of the beetle in the region based on the results of surveys in 2023–2025

и является причиной усыхания пихты. На настоящий момент, это первая локация обнаружения инвайдера на востоке области, а для г. Талица и Талицкого лесничества это единственная локация, поскольку на территории лесничества пихта сибирская не распространена (рисунок 1 (А)).

Обнаруженные на севере области локация инвайдера позволяют констатировать, что полиграф уссурийский успешно приблизился к $61^{\circ}00'$ с. ш. До сих пор было известно о распространении этого вида до $59^{\circ}09'$ с. ш. в Красноярском крае, в Томской области – до $59^{\circ}00'$ с. ш., в Пермском крае – до $58^{\circ}31'$ с. ш. (Кривец и др., 2014). В то же время, обнаружение поселений только на ветровальных деревьях, упавших либо в конце зимы, либо весной (полностью покрасневшая хвоя), и отсутствие поселений на ветровальных деревьях, упавших позже (зеленая, либо

частично покрасневшая хвоя), косвенно свидетельствует о том, что на этих широтах инвайдер имеет только одно поколение в год.

Для сравнения, на юге области (Нижнесергинский район, природный парк «Оленьи Ручьи») отмечено наличие двух поколений вида. В ходе эксперимента на отрезках стволов пихты сибирской, выставленных на заселение 24 мая 2024 г, к 11 июля в них были обнаружены не только куколки и личинки старшего возраста, но и значительное количество молодых жуков. Обследование поселений под корой показало, что основную часть составляли куколки и личинки старшего возраста, порядка 60 % и 20 % соответственно, на долю молодых жуков приходилось около 20 % от общего числа особей в семье. К началу августа наблюдался активный лёт нового поколения.

Средняя многолетняя температура воздуха на севере области в вегетационный сезон примерно на 2 °С ниже, чем на юге. Так в г. Ивделе среднемноголетняя температура мая – + 9 °С, июня – + 14.9 °С, июля – + 17.6 °С, августа – + 14 °С, сентября – + 8.2 °С. Средняя за вегетационный период – + 12.7 °С. В г. Красноуфимске среднемноголетняя температура мая – + 11.6 °С, июня – + 16.3 °С, июля

– + 18.2 °С, августа – + 15.9 °С, сентября – + 9.8 °С. Средняя за вегетационный период – + 14.4 °С (Погода и климат, 2025).

Проведенные исследования свидетельствуют о том, что полиграф уссурийский успешно адаптировался и активно расширяет вторичный ареал на территории Свердловской области. В настоящее время наиболее активно

Таблица 1. Географическая привязка и координаты участков, на которых обнаружен полиграф уссурийский в Свердловской области по результатам обследований 2023–2025 гг.

Table 1. Geographical reference and coordinates of the sites where the Ussuriysky polygraph was discovered in the Sverdlovsk region based on the results of surveys in 2023–2025

№ пункта наблюдения/ Observation point #	Место обнаружения/ place of discovery	Координаты/ Coordinates
2023 год		
1	г. Екатеринбург, Ботанический сад уральского отделения РАН	59°47'45.5" с. ш. 60°36'04.1" в. д.
2	Природный парк «Оленьи ручьи» (Нижнесергинский муниципальный район)	56°30'57.0" с. ш. 59°14'53.9" в. д.
3	Екатеринбургское (Северское) лесничество Парковое участковое лесничество квартал 28, выдел 16, 10 км. на северо-запад от г. Екатеринбурга	59°52'59.2" с. ш. 60°17'45.9" в. д.
2024 год		
Автомобильная трасса Екатеринбург-Серов		
4	Билимбаевское лесничество Билимбаевское участковое лесничество квартал 157 выдел 11	59°55'35.8" с. ш. 59°39'32.9" в. д.
5	Билимбаевское лесничество Билимбаевское участковое лесничество квартал 64	57°08'0.5" с. ш. 60°06'00.5" в. д.
6	ВПП №1 102 км. Серовской трассы	57°36'07.4" с. ш. 60°09'55.2" в. д.
7	ВПП №2 Железнодорожная станция «Дружба», около г. Нижний Тагил	57°51'15.5" с. ш. 59°54'03.0" в. д.
8	ВПП №3 210 км. Серовского тракта, после г. Качканара	58°27'31.7" с. ш. 59°52'00.5" в. д.
9	ВПП №4 100 км. до г. Краснотурьинска	59°00'31.5" с. ш. 60°30'19.7" в. д.
10	ВПП №5 на подъезде к г. Серову	59°39'16.7" с. ш. 60°23'27.0" в. д.
Автомобильная трасса Екатеринбург-Пермь		
11	ВПП №1 на восточном въезде в п. Нижнеиргинское	56°52'22.8" с. ш. 57°28'15.3" в. д.
12	ВПП №2 11 км. восточнее п. Ачит	56°46'13.6" с. ш. 58°05'47.3" в. д.
13	ВПП №3 п. Тюш	56°47'13.0" с. ш. 58°22'40.9" в. д.
14	ВПП №4 5 км. западнее г. Бисерть	56°49'56.7" с. ш. 58°56'48.0" в. д.
15	ВПП №5 поворот с трассы на г. Бисерть	56°49'46.6" с. ш. 59°04'23.6" в. д.
2025 год		
16	г. Талица городской Дендропарк	57°00'33.1" с. ш. 63°44'01.1" в. д.
17	Сысертское лесничество Полевское участковое лесничество Кенчурский участок квартал 71 выдел 5	56°16'48.2" с. ш. 59°59'17.9" в. д.
18	Красноуфимское лесничество Нижне-Саранинское участковое лесничество Нижне-Саранинский участок квартал 58 выдел 15	56°27'59.6" с. ш. 57°43'54.1" в. д.
Автомобильная трасса Северный широтный коридор		
19	На границе заповедника «Денежкин камень» п. Всеволодо-благодатское	59°93'62.1" с. ш. 60°49'50.2" в. д.
20	Мост через р. Малый Оус	60°93'15.3" с. ш. 61°55'14.3" в. д.

очаги массового размножения расширяются в юго-западной части региона, в Красноуфимском и Нижне-Сергинском лесничествах, где наиболее высока доля насаждений с преобладанием пихты сибирской в составе древостоя. Также высока доля насаждений с преобладанием пихты сибирской в двух северных лесничествах – Карпинском и Ивдельском (рисунок 1 (А)). Однако, учитывая, что в этих лесничествах, судя по имеющимся в настоящее время данным, вид, скорее всего, дает только одно поколение в год, быстрого развития очагов в этом районе ожидать не стоит.

Полученные в результате обследования 2023–2024 гг. (рисунок 1 (Б), таблица 1) сведения подтверждены данными Россельхознадзора. На основании переданной нами в ведомство информации об обнаружении инвайдера по

результатам обследований 2023–2024 гг, по официальной информации Россельхознадзора в июле 2024 г. введены карантинные зоны в Ботаническом саду УрО РАН (г. Екатеринбург) и в природном парке «Оленьи Ручьи». В ноябре 2024 г. карантинная зона установлена в Ачитском районе Красноуфимского лесничества. В 2025 г. были введены еще 13 карантинных зон на землях лесного фонда в Красноуфимском, Невьянском, Кушвинском, Нижне-Тагильском и Билимбаевском лесничествах. Общая площадь очагов по официальной информации составляет 2926.4 га. Однако, полученные нами данные по итогу обследований на 2025 г. показывают, что площади очагов с массовым усыханием пихтовых насаждений значительно больше.

Заключение

Учитывая результаты исследований, проведенных в 2023–2025 гг., а также информацию из официальных источников специализированных организаций, можно заключить, что в настоящее время полиграф уссурийский

присутствует на территории 13 лесничеств от южной до северной границы Свердловской области в западной ее части, где сосредоточены насаждения с преобладанием пихты сибирской.

Благодарности

Работа выполнена в рамках Госзадания Ботанического сада УрО РАН, номер проекта 225013105657-5.

Библиографический список (References)

- Баранчиков ЮН, Пономарев ВИ, Пашенова НВ, Ефременко АА и др (2024) Первые находки инвазийного тандема короед-фитопатогенный гриб в Среднеуральском мегаполисе. *Сибирский лесной журнал* 1:107–115. <https://doi.org/10.15372/sjfs20240112>
- Кривец СА, Керчев ИА, Бисирова ЭМ, Пашенова НВ и др (2015) Уссурийский полиграф в лесах Сибири (распространение, биология, экология, выявление и обследование поврежденных насаждений). Методическое пособие. 48 с.
- Кривец СА, Керчев ИА, Бисирова ЭМ, Волкова ЕС и др (2024) Обзор современного вторичного ареала уссурийского полиграфа (*Polygraphus proximus*) на территории Российской Федерации. *Российский журнал биологических инвазий* 1:49–69. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-17-1-49-69>
- Пономарев ВИ, Толкач ОВ, Терехов ГГ, Клобуков ГИ и др (2025) Распространение уссурийского полиграфа (*Polygraphus proximus* Blandford) в лесных насаждениях Свердловской области. *Известия Санкт-Петербургской лесотехнической академии* 254:99–111
- Погода и климат (2025) <http://www.pogodaiklimat.ru> (25.03.2026)
- Ponomarev VI, Tolkach OV, Klobukov GI, Efremenko AA et al (2024) The potential threats posed by the invasive of bark beetle *Polygraphus proximus* (Coleoptera, Curculionidae):

- Scolytinae) to a natural park in the Middle Urals (Russia). *Acta Biologica Sibirica* 10:661–675. <https://doi.org/10.5281/zenodo.12672511>
- Tokuda M, Shoubu M, Yamaguchi D, Yukawa J (2008) Defoliation and dieback of *Abies firma* (Pinaceae) trees caused by *Parendaes abietinus* (Coleoptera: Curculionidae) and *Polygraphus proximus* (Coleoptera: Scolytidae) on Mount Unzen, Japan. *Appl Entomol Zool* 43:1–10. <https://doi.org/10.1303/aez.2008.1>
- Takagi E, Masaki D, Kanai R, Sato M, Iguchi K (2018) Mass mortality of *Abies veitchii* caused by *Polygraphus proximus* associated with tree trunk diameter in Japan. *Forest Ecol Manag* 428:14–19. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2018.06.030>
- Takagi E, Masaki D, Kцbayashi K, Takei S (2021) Trunk diameter influences attack by *Polygraphus proximus* and subsequent mortality of *Abies veitchii*. *Forest Ecol Manag* 479:118617. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2020.118617>
- Takagi E (2022) Host Preference of the Tree-Killing Bark Beetle *Polygraphus proximus* Across a Geographic Boundary Separating Host Species *Entomol Experiment Appl* 170:1001–1007
- Takei S-Y, Kobayashi K, Takagi E (2021) Distribution pattern of entry holes of the tree-killing bark beetle *Polygraphus proximus*. *PLoS ONE* 16:e0246812. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0246812>

Translation of Russian References

- Baranchikov YuN, Ponomarev VI, Paschenova NV, Efremenko AA et al (2024) The first findings of the invasive tandem bark beetle-phytopathogenic fungus in the Central Ural metropolis. *Siberian Forest Journal* 1: 107–115. <https://doi.org/10.15372/sjfs20240112> (In Russian)
- Krivets SA, Kerchev IA, Bisirova EM, Paschenova NV et al (2015) [The bark beetle *Polygraphus proximus* (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) in the forests of Siberia

(distribution, biology, ecology, identification and inspection of damaged plantings)]. Methodical manual. 48 p. (In Russian)

- Krivets SA, Kerchev IA, Bisirova EM, Volkova ES et al (2024) [Overview the modern secondary range of the bark beetle *Polygraphus proximus* (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) on the territory of the Russian Federation].

- Russian Journal of Biological Invasions* 1: 49–69. <https://doi.org/10.35885/1996-1499-17-1-49-69> (In Russian)
- Ponomarev VI, Tolkach OV, Terekhov GG, Klobukov GI et al (2025) [Distribution of the four-eyed fir bark beetle (*Polygraphus proximus* Blandford) in forest stands of the Sverdlovsk region]. *Izvestia Sankt-Peterburgskoj Lesotekhnicheskoy Akademii* 254: 99–111. (In Russian)
- Weather and climate (2025) <http://www.pogodaiklimat.ru> (25.03.2026)
- Ponomarev VI, Tolkach OV, Klobukov GI, Efremenko AA et al (2024) [The potential threats posed by the invasive of bark beetle *Polygraphus proximus* (Coleoptera, Curculionidae: Scolytinae) to a natural park in the Middle Urals (Russia)]. *Acta Biologica Sibirica* 10:661–675. <https://doi.org/10.5281/zenodo.12672511>

Plant Protection News, 2026, 109(1), p. 104–109

OECD+WoS: 4.01+KA (Forestry), 1.06+IY (Entomology)

<https://doi.org/10.31993/2308-6459-2026-109-1-17609>

Short communication

INFORMATION ON THE DISTRIBUTION OF THE FOUR-EYED FIR BARK BEETLE *POLYGRAPHUS PROXIMUS* IN THE PLANTINGS OF THE SVERDLOVSK REGION, BASED ON THE RESULTS OF SURVEYS IN 2025

V.I. Ponomarev^{1*}, T.V. Korlykhanova¹, O.E. Sushentsov¹, A.M. Mamytov²

¹*Botanical Garden of the Ural Branch of Russian Academy of Sciences, Ekaterinburg, Russia*

²*Osh State University, Osh, Republic of Kyrgyzstan*

*corresponding author, e-mail: v_i_ponomarev@mail.ru

The spread of the dangerous pest of coniferous plants, the four-eyed fir bark beetle *Polygraphus proximus*, beyond its historical range, poses a serious threat to fir plantations in the regions of invasion. This research provides information on the distribution of the species in the Sverdlovsk Province based on the results of surveys conducted in 2025. The increase in the number of locations where the four-eyed fir bark beetle was found indicates that the species has successfully adapted almost to the entire territory of the Sverdlovsk Province. Currently, the main foci are concentrated in the south-west of the region. The research results indicate that since the discovery of the invader in the Sverdlovsk region in 2023, the increase in the area of foci with the death of fir plantations has been very intense.

Keywords: invasion, four-eyed fir bark beetle, Sverdlovsk region, Siberian fir, monitoring

Submitted: 29.01.2026

Accepted: 27.03.2026

МЫ ПАМЯТЬ ОБ УЧИТЕЛЕ ХРАНИМ!**WE KEEP THE MEMORY OF THE TEACHER!**

21 мая 2026 года исполняется 125 лет со дня рождения Дунина Михаила Семёновича – нашего Учителя с мировым именем, академика ВАСХНИЛ и РАСХН, ныне РАН, доктора сельскохозяйственных наук, профессора, Заслуженного деятеля науки РСФСР, кавалера двух орденов Ленина, орденов Трудового Красного Знамени, Дружбы народов, «Знак Почёта», «Кирилл и Мефодий» 1-ой степени Народной Республики Болгарии, медалей СССР, в том числе «За доблестный труд в Великой Отечественной войне». Вклад учёного фитопатолога, иммунолога в науку и воспитание специалистов по защите растений высшего звена огромен.



М.С. Дунин

Нам выпала удача учиться и работать под научным руководством академика М.С. Дунина в период с 1965 по 1989 гг.

Мы благодарны нашему Учителю, заведующему кафедрой фитопатологии, зав. Отделом иммунитета Московского отделения ВИР им. Н.И. Вавилова (ныне ГНУ ВСТИСП) академику ВАСХНИЛ и Россельхозакадемии Михаилу Семеновичу Дунину. Именно он оказал наибольшее влияние на становление наших профессиональных взглядов и привил любовь к научной деятельности. Он определил и постоянно развивал наши склонности к проблеме использования устойчивости растений в их защите, этого важного научного направления, которое, наряду с вирусологией, всегда было в центре научных интересов Михаила Семеновича. Не всем студентам выпало счастье «попасть в руки» такого Учителя, но нам с этим повезло.

Мы говорим о счастье, так как при всём наличии усердия и таланта, развитие их зависит в большой степени от академических учителей.

Метод «научного воспитания» Дунина строился на образах предшественников. Он часто приводил в пример историю Ю.Н. Фадеева. Молодой учёный был направлен для работы во ВНИИ Фитопатологии, где позже работал в должности заместителя директора и директора Института. Под его руководством была подготовлена вся методологическая, методическая и организационная база, использование которой позволило противостоять фитосанитарным биологическим экспансиям; также начаты работы по изучению различных аспектов иммунитета растений, в том числе и молекулярно-биологического. Исследования продолжаются во ВНИИФ, ВИЗР, ВНИИ сельскохозяйственной биотехнологии и др.



Академик М.С.Дунин (слева), академик Ю.Н.Фадеев (справа)

Показателен пример еще одного из наших студентов, Дитера Шпаара: его дипломная работа была выполнена настолько профессионально, что ГЭК сразу присвоила ему степень кандидата наук. В итоге выпускник Тимирязевки вернулся на родину с двумя дипломами: об окончании вуза и о присуждении степени кандидата биологических наук.

У себя на Родине, в ГДР, где он был академиком и Президентом академии сельскохозяйственных наук, под его руководством были развернуты исследования по сортовой устойчивости, как основного элемента интегрированной защиты растений, фитосанитарии и использованию ЭВМ.



Президент академии сельскохозяйственных наук ГДР, академик ВАСХНИЛ Дитер Шпаар (1933–2010)

На лекциях М. С. Дунин погружал нас в мировой контекст: он не просто описывал болезни растений, а раскрывал историю их изучения через судьбы ученых. Рассказывая о подсолнечнике, он связывал селекционные прорывы В. С. Пустовойта с узкоспециальными исследованиями его дочери, создавая у нас целостную картину современной науки.

Из лекций мы узнавали об интересных работах П.П. Лукьяненко в содружестве с фитопатологом А.А. Воронковой.

С особой теплотой и любовью Михаил Семенович относился к славному коллективу ВИЗР. Он делился с нами об организаторских способностях талантливого, интеллигентного директора ВИЗР К.В. Новожилова, академ. ВАСХНИЛ и Россельхозакадемии, о постановке им научных исследований в ВИЗР.

Он любил визровцев: М.К. Хохрякова, В.И. Потлайчук, Т.И. Федотову, М.Е. Владимирскую, А.Е. Чумакова, Ю.И. Власова, М.М. Левитина и Т.М. Хохрякову, Б.Б.-О. Громова, Н.Н. Гусеву, Н.А. Вилкову, И.Д. Шапиро, С.Л. Тютерева, Э.В. Попову и др. ученых ВИЗР.

На лекциях ученый вдохновлял нас достижениями коллег из ВИЗР, приобщая к большой науке через примеры выдающихся личностей. Экзамены он превращал в интеллектуальный диалог: короткими вопросами проверял знания по всему курсу, тактично дополняя ответы студентов. Этот необычный метод воспитания помогал нам найти свой путь в науке!

Михаил Семенович Дунин был ученый-патриот своей родины, но вместе с тем он был открыт для науки всего мира. Он понимал, что в науке не может быть границ, и много сделал для издания важной иностранной литературы в области фитопатологии в Советском Союзе. В наши студенческие годы он как раз издал перевод фундаментальной работы швейцарского фитопатолога Эрнста Гоймана «Инфекционные болезни растений», который обобщил

фитопатологические научные знания того времени. Эта книга стала для нас научной «библией».

В то время Михаил Семенович Дунин был одним из самых известных фитопатологов не только в Советском Союзе, но и за рубежом. У него были контакты, его знали по выступлениям на конгрессах, его советы были ценными. Своим именем он открыл нам еще во время учебы двери и в другие институты, которые мы посетили. Звание «ученик Дунина» помогло нам установить многие научные связи.

Как один из основных организаторов планирования и выполнения программ и научно-исследовательских разработок в области интегрированной защиты растений, и особенно иммунитета растений к болезням и вредителям, академик М.С. Дунин активно участвовал в работе Отделения защиты растений ВАСХНИЛ, являясь членом бюро и руководителем комиссии по иммунитету растений. Его активная позиция, выступления на всесоюзных совещаниях, на Годичных общих собраниях Академии и Отделения касались общих проблем защиты растений в стране и особенно вопросов иммунитета растений. Благодаря деятельности М.С. Дунина, в селекционных центрах научно-исследовательских институтов и учреждениях были организованы лаборатории иммунитета растений к болезням и вредителям, которые успешно работают и сегодня. Большой интерес в последние годы он проявлял к проблеме энзимо-микозного истощения семян («истекание зерна»), которую теперь успешно разрабатывают его ученики.

Период работы Ученого с мировым именем Михаила Семеновича Дунина зав. отделом иммунитета на Московском отделении ВИР (МОВИР) в 1973–1989 гг. был периодом наибольшего расцвета – образно говоря, это было золотое «тридцатилетие» в истории нашего Отделения за всю его почти полувековую историю. Возглавляемый им отдел стал одним из крупных в МОВИРе. Исследования в отделе иммунитета велись в комплексе с ресурсными лабораториями, были разработаны уникальные экспресс-методы оценки генофонда из мировой коллекции ВИР на устойчивость к корневым гнилям, киле капусты, истеканию (ЭМИС), вирусным болезням, нематодам. Экспресс-методы, источники устойчивости к болезням оперативно передавались селекционерам. За заслуги по изучению генофонда мировой коллекции Всесоюзного института

растениеводства (ВИР) им. Н.И. Вавилова, он был удостоен Орденом Дружбы народов. Всегда призывал «высоко держать звание научного сотрудника ВИР». Иммунологические работы продолжаются.

Он также считал, что ученый-исследователь, кроме своей специальности, должен уметь водить машину, знать иностранные языки (прочитать хотя одну страницу на иностранном языке в день), печатать на машинке (по современным меркам – работать на компьютере) и фотографировать. В исследователе он ценил внимательность и умение замечать то, что кажется обыденным, удивляться и радоваться обычным вещам.

Анализируя разностороннюю сферу деятельности академика М.С. Дунина, можно прийти к выводу, что его основным и наиболее любимым делом была преподавательская работа, нацеленная на воспитание, обучение и подготовку будущих специалистов по защите растений, молодых ученых – кандидатов и докторов наук.

У Михаила Семеновича был свой особый подход к подготовке и обучению молодых специалистов и ученых, этому направлению деятельности уделялось много сил, времени и забот. Предъявляя высокие требования к себе, он был достаточно требовательным к своим подопечным. В тех случаях, когда доводилось отстаивать свое научные взгляды, идеи и факты, Михаил Семенович проявлял в меру твердость, упорство и непреклонность.

Мы присоединяемся к отзывам и мнениям людей, знавших Михаила Семеновича. Отмечается, прежде всего, глубокий ум, эрудиция, знание проблем биологической науки, умение выбрать самое главное и нужное в науке и производстве, сосредоточить внимание на передовых научных позициях, с ровным вниманием относиться к решению прикладных и фундаментальных задач. В своих выступлениях и лекциях его яркий талант ученого, фитопатолога, иммунолога отмечали: ректор РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева, академик И.С. Шатилов, Президент ВАСХНИЛ, академик П.П. Вавилов, академики В.А. Захаренко, В.И. Долженко и др.

В ряду выдающихся фитопатологов XX века имя нашего Учителя Михаила Семеновича Дунина заняло достойное место!

Темирбекова С.К. (ФГБНУ ВНИИФ), Джалилов Ф. С.-У. (РГАУ-МСХА имени К.А. Тимирязева), Шильцова М.А. ООО («Агрохим XXI»), Янош Молнар (Венгрия)

Научное издание

Подписано к печати 8 июня 2026 г.

Формат 60x84/8. Объем 14 п.л. Тираж 200 экз.

