

ПОИСК АЛЛЕЛЯ УСТОЙЧИВОСТИ К ПИРЕНОФОРОЗУ TSC2 В ОБРАЗЦАХ ОЗИМОЙ МЯГКОЙ ПШЕНИЦЫ

Н. Н. Вождова, кандидат сельскохозяйственных наук, старший научный сотрудник лаборатории клеточной селекции, nvzhzh@gmail.com, ORCID ID: 0000-0002-2046-4000;

Д. М. Марченко, кандидат сельскохозяйственных наук, ведущий научный сотрудник отдела селекции и семеноводства озимой пшеницы, wiza101@mail.ru, ORCID ID: 0000-0002-5251-3903
ФГБНУ «Аграрный научный центр «Донской»,
347740, Ростовская обл., г. Зерноград, ул. Научный городок, д. 3; e-mail: vniizk30@mail.ru

Озимая мягкая пшеница – это одна из наиболее значимых продовольственных культур в России и во всем мире. Она имеет большое значение для обеспечения продовольственной безопасности. Тем более важно создавать сорта, устойчивые к эпифитотиям опасных листовых болезней, таких как пиренофороз. Одним из главных генов, обеспечивающих устойчивость пшеницы к этому заболеванию, является ген Tsc2. Ранее коллекция и селекционные образцы отдела селекции и семеноводства озимой пшеницы ФГБНУ «АНЦ «Донской» не оценивались на устойчивость к пиренофорозу методами молекулярной диагностики. Целью работы является изучение коллекционного и селекционного материала озимой мягкой пшеницы для идентификации аллелей гена устойчивости к пиренофорозу Tsc2. Анализ проводили в 2023–2024 гг. в лаборатории клеточной селекции по направлению «маркерная селекция». Объект исследования – 102 образца озимой мягкой пшеницы различного эколого-географического происхождения. Для определения аллелей гена устойчивости к пиренофорозу Tsc2 использовали молекулярный маркер XBE444541. Распределение образцов производили по размерам аллелей: 340 пар нуклеотидов (п. н.) для доминантного, чувствительного к ToxB, типа; 505 п. н. для рецессивного, устойчивого к патогену. В результате проведенного исследования было выявлено широкое аллельное разнообразие у ряда изучаемых образцов. Установлено наличие новых аллелей размерами 400, 450 и 490 пар нуклеотидов. У 48 образцов выявлен доминантный аллель гена Tsc2, связанный с восприимчивостью к токсину ToxB возбудителя пиренофороза. У 11 образцов установлено наличие рецессивного аллеля Tsc2, сцепленного с устойчивостью к заболеванию, но в гетерозиготном аллельном состоянии (АСВ 141, Васса, СО 911, Гром, Liangxing 99, Fuimai 5, Вояж, Универ, Фазенда, 591/20 и 1278/21). Для улучшения устойчивости озимой мягкой пшеницы к пиренофорозу рекомендуем использование в селекционных программах образцов с аллелем tsc2.

Ключевые слова: озимая мягкая пшеница, Tsc2, устойчивость, аллель, пиренофороз.

Для цитирования: Вождова Н. Н., Марченко Д. М. Поиск аллеля устойчивости к пиренофорозу Tsc2 в образцах озимой мягкой пшеницы // Зерновое хозяйство России. 2025. Т. 17, № 5. С. 65–69. DOI: 10.31367/2079-8725-2025-100-5-65-69.



SEARCH FOR PYRENOPHOROSIS RESISTANCE ALLELE TSC2 IN WINTER COMMON WHEAT SAMPLES

N. N. Vozhzhova, Candidate of Agricultural Sciences, senior researcher of the laboratory for cell breeding, nvzhzh@gmail.com, ORCID ID: 0000-0002-2046-4000;

D. M. Marchenko, Candidate of Agricultural Sciences, leading researcher of the department of winter wheat breeding and seed production, wiza101@mail.ru, ORCID ID: 0000-0002-5251-3903
FSBSI Agricultural Research Center “Donskoy”,
347740, Rostov region, Zernograd, Nauchny Gorodok Str., 3; e-mail: vniizk30@mail.ru

Winter common wheat is one of the most important food crops in Russia and worldwide. It plays a vital role in ensuring food safety. This makes it important to develop varieties resistant to dangerous foliar diseases such as pyrenophorosis. One of the key genes providing resistance to this disease is the gene Tsc2. Previously, the collection and breeding samples of the department of winter wheat breeding and seed production of the FSBSI “ARC “Donskoy” were not evaluated for pyrenophorosis resistance using molecular diagnostic methods. The purpose of the current work was to study collection and breeding material of winter common wheat to identify alleles of the pyrenophorosis resistance gene Tsc2. The analysis was conducted in the laboratory of cell breeding, dealing with marker-assisted breeding in 2023–2024. The objects of the study were 102 winter common wheat samples of varying ecological and geographical origins. To identify alleles of the pyrenophorosis resistance gene Tsc2, there has been used the molecular marker XBE444541. The samples were distributed according to allele size with 340 base pairs (bp) for the dominant, ToxB-sensitive type; 505 bp for the recessive, pathogen-resistant type. There has been established an extensive allelic diversity in several samples studied. There have been identified new alleles of 400, 450, and 490 base pairs in size. There has been identified a dominant allele of the gene Tsc2, associated with susceptibility to the ToxB toxin of the pyrenophorosis pathogen in 48 samples. Eleven samples have been found to carry the recessive allele tsc2, which is linked to disease resistance, but in a heterozygous allelic state (ASV 141, Vassa, SO 911, Grom, Liangxing 99, Fuimai 5, Voyazh, Univer, Fazenda, 591/20, and 1278/21). To improve winter common wheat resistance to pyrenophorosis, there has been recommended using samples carrying the allele tsc2 in breeding programs.

Keywords: winter common wheat, tsc2, resistance, allele, pyrenophorosis.

Введение. Озимая мягкая пшеница является одной из наиболее значимых продовольственных культур, высеваемых в России (Малкандуев и др., 2022). В мировом производстве она также находится на лидирующих позициях (Dadrasi et al., 2023). Пшеница является стратегическим ресурсом, важным для обеспечения продовольственной безопасности. Из зерна озимой мягкой пшеницы изготавливаются разнообразные продукты, используемые для питания населения, – крупа, мука, хлебобулочные изделия и т.д. (Wysocka et al., 2024).

Для обеспечения собственных потребностей и использования пшеничного зерна в качестве экспортируемого продукта необходимы высокие урожаи данной культуры.

Однако даже самые лучшие по урожайности сорта могут оказаться восприимчивыми к эпифитотиям опасных болезней зерновых культур, таких как пиренофороз.

Признаки развития пиренофороза схожи на начальном этапе с признаками желтой ржавчины, но вызываются воздействием гриба *Pyrrenophora tritici.repentis* (Ким и Волкова, 2020). Токсины, продуцируемые жизнедеятельностью патогена, значительно снижают урожайность озимой мягкой пшеницы (до 49 %). Токсин ToxB воздействует на растения медленнее, чем токсин ToxA, и вызывает хлорозы (Коваленко и др., 2022).

Таким образом, помимо высокоурожайных сортов, необходима селекция озимой мягкой пшеницы на устойчивость к пиренофорозу. Ранее зарубежными учеными были идентифицированы несколько генов, связанных с устойчивостью к этому заболеванию. Одним из главных генов, обеспечивающих устойчивость растений пшеницы к вырабатываемому патогеном токсину ToxB, является ген Tsc2 (Faris et al., 2013).

Оценка этого гена и идентификация аллелей устойчивости и восприимчивости к токсину ToxB выполняется как на пшенице, так и на других зерновых культурах в различных странах, таких как Казахстан (Кохметова и др., 2019), Канада (Tran et al., 2017; Wei et al., 2020), США (Singh et al., 2022), Новая Зеландия (Weith et al., 2021), Австралия (See et al., 2019) и др.

В России значительное внимание проблеме устойчивости к пиренофорозу уделяется в ФГБНУ ВИЗР, где оцениваются районированные сорта озимой и яровой мягкой пшеницы (Коваленко и др., 2022).

Для ведения селекционной работы по направлению устойчивости к пиренофорозу необходимы не только знание о наличии генов устойчивости у ранее районированных сортов, но и информация об аллелях устойчивости в селекционном и коллекционном материале, особенно при отсутствии специализированного инфекционного фона. Образцы с устойчивостью к пиренофорозу являются ценными источниками и могут быть использованы в скрещиваниях в целях создания новых устойчивых сортов и генотипов.

В отделе селекции и семеноводства озимой пшеницы ФГБНУ «АНЦ «Донской» представлена обширная коллекция сортов из разных эколого-географических зон, в том числе собственные сорта и линии, однако скрининг их устойчивости к пиренофорозу методами молекулярной диагностики не выполнялся.

Поэтому нами была поставлена следующая цель исследований – изучить коллекционный и селекционный материал озимой мягкой пшеницы и идентифицировать аллели гена устойчивости к пиренофорозу Tsc2.

Материалы и методы исследований. В 2023–2024 гг. в лаборатории клеточной селекции по направлению «маркерная селекция» проводили изучение 102 образцов озимой мягкой пшеницы. Коллекционные образцы и селекционные линии для исследования были предоставлены отделом селекции и семеноводства озимой пшеницы ФГБНУ «АНЦ «Донской».

ДНК выделяли из молодых проростков озимой пшеницы СТАВ-методом с модификациями в двукратной повторности (Yadav et al., 2021). Оценку количества и качества ДНК проводили при помощи спектрофотометра Allsheng Nano-500 (Китай).

Для определения аллелей гена устойчивости к пиренофорозу Tsc2 использовали молекулярный маркер XBE444541 (Abeysekara et al., 2010). В качестве внутреннего контроля прохождения ПЦР использовали молекулярный маркер «гена домашнего хозяйства» Тубулина А, дающий ампликон размером около 200 пар нуклеотидов.

Ампликоны разделяли при помощи горизонтального электрофореза в агарозных 2%-х гелях. Бромистый этидий использовали для окрашивания в течение 30 мин. Свечение ампликонов в ультрафиолетовом свете фиксировали прибором Bio-Rad GelDoc XR+ и затем оценивали их размер с помощью программного обеспечения Bio-Rad ImageLab 5.1.

Распределение образцов производили по размерам аллелей: 340 пар нуклеотидов (п.н.) для доминантного, чувствительного к ToxB, типа; 505 п. н. для рецессивного, устойчивого к патогену (Abeysekara et al., 2010; Кохметова и др., 2018).

Результаты и их обсуждение. Изучаемые образцы озимой мягкой пшеницы были представлены сортами селекции ФГБНУ «АНЦ «Донской» (51 шт.), сортами из других эколого-географических зон (27 шт.) и селекционными линиями отдела селекции и семеноводства озимой пшеницы (24 шт.).

В нашем центре отсутствует специализированный инфекционный фон для изучения устойчивости озимой пшеницы к пиренофорозу, поэтому было особенно важно выявить наличие аллелей устойчивости к данному патогену.

В конце 2023 г. нами было проведено предварительное исследование некоторых коллекционных образцов озимой пшеницы, в котором ни одного из аллелей гена Tsc2 выявить не удалось.

Однако в исследовании 2024 г. на большем количестве материала удалось выявить широкое аллельное разнообразие гена *Tsc2*

у некоторых образцов озимой мягкой пшеницы (см. рисунок).



Электрофореграмма скрининга образцов озимой мягкой пшеницы на наличие аллелей гена устойчивости к пиренофорозу *Tsc2*, продукты амплификации с маркером XBE444541:

1 – маркер молекулярного веса Biolabmix Step 50+ bp, 2 – Марафон (контрольный образец), 3 – H₂O деионизированная (отрицательный контроль опыта), 4 – ACB 141, 5 – Победа 75, 6 – Казачка, 7 – CIMMYT № 42, 8 – Кипчак, 9 – Васса, 10 – Лучезар, 11 – Fuimai 5, 12 – CO 911, 13 – Вояж, 14 – Гром, 15 – Liangxing 99, 16 – Akter, 17 – Этана, 18 – MV-15-04

Electropherogram of winter common wheat samples screening for the presence of alleles of the pyrenophorus resistance gene *Tsc2*, amplification products with marker XBE444541:

1 – molecular weight marker Biolabmix Step 50+ bp, 2 – Marathon (control sample), 3 – deionized H₂O (negative control of the trial), 4 – ASV 141, 5 – Pobeda 75, 6 – Kazachka, 7 – CIMMYT No. 42, 8 – Kipchak, 9 – Vassa, 10 – Luchezar, 11 – Fuimai 5, 12 – SO 911, 13 – Voyazh, 14 – Grom, 15 – Liangxing 99, 16 – Akter, 17 – Etana, 18 – MV-15-04

У ряда образцов, представленных на рисунке, идентифицировано от 1 до 5 ампликонов различных размеров в целевом районе (350–600 п. н.). Это свидетельствует о широком генетическом разнообразии этих образцов. Так, внутри последовательности ДНК, ограничиваемой разрабатываемыми на ген *Tsc2* праймерами, у разных сортов могли в процессе их селекции и/или развития и приспособления к различным эколого-географическим условиям произойти изменения – делеции (когда часть нуклеотидов пропадает из последовательности, в этом случае размер ампликона может быть меньше, чем у изначально протестированного сорта) или инсерции (вставки одного или нескольких нуклеотидов, в этом случае размер ампликона становится больше, чем у изначально протестированного сорта). Эти изменения в генетическом коде могли по-разному повлиять на фенотипическое проявление действия гена *Tsc2* – как в положительном, так и в отрицательном ключе.

У сорта Казачка (помимо рецессивного аллеля 505 п. н.) наблюдаются ампликоны размерами около 450 и 490 п. н., а у сорта Fuimai 5 – около 400 и 450 п. н.

У сорта Вояж доминантного аллеля гена *Tsc2*, сцепленного с восприимчивостью к пиренофорозу, не выявлено, однако у него наблюдаются ампликоны размерами около 400, 450 и 490 пар нуклеотидов.

У сортов Победа 75 и Лучезар идентифицировано два аллеля размерами около 400

и 450 п. н. У сортов Akter и MV-15-04 идентифицирован один аллель размером около 450 п. н.

У образцов CIMMYT № 42, Кипчак и Этана не выявлено ни одного аллеля гена *Tsc2*, следовательно, они могут быть неустойчивыми к поражению пиренофорозом.

У сортов ACB 141, Казачка, Васса, Fuimai 5, CO 911, Вояж, Гром и Liangxing 99 идентифицирован ампликон размером 505 п. н., что соответствует размеру рецессивного аллеля гена *Tsc2*, сцепленного с устойчивостью к токсину Ptr ToxB. В то же время эти сорта несут и другие ампликоны меньших размеров. Так, у сортов ACB 141, Васса, CO 911, Гром и Liangxing 99, помимо ампликонов размерами около 400, 450 и 490 п. н., наблюдаются ампликоны размером 340 п. н., соответствующие размеру доминантного аллеля гена *Tsc2*, сцепленного с чувствительностью к токсину гриба-возбудителя пиренофороза.

Таким образом, сорта с выявленными доминантным и рецессивным аллелями (ACB 141, Васса, CO 911, Гром и Liangxing 99) являются гетерозиготными по гену устойчивости к пиренофорозу *Tsc2*. Это может быть связано с наличием в составе этих сортов различных биотипов растений, где один биотип несет доминантный неустойчивый аллель, а другой – рецессивный устойчивый.

Всего по результатам исследования было выявлено 11 образцов (10,78 %) озимой мягкой пшеницы, несущих аллель устойчивости к пиренофорозу *tsc 2* (таблица).

**Идентифицированные образцы озимой мягкой пшеницы,
несущие аллель устойчивости к пириенофорозу Tsc 2**
Identified winter common wheat
samples carrying the allele of the pyrenophorus resistance gene Tsc2

№ п/п	Наименование	№ п/п	Наименование
1	ACB 141	7	Вояж
2	Васса	8	Универ
3	СО 911	9	Фазенда
4	Гром	10	591/20
5	Liangxing 99	11	1278/21
6	Fuimai 5	—	—

У 48 образцов (47,06 %) выявлен доминантный аллель гена Tsc2, связанный с восприимчивостью к пириенофорозу, у ряда из которых наблюдалось наличие дополнительных аллелей с размерами ампликонов около 400, 450 и 490 пар нуклеотидов. У остальных 43 образцов (42,16 %) аллели гена Tsc2 не были выявлены.

Сорта с выявленным широким разнообразием аллелей гена Tsc2 (Казачка, Fuimai 5, Вояж, Победа 75, Лучезар, Akter и MV-15-04) могут быть ценным генетическим материалом при подтверждении сцепления с устойчиво-

стью к пириенофорозу того или иного выявленного у них дополнительного аллеля.

Выводы.

1. Выявлено 11 образцов с аллелем устойчивости к пириенофорозу Tsc2 (ACB 141, Васса, СО 911, Гром, Liangxing 99, Fuimai, Вояж, Универ, 591/20, Фазенда и 1278/21).

2. Для улучшения устойчивости озимой мягкой пшеницы к пириенофорозу рекомендуем использование в селекционных программах образцы с идентифицированным аллелем Tsc2.

Финансирование. Работа выполнена по теме государственного задания № 0505-2023-0002.

Библиографический список

1. Ким Ю. С., Волкова Г. В. Желтая пятнистость листьев пшеницы: распространение, вредоносность, расовый состав (обзор) // Вестник Ульяновской ГСХА. 2020. № 2(50). С. 105–116. DOI: 10.18286/1816-4501-2020-2-105-116
2. Коваленко Н. М., Шайдаюк Е. Л., Гулятьева Е. И. Характеристика устойчивости районированных сортов мягкой пшеницы к возбудителю желтой пятнистости // Биотехнология и селекция растений. 2022. № 5(2). С. 15–24. DOI: 10.30901/2658-6266-2022-2-03
3. Кохметова А. М., Али С., Сапахова З., Атишова М. Н. Идентификация генотипов-носителей устойчивости к токсинам пириенофороза PtrToxA и PtrToxB Pyrenophora tritici-repentis в коллекции мягкой пшеницы // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2018. № 22(8). С. 978–986. DOI: 10.18699/VJ18.440
4. Малкандуев Х. А., Шамурзаев Р. И., Малкандуева А. Х. Формирование урожая и качества зерна сортов озимой пшеницы в зависимости от предшественников и условий возделывания // Известия Кабардино-Балкарского научного центра РАН. 2022. № 3(107). С. 40–50. DOI: 10.35330/1991-6639-2022-3-107-40-50
5. Кохметова А. М., Атишова М. Н., Кумарбаева М. Т., Леонова И. Н. Фитопатологический скрининг и молекулярный анализ гермоплазмы пшеницы из Казахстана и CIMMYT на устойчивость к пириенофорозу // Вавиловский журнал генетики и селекции. 2019. № 23(7). С. 879–886. DOI: 10.18699/VJ19.562
6. Abeysekara N. S., Friesen T. L., Liu Z., McClean P. E., Faris J. D. Marker development and saturation mapping of the tan spot Ptr ToxB sensitivity locus Tsc2 in hexaploid wheat // Plant Genome. 2010. Vol. 3. P. 179–189. DOI: 10.3835/plantgenome2010.07.0017
7. Dadrasi A., Chaichi M., Nehbandani A., Soltani E., Nemati A., Salmani F., Heydari M., Yousefi A. R. Global insight into understanding wheat yield and production through Agro-Ecological Zoning // Scientific Reports. 2023. Vol. 13(1), Article number: 15898. DOI: 10.1038/s41598-023-43191-x
8. Faris J. D., Liu Z., Xu S. S. Genetics of tan spot resistance in wheat // Theoretical and Applied Genetics. 2013. Vol. 126(9). P. 2197–2217. DOI: 10.1007/s00122-013-2157-y
9. See P. T., Iagallo E. M., Oliver R. P., Moffat C. S. Heterologous expression of the Pyrenophora tritici-repentis effector proteins ToxA and ToxB, and the prevalence of effector sensitivity in Australian cereal crops // Frontiers in Microbiology. 2019. Vol. 10, Article number: 10.00182. DOI: 10.3389/fmicb.2019.00182
10. Singh G., Running K., Peters Haugrud A., Seneviratne S., Zhang Z., Szabo-Hever A., Acharya K., Liu Z., Dubcovsky J., Faris J. D. Towards the molecular cloning of tan spot susceptibility gene Tsc2 in wheat [abstract] // Plant and Animal Genome 30 Conference. 2022. Poster No. PE0550
11. Tran V. A., Aboukhaddour R., Strelkov I. S., Bouras N., Spaner D., Strelkov S. E. The sensitivity of Canadian wheat genotypes to the necrotrophic effectors produced by Pyrenophora tritici-repentis // Canadian Journal of Plant Pathology. 2017. Vol. 39(2). P. 149–162. DOI: 10.1080/07060661.2017.1339125
12. Wei B., Moscou M. J., Sato K., Gourlie R., Strelkov S., Aboukhaddour R. Identification of a locus conferring dominant susceptibility to Pyrenophora tritici-repentis in barley // Frontiers in Plant Science. 2020. Vol. 11, Article number: 158. DOI: 10.3389/fpls.2020.00158
13. Weith S., Ridgway H. J., Jones E. E. Determining the presence of host specific toxin genes, Tox A and ToxB, in New Zealand Pyrenophora tritici-repentis isolates, and susceptibility of wheat cultivars // New Zealand Plant Protection. 2021. Vol. 74(1). P. 20–29. DOI: 10.30843/nzpp.2021.74.11724

14. Wysocka K., Cacak-Pietrzak G., Feledyn-Szewczyk B., Studnicki M. The Baking quality of wheat flour (*Triticum aestivum* L.) obtained from wheat grains cultivated in various farming systems (Organic vs. Integrated vs. Conventional) // Applied Sciences. 2024. Vol. 14(5), Article number: 1886. DOI: 10.3390/app14051886
15. Yadav A., Sharma A., Kumar A., Yadav R., Kumar R. SSR based molecular profiling of elite cultivars of basmati rice (*Oryza sativa* L.) // Research Journal of Biotechnology. 2021. Vol. 16(12). P. 55–63. DOI: 10.25303/1612rjbt5563

References

1. Kim Yu. S., Volkova G. V. Zheltaya pyatnistost' list'ev pshenitsy: rasprostraneniye, vredonosnost', rasovyyi sostav (obzor) [Spackled yellows of wheat leaves: distribution, injuriousness, racial composition (review)] // Vestnik Ul'yanovskoi GSKhA. 2020. № 2(50). S. 105–116. DOI: 10.18286/1816-4501-2020-2-105-116
2. Kovalenko N. M., Shaidayuk E. L., Gul'tyaeva E. I. Kharakteristika ustoichivosti raionirovannykh sortov myagkoi pshenitsy k vozбудителю zheltoi pyatnistosti [Characteristics of resistance of regionalized common wheat varieties to the yellow leaf blotch pathogen] // Biotehnologiya i selektsiya rastenii. 2022. № 5(2). S. 15–24. DOI: 10.30901/2658-6266-2022-2-o3
3. Kokhmetova A. M., Ali S., Sapakhova Z., Atishova M. N. Identifikatsiya genotipov-nositelei ustoichivosti k toksinam pirenofora *PtrToxA* i *PtrToxB* *Pyrenophora tritici-repentis* v kolleksii myagkoi pshenitsy [Identification of genotypes carrying resistance to the *Pyrenophora tritici-repentis* toxins *PtrToxA* and *PtrToxB* in a common wheat collection] // Vavilovskii zhurnal genetiki i selektsii. 2018. № 22(8). S. 978–986. DOI: 10.18699/VJ18.440
4. Malkanduev Kh. A., Shamurzaev R. I., Malkandueva A. Kh. Formirovaniye uroz'haya i kachestva zerna sortov ozimoi pshenitsy v zavisimosti ot predshestvennikov i uslovii vozdeleyvaniya [Formation of productivity and grain quality in winter wheat varieties depending on forecrops and cultivation conditions] // Izvestiya Kabardino-Balkarskogo nauchnogo tsentra RAN. 2022. № 3(107). S. 40–50. DOI: 10.35330/1991-6639-2022-3-107-40-50
5. Kokhmetova A. M., Atishova M. N., Kumarbaeva M. T., Leonova I. H. Fitopatologicheskii skringing i molekulyarnyi analiz germoplazmy pshenitsy iz Kazakhstana i CIMMYT na ustoichivost' k pirenoforu [Phytopathological screening and molecular marker analysis of wheat germplasm from Kazakhstan and CIMMYT for resistance to tan spot] // Vavilovskii zhurnal genetiki i selektsii. 2019. № 23(7). S. 879–886. DOI: 10.18699/VJ19.562
6. Abeysekara N. S., Friesen T. L., Liu Z., McClean P. E., Faris J. D. Marker development and saturation mapping of the tan spot *PtrToxB* sensitivity locus *Tsc2* in hexaploid wheat // Plant Genome. 2010. Vol. 3. P. 179–189. DOI: 10.3835/plantgenome2010.07.0017
7. Dadras A., Chaichi M., Nehbandani A., Soltani E., Nemati A., Salmani F., Heydari M., Yousefi A. R. Global insight into understanding wheat yield and production through Agro-Ecological Zoning // Scientific Reports. 2023. Vol. 13(1), Article number: 15898. DOI: 10.1038/s41598-023-43191-x
8. Faris J. D., Liu Z., Xu S. S. Genetics of tan spot resistance in wheat // Theoretical and Applied Genetics. 2013. Vol. 126(9). P. 2197–2217. DOI: 10.1007/s00122-013-2157-y
9. See P. T., Iagallo E. M., Oliver R. P., Moffat C. S. Heterologous expression of the *Pyrenophora tritici-repentis* effector proteins *ToxA* and *ToxB*, and the prevalence of effector sensitivity in Australian cereal crops // Frontiers in Microbiology. 2019. Vol. 10, Article number: 10.00182. DOI: 10.3389/fmicb.2019.00182
10. Singh G., Running K., Peters Haugrud A., Seneviratne S., Zhang Z., Szabo-Hever A., Acharya K., Liu Z., Dubcovsky J., Faris J. D. Towards the molecular cloning of tan spot susceptibility gene *Tsc2* in wheat [abstract] // Plant and Animal Genome 30 Conference. 2022. Poster No. PE0550
11. Tran V. A., Aboukhaddour R., Strelkov I. S., Bouras N., Spaner D., Strelkov S. E. The sensitivity of Canadian wheat genotypes to the necrotrophic effectors produced by *Pyrenophora tritici-repentis* // Canadian Journal of Plant Pathology. 2017. Vol. 39(2). P. 149–162. DOI: 10.1080/07060661.2017.1339125
12. Wei B., Moscou M. J., Sato K., Gourlie R., Strelkov S., Aboukhaddour R. Identification of a locus conferring dominant susceptibility to *Pyrenophora tritici-repentis* in barley // Frontiers in Plant Science. 2020. Vol. 11, Article number: 158. DOI: 10.3389/fpls.2020.00158
13. Weith S., Ridgway H. J., Jones E. E. Determining the presence of host specific toxin genes, *ToxA* and *ToxB*, in New Zealand *Pyrenophora tritici-repentis* isolates, and susceptibility of wheat cultivars // New Zealand Plant Protection. 2021. Vol. 74(1). P. 20–29. DOI: 10.30843/nzpp.2021.74.11724
14. Wysocka K., Cacak-Pietrzak G., Feledyn-Szewczyk B., Studnicki M. The Baking quality of wheat flour (*Triticum aestivum* L.) obtained from wheat grains cultivated in various farming systems (Organic vs. Integrated vs. Conventional) // Applied Sciences. 2024. Vol. 14(5), Article number: 1886. DOI: 10.3390/app14051886
15. Yadav A., Sharma A., Kumar A., Yadav R., Kumar R. SSR based molecular profiling of elite cultivars of basmati rice (*Oryza sativa* L.) // Research Journal of Biotechnology. 2021. Vol. 16(12). P. 55–63. DOI: 10.25303/1612rjbt5563

Поступила: 06.08.25; доработана после рецензирования: 29.09.25; принята к публикации: 30.09.25.

Критерии авторства. Авторы статьи подтверждают, что имеют на статью равные права и несут равную ответственность за плагиат.

Конфликт интересов. Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Авторский вклад. Вожжова Н. Н. – анализ данных и их интерпретация, сбор литературных данных и подготовка рукописи; Марченко Д. М. – концептуализация исследований, предоставление образцов для анализа.

Все авторы прочитали и одобрили окончательный вариант рукописи.