

ГРИБЫ – ВОЗБУДИТЕЛИ БОЛЕЗНЕЙ РАСТЕНИЙ

УДК 632.4 : 633.1

ЮВЕНИЛЬНАЯ УСТОЙЧИВОСТЬ СОРТОВ И ОБРАЗЦОВ ЯЧМЕНЯ К NET-, SPOT- И ГИБРИДНОЙ (NET × SPOT) ФОРМАМ *PYRENOPHORA TERES*

© 2023 г. Н. М. Лашина^{1,*}, Н. В. Мироненко^{1,**}, А. А. Зубкович^{2,***}, О. С. Афанасенко^{1,****}

¹Всероссийский научно-исследовательский институт защиты растений, 196608 Санкт-Петербург, Россия

²Научно-практический центр НАН РБ по земледелию, 222160 Жодино, Республика Беларусь

*e-mail: nlashina@mail.ru

**e-mail: nina2601mir@mail.ru

***e-mail: aa_zoubkovitch@mail.ru

****e-mail: olga.s.afan@gmail.com

Поступила в редакцию 17.08.2022 г.

После доработки 15.09.2022 г.

Принята к публикации 07.11.2022 г.

Сетчатая пятнистость — экономически важная болезнь ячменя. Возбудителем является аскомицет *Pyrenophora teres*, который существует в двух формах — *f. teres* (*Ptt*) и *f. maculata* (*Ptm*), отличающихся по симптомам на растениях ячменя. Эти две формы легко скрещиваются в лабораторных условиях с образованием фертильного потомства, однако доказать гибридную природу изолятов гриба, иногда встречающихся в природных популяциях возбудителя и несущих признаки обеих форм, крайне сложно. В 2020 г. нами впервые выявлены межвидовые гибриды *Ptt* × *Ptm* в природных популяциях *P. teres* Краснодарского края, собранных в 2016 г. Целью исследований являлось сравнительное изучение вирулентности двух изолятов *Ptt*, двух — *Ptm* различного происхождения и гибридного изолята *Ptt* × *Ptm* к широкому набору генотипов ячменя из коллекции ВИР, предварительно отобранных по устойчивости к *Ptt*, для определения изменчивости признака вирулентности у гибридного изолята и характеристики устойчивости к обеим формам гриба и гибриду. В зависимости от генотипа ячменя проявлялись 3 типа симптомов болезни при инокуляции гибридным изолятом *Ptt* × *Ptm*: 1) характерных для *Ptt*, 2) характерных для *Ptm* и 3) смешанного типа. По-видимому, проявление симптомов после инокуляции гибридным изолятом зависит от генотипа ячменя, влияющего на экспрессию определенных генов эффекторов патогена. Показано, что в большинстве случаев изоляты *Ptm* отличаются по вирулентности от изолятов *Ptt* к одним и тем же образцам ячменя, а гибридный изолят *Ptt* × *Ptm* как от *Ptt*, так и от *Ptm*. В среднем гибридный изолят *Ptt* × *Ptm* был менее агрессивным по сравнению с изолятами *Ptt* и *Ptm*. При сравнении типов реакций образцов ячменя ко всем изученным изолятам *Ptt* и *Ptm* выявлено 8.8% образцов устойчивых к обеим формам *P. teres* и 5.6% — к *Ptt*, *Ptm* и гибриднему изоляту *Ptt* × *Ptm*. Изучение вирулентности природного гибрида *Ptt* × *Ptm* проведено впервые, выявленные устойчивые к двум формам возбудителя сетчатой пятнистости образцы ячменя являются ценным исходным материалом для селекции.

Ключевые слова: вирулентность, гибридная форма (net × spot), сетчатая пятнистость, устойчивость, ячмень, net-форма, spot-форма, *Pyrenophora teres*

DOI: 10.31857/S0026364823010099, **EDN:** HRRZNH

ВВЕДЕНИЕ

Сетчатая пятнистость наносит значительный ущерб урожаю ячменя во всем мире, и поэтому является экономически важной болезнью. Возбудителем болезни является аскомицет *Pyrenophora teres* Drechsler, который существует в двух формах — net-форма (*f. teres*, *Ptt*) и spot-форма (*f. maculata*, *Ptm*). Эти формы различаются по симптомам на растении хозяине. В регионах, где наблюдается высокая влажность и прохладная температура воздуха, создаются условия, благоприятные для частых эпидемий сетчатой пятнистости (Ma et al.,

2004; Liu et al., 2011). Потери урожая могут составлять от 10 до 50%, вплоть до полной гибели сильно восприимчивых сортов при благоприятных для развития болезней условиях (Mathre, 1997; Murray, Brennan, 2010; Galano et al., 2011; McLean et al., 2014). Поражение болезнью приводит к уменьшению размера, плотности зерна и отрицательно сказывается на соложении у пивоваренного и качестве зерна у кормового ячменя (Mathre, 1997; Grewal et al., 2008; Liu et al., 2011; Wang et al., 2015; Backes et al., 2021).

Снижение уровня агротехники, а также нулевая обработка почвы способствовали широкому

распространению болезни (Shipton et al., 1973; Mathre, 1997; McLean et al., 2009). К факторам, способствующим повышению экономической значимости болезни, относятся также восприимчивость современных сортов ячменя и изменения климатических условий (Lashina, Afanasenko, 2019).

Впервые Smedegård-Petersen (1971) обнаружил существование двух форм *P. teres* отличающихся по вызываемым симптомам. При заражении ячменя грибом *P. teres* f. *teres* (*Ptt*) можно наблюдать поражения сетчатого типа в виде узких, темно-коричневых, продольных и поперечных полосок, окруженных хлорозом, создающих рисунок сетки на листьях ячменя, из-за которого болезнь получила свое название (Shipton et al., 1973). Симптомы сетчатой пятнистости были впервые описаны в 1920 г. (Atanasoff, Johnson, 1920). Spot-форма проявляется на листьях ячменя в виде темно-коричневых округлых или эллиптических пятен, окруженных хлоротичными ореолами различной ширины.

Как и в случае с другими заболеваниями растений, проявление симптомов, таких как размер поражения и наличие хлороза, зависит от генотипа хозяина, вирулентности патогена и условий окружающей среды. Симптомы, вызываемые *P. teres*, индуцируются различными токсинами (Smedegård-Petersen, 1977; Weiergang et al., 2002). Вырабатываемые фитотоксичные соединения включают пиренолиды, пиренолины и три пептидных алкалоида, аспергилмарасмин А и его производные (Muria-Gonzalez et al., 2020).

Возбудитель проникает через устьица, и при искусственной инокуляции уже через 24 ч на месте проникновения видны небольшие круглые или эллиптические точечные поражения, которые разрастаются и превращаются либо в темно-коричневые пятна с продольными и поперечными полосками, образующими сетчатый рисунок (*Ptt*), либо округлые и продолговатые пятна, окруженные хлорозом (*Ptm*). На высокоустойчивых генотипах ячменя образовавшиеся точечные некрозы не разрастаются, на восприимчивых — сильное заражение проростков может привести к полной гибели листьев.

Net-форма может быть легко идентифицирована на растениях ячменя на основе симптоматики, а spot-форму можно принять за симптомы, вызываемые *Bipolaris sorokiniana* (Sacc.) Shoemaker (McLean et al., 2009; Marshall et al., 2015; Burlakoti et al., 2017; Rehman et al., 2020).

В 1985 г. было обнаружено, что *P. teres* f. *teres* распространен по всей территории прерийных провинций Канады, в то время как *P. teres* f. *maculata* был наиболее распространен в Саскачеване. Также при исследовании 224 изолятов в Западной Канаде подтверждено, что 82% были *Ptt* и только 18% оказались *Ptm* (Tekauz, 1990).

Распространение spot-формы расширилось в основных регионах-производителях ячменя,

включая США, Австралию, Канаду, Данию, Южную Африку и Норвегию (Liu et al., 2011; Turkington et al., 2011; Lartey et al., 2013), а также в Северной Африке (Lammari et al., 2019). Эпифитотии были отмечены в некоторых районах Канады, Австралии, США (Liu, Friesen, 2010; McLean et al., 2009, 2010; Fowler et al., 2017). Широкое возделывание устойчивых к *Ptt* сортов ячменя, которые оказались восприимчивыми к *Ptm* в условиях Австралии и Южной Африки привело к эпифитотийному развитию spot-формы сетчатой пятнистости (Louw et al., 1996; McLean et al., 2010a; Lehmsiek et al., 2010).

Spot-форма возбудителя сетчатой пятнистости ячменя была впервые обнаружена в России в 2011 в Краснодарском крае (Anisimova et al., 2011) и в 2014 г. в Беларуси (Mironenko et al., 2016). В России отсутствуют сведения об эффективности доноров устойчивости к этой форме патогена и, соответственно, целенаправленная селекция на устойчивость. При этом, например, в условиях Австралии эта форма является более агрессивной, чем net-форма и преобладает на посевах ячменя (Jayasena et al., 2007; Murray, Brennan, 2010; McLean et al., 2016).

Впервые Smedegård-Petersen (1971) показал, что эти две формы могут скрещиваться с образованием фертильного потомства, однако доказать гибридную природу изолятов гриба, иногда встречающихся в природных популяциях возбудителя и несущих признаки обеих форм, крайне сложно. Campbell et al. (1999) еще раз продемонстрировали успешное скрещивание этих двух форм *in vitro* и показали, что большинство полученных потомков вызывают симптомы в виде пятен с сетчатым рисунком на листьях ячменя. В дальнейшем исследовании было показано, что гибридное потомство net × spot генетически стабильно (Campbell, Crous, 2003). Сведения о возможной естественной гибридизации между этими двумя формами в природных популяциях *P. teres* в литературе отсутствуют, однако исследования, проведенные в Южной Африке и в Чешской Республике, показали, что она возможна, так как были обнаружены изоляты с аллелями *Ptt* и *Ptm* (Campbell et al., 2002; Leisova et al., 2005; Leisova-Svobodova et al., 2014). В исследовании, проведенном в Австралии, один гибрид *Ptt* × *Ptm* (WAC10721) был идентифицирован среди 60 изолятов *Ptm* (McLean et al., 2014). В 2020 г. нами впервые выявлены межвидовые гибриды *Ptt* × *Ptm* в природных популяциях *P. teres* в Краснодарском крае (Mironenko et al., 2021).

На филогенетическом древе формы *P. teres* — f. *teres* и f. *maculata* — образуют отдельные кластеры и должны рассматриваться отдельно при изучении вирулентности патогенов и устойчивости растения-хозяина (Rau et al., 2007; Jalli, 2011; Ellwood et al., 2012; Syme et al., 2018). Известно, что различные гены и QTL контролируют устойчивость яч-

Таблица 1. Происхождение моноконидиальных изолятов *Ptt*, *Ptm* и гибрида *Ptt* × *Ptm*

Форма	Название изолята	Происхождение	Сорт ячменя
<i>Ptt</i>	F18	Беларусь (Минская обл.)	Фэст
<i>Ptt</i>	S18	Россия (Краснодар)	Спринтер
<i>Ptm</i>	11.3	Беларусь (Брестская обл.)	Kangoos
<i>Ptm</i>	f.m. 48.2	Россия (Краснодар)	Escape
Гибрид <i>Ptt</i> × <i>Ptm</i>	Кр-2016-15	“ ”	Спринтер

меня к этим формам (Manninen et al., 2006; Grewal et al., 2008, 2012).

Целью исследований являлось сравнительное изучение вирулентности двух изолятов *Ptt*, двух — *Ptm* различного происхождения и гибридного изолята *Ptt* × *Ptm* к набору из 86 сортов и образцов ячменя из коллекции ВИР, предварительно отобранных по устойчивости к *Ptt*, для определения изменчивости признака вирулентности у гибридного изолята и характеристики устойчивости к обоим формам гриба и гибриду.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Растительный материал. Изучали устойчивость 86 сортов и образцов ячменя из коллекции ВИР, которые по предварительным оценкам отличались различным уровнем устойчивости к изолятам *Ptt*. Растения ячменя высевали в контейнеры размером 18 × 13 × 6 см с почвогрунтом “Terra Vita®” по 12 образцов (по 3 зерна каждый) в 1 контейнер в трех повторностях. Всего оценивали девять растений каждого образца к каждому изоляту.

Культивировали растения в контролируемых условиях климатической комнаты Всероссийского научно-исследовательского института защиты растений в течение 10–12 дней при температуре 20–22°C с фотопериодом 16 ч (интенсивность освещения 5000 люкс)/8 ч ночь.

Изоляты *Pyrenophora teres*. Для инокуляции использовали по два моноконидиальных изолята *Ptt* и *Ptm* разного географического происхождения (табл. 1), а также гибридный изолят *Ptt* × *Ptm* (Кр-2016-15), обнаруженный в краснодарской популяции патогена в 2016 г. и выделенный из листьев сорта Спринтер. Доказательство гибридной природы изолята Кр-2016-15 было получено методом ПЦР со специально разработанными праймерами (Poudel et al., 2017). Гибридный изолят Кр-2016-15 имел четыре маркера, специфичных для *Ptt* и три — для *Ptm* формы патогена, полученных с праймерами Q2, Q3, Q4, Q5 и Q7, Q9, Q12, соответственно (Mironenko et al., 2021). В ПЦР с видоспецифичными праймерами для *Ptt* и *Ptm*, разработанными Williams et al. (2001), гибридный изолят Кр-2016-15 давал оба диагностических фрагмента — 378 п.н. для *Ptt* и 411 п.н. для *Ptm*.

Выделение из пораженных листьев и размножение изолятов проводили на модифицированной среде Чапека (ЧЛМ), содержащей KCL — 0.5 г, K₂HPO₄ — 0.5 г, MgSO₄ — 0.5 г, мочевины — 1.2 г, лактозу — 20 г и агар-агар Kobe I (ROTH) — 17 г на 1 л дистиллированной воды. Гриб выращивали в стеклянных чашках под УФ-лампами с 14-часовым фотопериодом при температуре 18–20°C в течение 10–14 дней. Моноконидиальные изоляты получали путем переноса отдельных конидий на питательную среду.

Подготовка инокулюма и инокуляция. Для приготовления суспензии конидии изолятов гриба собирали с поверхности агаровой среды шпателем, добавляя в чашку Петри р-р Твин 20 (0.1 мл/л) в дистиллированной воде. Суспензию фильтровали через два слоя марли для удаления фрагментов мицелия. Концентрацию суспензии доводили до 5000 конидий на 1 мл.

Инокуляцию растений проводили в фазе двух-трех листьев путем опрыскивания суспензией моноконидиальных изолятов с помощью пульверизатора из расчета примерно 0.2 мл на растение.

После инокуляции растения накрывали полиэтиленовыми пакетами и оставляли на 48 ч при температуре 20–22°C без света. Через 2 дня инокулированные растения помещали под светоустановки с 16 ч фотопериодом и влажностью воздуха 60–70%.

Оценка устойчивости. Типы реакций проростков оценивали на втором листе через 10–12 дней после инокуляции изолятами *Ptt* по 10-балльной шкале Текауза (рис. 1) и по девятибалльной шкале (рис. 2) после заражения изолятами *Ptm*. Тип реакции проростков на заражение гибридным изолятом *Ptt* × *Ptm* определяли с использованием обеих шкал, руководствуясь типом проявления болезни на листьях ячменя: (1) характерных для *Ptt*, (2) для *Ptm* и (3) смешанный тип (табл. 2).

Типы реакции устойчивости (R) как к *Ptt*, так и к *Ptm* характеризовались появлением мелких не увеличивающихся пятен без хлороза (баллы 1–5), баллы от 1 до 3.5 характеризуют образцы ячменя как высокоустойчивые (HR). Поражения, классифицированные как умеренно восприимчивые (MR) к обоим формам гриба, имели небольшие хлорозы, окружающие пятна (балл 5.1–6.9). На

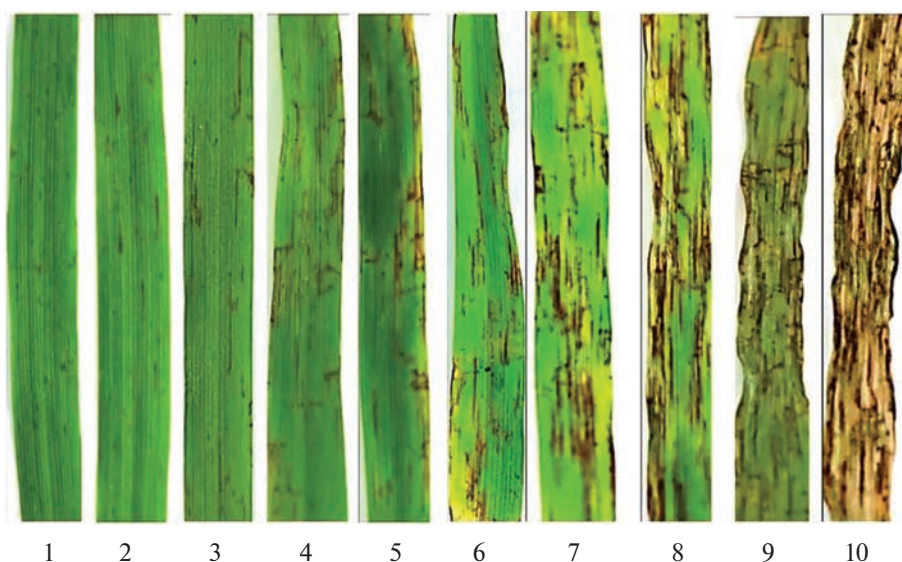


Рис. 1. Шкала для учета типа реакции на заражение возбудителем *Pyrenophora teres* f. *teres* (Tekauz, 1985).



Рис. 2. Шкала для учета типа реакции на заражение возбудителем *Pyrenophora teres* f. *maculata* (<https://www.hutton.ac.uk/sites/default/files/files/events/IWBLB/Poster-Tekauz.pdf>, дата обращения — 11.05.2022).

восприимчивых (S) образцах пятна увеличиваются и сливаются, хлороз может покрывать всю листовую пластинку и приводить к гибели листьев (баллы 7–10 для *Ptt* и 7–9 для *Ptm*) (Tekauz, 1985).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Типы реакции образцов ячменя к изолятам *Ptt* и *Ptm* представлены в табл. 2. При определении соответствия типов реакций к разным изолятам

классы MR и S были объединены в класс восприимчивых (баллы 5.1–10).

Распределение по устойчивости к изолятам *Ptt*, *Ptm* и гибриднему изоляту *Ptt* × *Ptm* представлено на рис. 3. Небольшое количество образцов ячменя были устойчивы как к гибриднему изоляту, так и ко всем изолятам *Ptt* и *Ptm* (5.6%) (рис. 3). Только четыре образца (1%) устойчивы к изолятам *Ptt* и *Ptm*, оказались восприимчивыми к гибриднему изоляту *Ptt* × *Ptm*, при этом симптомы на двух об-

Таблица 2. Оценка устойчивости генотипов ячменя к изолятам *Ptt*, *Ptm* и *Ptt* × *Ptm*

№ каталога ВИР	Происхождение	Рядность	Моноконидиальные изоляты					
			<i>Ptm</i>		<i>Ptt</i>		Гибрид <i>Ptt</i> × <i>Ptm</i>	
			f.m. 48.2	11.3	S18	F18	Кр-2016-15	проявление признака
			Тип реакции (балл)/категория устойчивости					
2589	Узбекистан	6	3.3/HR	2.3/HR	1.5/HR	2.3/HR	1/HR	(1) <i>teres</i>
2710	Казахстан	6	н/д	2/HR	3.8/R	6/MR	4/R	(1) <i>teres</i>
2893	Туркменистан	6	2/HR	1/HR	2.5/HR	н/д	3/HR	(1) <i>teres</i>
2946	Россия (Красноярск)	2	2.7/HR	3.3/HR	7/S	5/R	1.3/HR	(1) <i>teres</i>
3114	Таджикистан	6	н/д	2.8/HR	6.8/MR	6.7/MR	3/HR	(2) <i>mac</i>
3267	Северная Америка	6	н/д	3.3/HR	6/MR	6.3/MR	5/R	(2) <i>mac</i>
4071	Монголия	6	н/д	1.5/HR	8.5/S	3.5/HR	4.8/R	(2) <i>mac</i>
5059	Туркменистан	2	3.5/HR	2.3/HR	2/HR	н/д	2/HR	(1) <i>teres</i>
5208	Австралия	2	3/HR	1.7/HR	2.8/HR	2/HR	2.3/HR	(2) <i>mac</i>
5900	Туркменистан	6	2.5/HR	1/HR	1.8/HR	3/HR	1/HR	(1) <i>teres</i>
5909	“ ”	6	2.5/HR	2/HR	5/R	4.7/R	1.5/HR	(2) <i>mac</i>
6889	Турция	2	4/R	2.3/HR	6/MR	6.7/MR	1.5/HR	(2) <i>mac</i>
6891	“ ”	2	7/S	2.8/HR	5/R	7/S	6/MR	(1) <i>teres</i>
6909	“ ”	6	7/S	2.5/HR	5.3/MR	6.7/MR	4.5/R	(3) <i>mac/t</i>
7471	Мексика	6	6.7/MR	2.5/HR	3/HR	2.7/HR	5.3/MR	(3) <i>mac/t</i>
7623	Сирия	6	2/HR	1.7/HR	9/S	6.3/MR	5.7/MR	(3) <i>mac/t</i>
8376	Кипр	6	5.3/MR	2.3/HR	6.5/MR	6/MR	5.7/MR	(3) <i>mac/t</i>
8723	Эфиопия	6	7/S	1.5/HR	9/S	6/MR	3.3/HR	(3) <i>mac/t</i>
8780	Италия	6	7/S	3.3/HR	7.5/S	3.3/HR	2.3/HR	(3) <i>mac/t</i>
8787	“ ”	6	7/S	3/HR	7.8/S	4.3/R	3/HR	(1) <i>teres</i>
8812	“ ”	6	4/R	2.3/HR	4.3/R	2/HR	2/HR	(1) <i>teres</i>
8835	“ ”	6	4/R	2/HR	3/HR	6/MR	5.5/MR	(3) <i>mac/t</i>
8852	Египет	6	4/R	3/HR	6.8/MR	7/S	4/R	(1) <i>teres</i>
8877	Испания	6	2.3/HR	4/R	6.5/MR	4.3/R	3/HR	(1) <i>teres</i>
8953	Турция	2	6/MR	2/HR	3/HR	6/MR	2.3/HR	(3) <i>mac/t</i>
8977	“ ”	2	5/R	2.5/HR	2.3/HR	5.3/MR	5.3/MR	(3) <i>mac/t</i>
9004	“ ”	2	5/R	3/HR	1.3/HR	4.3/R	5.5/MR	(3) <i>mac/t</i>
9254	Таджикистан	6	3/HR	3.3/HR	4/R	5/R	н/д	н/д
9264	Узбекистан	6	н/д	6.7/MR	1.3/HR	1.3/HR	4.5/R	(2) <i>mac</i>
9308	Туркменистан	6	3/HR	1.3/HR	2/HR	3.3/HR	2.3/HR	(2) <i>mac</i>
10095	“ ”	6	н/д	2/HR	5.5/MR	1.3/HR	4/R	(2) <i>mac</i>
10106	“ ”	6	5/R	2.7/HR	1.8/HR	2.3/HR	4.3/R	(2) <i>mac</i>
11011	Япония	6	2/HR	3/HR	2/HR	3/HR	н/д	н/д
11031	“ ”	6	2.3/HR	2.7/HR	1.3/HR	5.3/MR	2.3/HR	(3) <i>mac/t</i>
11777	Кыргызстан	2	2/HR	3/HR	1.3/HR	3.7/R	1.3/HR	(2) <i>mac</i>

Таблица 2. Продолжение

№ каталога ВИР	Происхождение	Рядность	Моноконициальные изоляты					
			<i>Ptm</i>		<i>Ptt</i>		Гибрид <i>Ptt</i> × <i>Ptm</i>	
			f.m. 48.2	11.3	S18	F18	Kp-2016-15	проявление признака
11993	“ ”	6	6.3/MR	4/R	6/MR	4/R	5/R	(2) <i>mac</i>
12023	“ ”	6	7.7/S	3.5/HR	3.5/HR	3.7/R	2.7/HR	(2) <i>mac</i>
14679	Россия (Тува)	6	6.3/MR	2.5/HR	2.3/HR	6/MR	3/HR	(2) <i>mac</i>
14931	Таджикистан	6	6.5/MR	4.5/R	7.8/S	6/MR	2/HR	(1) <i>teres</i>
14936	“ ”	6	8/S	3.5/HR	2.3/HR	6/MR	2.3/HR	(2) <i>mac</i>
14959	“ ”	6	7.5/S	2.7/HR	2.3/HR	5.7/MR	4.7/R	(2) <i>mac</i>
15355	Австралия	6	8.7/S	3.3/HR	3.5/HR	4.3/R	6/MR	(2) <i>mac</i>
15811	Китай	6	7/S	6/MR	5.8/MR	2.3/HR	2.3/HR	(2) <i>mac</i>
15812	“ ”	6	3/HR	6/MR	5/R	2.5/HR	2/HR	(2) <i>mac</i>
15864	“ ”	6	2/HR	3/HR	4.8/R	6/MR	4.3/R	(2) <i>mac</i>
16468	Туркменистан	6	7.5/S	4/R	6.3/MR	3.3/HR	3/HR	(2) <i>mac</i>
17939	Узбекистан	6	7/S	6.5/MR	5.3/MR	6.3/MR	3/HR	(2) <i>mac</i>
18677	Канада	6	6/MR	1.5/HR	4.3/R	3.3/HR	6/MR	(2) <i>mac</i>
18716	“ ”	6	3/HR	2.8/HR	5/R	3.7/R	5.3/MR	(2) <i>mac</i>
18728	“ ”	6	2/HR	3.7/R	4.5/R	1.3/HR	5.7/MR	(2) <i>mac</i>
18755	“ ”	6	3.7/R	3.7/R	4.5/R	4.3/R	2.7/HR	(2) <i>mac</i>
18760 a	США	6	2/HR	2/HR	2/HR	1.5/HR	2.3/HR	(2) <i>mac</i>
19182	“ ”	6	3.7/R	4/R	2/HR	1.3/HR	1.3/HR	(1) <i>teres</i>
19282	“ ”	6	7/S	4/R	5.3/MR	4/R	3.3/HR	(2) <i>mac</i>
19393	Австралия	2	2.3/HR	2/HR	2/HR	3/HR	4.7/R	(2) <i>mac</i>
19395	“ ”	6	7/S	2/HR	3/HR	5/R	2.3/HR	(1) <i>teres</i>
19934	Украина	2	7/S	3.3/HR	5.5/MR	8.3/S	6/MR	(2) <i>mac</i>
19979	Эфиопия	2	3/HR	3.3/HR	2.3/HR	2/HR	1/HR	(1) <i>teres</i>
20001	“ ”	6	7/S	2.3/HR	6/MR	4.3/R	4.7/R	(3) <i>mac/t</i>
20127	“ ”	6	5.5/MR	2.5/HR	3/HR	3.3/HR	4/R	(2) <i>mac</i>
20165	“ ”	2	5/R	6/MR	3/HR	6/MR	1.3/HR	(1) <i>teres</i>
20179	“ ”	2	2/HR	3.3/HR	2/HR	5/HR	2/HR	(2) <i>mac</i>
20249	Япония	6	2.3/HR	2/HR	2.5/HR	3.5/HR	4/R	(2) <i>mac</i>
20497	“ ”	6	1.7/HR	2/HR	3.3/HR	3/HR	5/R	(2) <i>mac</i>
21472	“ ”	6	4.7/R	1.5/HR	3.5/HR	2.3/HR	3.3/HR	(2) <i>mac</i>
21538	Боливия	6	1.3/HR	3.3/HR	3/HR	н/д	2/HR	(1) <i>teres</i>
21576	Эквадор	6	6.3/MR	3.7/R	3.3/HR	7.7/S	2.7/HR	(1) <i>teres</i>
21850	Эфиопия	6	7/S	5.8/MR	4.8/R	5/R	2/HR	(1) <i>teres</i>
22836	Австралия	2	6.3/MR	3.3/HR	4.3/R	н/д	4.7/R	(1) <i>teres</i>
23874	Эфиопия	6	4/R	7.5/S	2/HR	5/R	4.5/R	(1) <i>teres</i>
25274	“ ”	2	5/R	3.5/HR	2.3/HR	2.5/HR	3.8/R	(2) <i>mac</i>

Таблица 2. Окончание

№ каталога ВИР	Происхождение	Рядность	Моноконициальные изоляты					
			<i>Ptm</i>		<i>Ptt</i>		Гибрид <i>Ptt</i> × <i>Ptm</i>	
			f.m. 48.2	11.3	S18	F18	Kp-2016-15	проявление признака
25283	США	6	5.7/MR	5.3/MR	3.3/HR	2.3/HR	2/HR	(1) <i>teres</i>
26110	Узбекистан	6	н/д	3/HR	2/HR	3.5/HR	4/R	(2) <i>mac</i>
26180	Россия (Ставрополь)	2	н/д	1.3/HR	6.3/MR	5.5/MR	6.7/MR	(2) <i>mac</i>
26338	Украина	2	6.7/MR	1.8/HR	6.7/MR	8/S	4/R	(3) <i>mac/t</i>
29268	Россия (Бурятия)	2	2.5/HR	9/S	3.3/HR	7.7/S	4.3/R	(2) <i>mac</i>
29334	Россия (Новосибирск)	2	н/д	5/R	2.5/HR	6.7/MR	2.3/HR	(1) <i>teres</i>
29700	США	6	н/д	4/R	8.3/S	6.3/MR	2.3/HR	(2) <i>mac</i>
29720	Эфиопия	2	6/MR	3/HR	4.3/R	7/S	5.7/MR	(2) <i>mac</i>
30311	Россия (Самара)	2	4.3/R	3.5/HR	1.5/HR	8.8/S	5.3/MR	(3) <i>mac/t</i>
30408	Канада	6	4/R	5/R	2.8/HR	3/HR	4.3/R	(2) <i>mac</i>
30616	Чехия	2	3/HR	3/HR	8.8/S	8.7/S	5.8/MR	(2) <i>mac</i>
30617	“ ”	2	5.7/MR	1/R	8.5/S	7/S	2.7/HR	(2) <i>mac</i>
NDB 112	США	6	5/R	5/R	3/HR	3.7/R	6/MR	(3) <i>mac/t</i>
26959	“ ”	6	5/R	5.3/MR	3.8/R	2/HR	2.3/HR	(2) <i>mac</i>
C.I 9214	Корея	6	2/HR	3/HR	5.5/MR	1.3/HR	4/R	(3) <i>mac/t</i>

Примечание. Баллы 1–3.5 соответствуют высокой устойчивости (HR) к изолятам *Ptt* и *Ptm*; 3.6–5.0 – устойчивости (R), 5.1–6.9 – средней устойчивости (MR), 7–10 – восприимчивости (S); н/д – нет данных; (1) *teres* – на листьях признаки net-формы; (2) *mac* – на листьях признаки spot-формы; (3) *mac/t* – на листьях признаки двух форм гриба.

разцах к-18728 и к-18716 проявились в виде spot-формы, а на двух других к-9004 и NDB-112 смешанного типа, как net-, так и spot-формы (табл. 2).

Среди высокоустойчивых к изолятам *Ptt* и *Ptm* и гибриднему изоляту (HR, типы реакции 1–3.5 балла) выделились сорта: Tifang (к-18760a), Fox (к-19182), Kaikei 22 (к-20249), Cowra 37 (к-5208) и образцы к-2589, к-5059, к-5900, к-9308, к-11777, к-19979 и к-21538 (табл. 2). Эти генотипы ячменя представляют ценный исходный материал для селекции на устойчивость к двум формам возбудителя сетчатой пятнистости.

Примерно одинаковое количество образцов оказалось устойчивым к изолятам *Ptt* и *Ptm* (22.6 и 24.7%), также как к изолятам *Ptt*, гибриднему изоляту (16.9%), *Ptm* и гибриднему изоляту (18.1%) (рис. 3). При этом высокой устойчивостью (HR) к изолятам *Ptm* характеризовалось почти в два раза большее количество изученных генотипов ячменя, чем к изолятам *Ptt*. При сравнении типов реакций образцов ячменя к изолятам *Ptt* и *Ptm* независимо от их происхождения только 8.8% образцов были устойчивы к обеим формам *P. teres* (рис. 3), из них равное количество 33.9% – шестирядных и 33.3% двурядных (табл. 2). В представленной вы-

борке изолятов *Ptt*, *Ptm* и *Ptt* × *Ptm* отсутствовали вирулентные к одним и тем же сортам. Невысокие значения совпадающих типов реакции восприимчивости к *Ptt* и *Ptm* (0.3%) объясняется изначальной подборкой генотипов ячменя с устойчивостью к *Ptt*. Этим же объясняется и небольшое количество генотипов, восприимчивых к изолятам *Ptt* и устойчивых к *Ptm* – 1.2% (рис. 3).

Изучение вирулентности гибридного изолята к набору из 86 сортов и образцов ячменя показало, что гибрид *Ptt* × *Ptm* отличался меньшей агрессивностью: средний балл поражения составлял 3.6, тогда как средний для *Ptt* – 4.4 и 3.9 для *Ptm*. В зависимости от генотипа ячменя проявлялись три типа симптомов болезни при инокуляции гибридным изолятом *Ptt* × *Ptm*: на 25 генотипах ячменя симптомы болезни были типичными для изолятов *Ptt*, на 45 образцах – для *Ptm*, а на 16 образцах встречались смешанные симптомы, имеющие признаки как spot- так и net-формы (табл. 2).

В табл. 3 приведены коэффициенты корреляции между изолятами *Ptt*, *Ptm* и гибридом *Ptt* × *Ptm* по их вирулентности к исследуемому набору генотипов ячменя. Слабая корреляция выявлена при сравнении типов реакций к изолятам *Ptt* и *Ptm*, со-

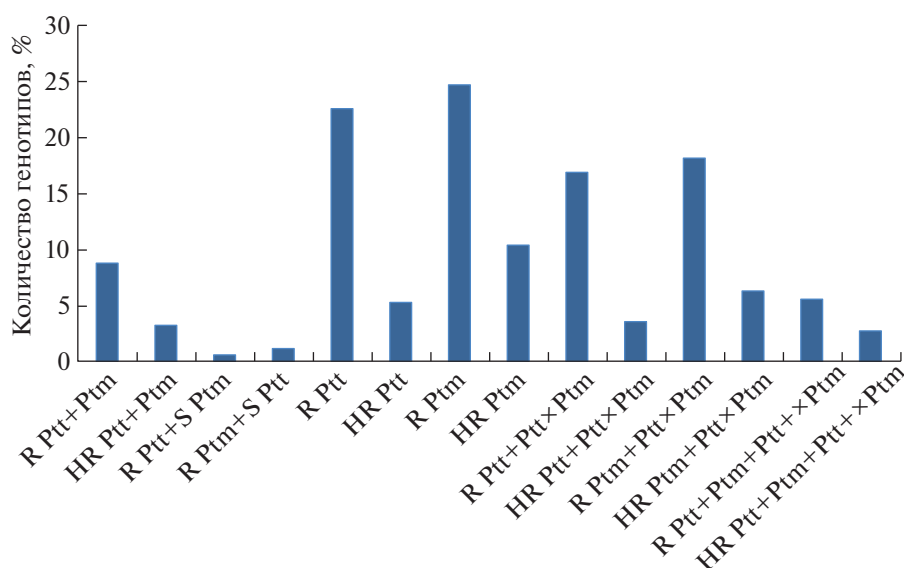


Рис. 3. Распределение по устойчивости к изолятам *Ptt*, *Ptm* и гибриднему изоляту *Ptt* × *Ptm* в коллекции из 86 генотипов ячменя: *R Ptt* + *Ptm* – устойчивые генотипы ко всем изолятам *Ptt* и *Ptm*; *HR Ptt* + *Ptm* – высокоустойчивые генотипы ко всем изолятам *Ptt* и *Ptm*; *R Ptt* + *S Ptm* – устойчивые генотипы к изолятам *Ptt* и восприимчивые к изолятам *Ptm*; *R Ptm* + *S Ptt* – устойчивые генотипы к изолятам *Ptm* и восприимчивые к изолятам *Ptt*; *R Ptt* – устойчивые генотипы к изолятам *Ptt*; *HR Ptt* – высокоустойчивые генотипы к изолятам *Ptt*; *R Ptm* – устойчивые генотипы к изолятам *Ptm*; *HR Ptm* – высокоустойчивые генотипы к изолятам *Ptm*; *R Ptt* + *Ptt* × *Ptm* – устойчивые генотипы к изолятам *Ptt* и гибриднему изоляту *Ptt* × *Ptm*; *HR Ptt* + *Ptt* × *Ptm* – высокоустойчивые генотипы к изолятам *Ptt* и гибриднему изоляту *Ptt* × *Ptm*; *R Ptm* + *Ptt* × *Ptm* – устойчивые генотипы к изолятам *Ptm* и гибриднему изоляту *Ptt* × *Ptm*; *HR Ptm* + *Ptt* × *Ptm* – высокоустойчивые генотипы к изолятам *Ptm* и гибриднему изоляту *Ptt* × *Ptm*; *R Ptt* + *Ptm* + *Ptt* × *Ptm* – устойчивые генотипы к изолятам *Ptt*, *Ptm* и гибриднему изоляту *Ptt* × *Ptm*; *HR Ptt* + *Ptm* + *Ptt* × *Ptm* – высокоустойчивые генотипы к изолятам *Ptt*, *Ptm* и гибриднему изоляту *Ptt* × *Ptm*.

бранных на одном поле в Краснодарском крае (0.36), изолятов *Ptt* из Краснодара и Республики Беларусь (0.27), а также изолятов *Ptt* из Республики Беларусь и *Ptm* из г. Краснодара (0.24). Остальные значения коэффициентов корреляции демонстрировали очень слабую положительную или отрицательную корреляцию (табл. 3).

В литературе имеется большой объем информации по результатам изучения изменчивости популяций возбудителя *P. teres* f. *teres* (Gupta, Loughman, 2001; Serenius, 2006; Serenius et al., 2007; Afanasenko et al., 2009; Koladia et al., 2016; Richards et al., 2016; Wallwork et al., 2016; Akhavan et al., 2016) и выявления источников и доноров устойчивости к бо-

лезни (Jalli et al., 2000; Novokazi et al., 2019; Daba et al., 2019; Rozanova et al., 2019). В отношении *P. teres* f. *maculata* в последние годы также появились сведения об устойчивости сортов и линий ячменя к этой форме гриба (Williams et al., 2003; Neupane et al., 2015; Tamang et al., 2015; Wang et al., 2015; Çelik Oğuz et al., 2017; Gyawali et al., 2019). Устойчивость к *Ptt* и *Ptm* находится под разным генетическим контролем (Manninen et al., 2006; Grewal et al., 2008, 2012; Burlacoti et al., 2017). В работе Manninen et al. (2006), ген *Rpt5*, контролирующей высокую устойчивость к *Ptt*, у образца из Эфиопии CI 9819 (к-25274) был локализован на хромосоме 6Н, а ген *Rpt6*, детерминирующий устойчи-

Таблица 3. Коэффициенты корреляции между изолятами *Ptt*, *Ptm* и гибридом *Ptt* × *Ptm* по их вирулентности к исследуемому набору генотипов ячменя

Изоляты	11.3 <i>Ptm</i> Беларусь	F.m. 48.2 <i>Ptm</i> Краснодар	F18 <i>Ptt</i> Беларусь	S18 <i>Ptt</i> Краснодар
F.m. 48.2 <i>Ptm</i> Краснодар	0.0272			
F18 <i>Ptt</i> Беларусь	−0.0689	0.2443		
S18 <i>Ptt</i> Краснодар	−0.0972	0.3557	0.2674	
Гибрид <i>Ptt</i> × <i>Ptm</i>	−0.1851	0.0197	0.1995	−0.0419

Примечание. Значение до 0.2 соответствует очень слабой, до 0.5 – слабой корреляции.

вость к *Ptm* на хромосоме 5Н. В наших исследованиях этот образец также проявил устойчивость ко всем изученным изолятам *Ptt*, *Ptm* и *Ptt* × *Ptm*. При этом симптомы при инокуляции гибридным изолятом проявились как характерные для *Ptm*.

Наиболее вероятной гипотезой существования изолятов *P. teres*, сочетающих в своем геноме маркеры *Ptt* и *Ptm*, является половая или соматическая гибридизация между двумя формами гриба при их совместном существовании на посевах ячменя, либо существование третьей (возможно, предковой) формы, сочетающей генетический материал *P. teres* f. *teres* и *P. teres* f. *maculata* (Mironenko et al., 2021).

Пока мы можем только предположить, что проявление симптомов при инокуляции гибридным изолятом зависит от генотипа ячменя, влияющего на экспрессию определенных генов-эффекторов патогена.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Впервые на большой выборке сортов и образцов ячменя проведено сравнительное изучение вирулентности изолятов двух форм возбудителя сетчатой пятнистости и гибридного изолята. Полученные данные свидетельствуют, что в большинстве случаев изоляты *Ptm* отличаются по вирулентности от изолятов *Ptt*, а гибридный изолят *Ptt* × *Ptm* — и от *Ptt*, и от *Ptm*. Впервые выявлены устойчивые и высокоустойчивые одновременно ко всем изученным изолятам *Ptt*, *Ptm* и гибриднему изоляту *Ptt* × *Ptm* генотипы ячменя, которые представляют ценный исходный материал для селекции на устойчивость к двум формам возбудителя сетчатой пятнистости.

Работа выполнена при финансовой поддержке гранта РФФИ (№ 20-516-00007 Бел_а).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Afanasenko O.S., Jalli M., Pinnschmidt H.O. et al. Development of an international standard set of barley differential genotypes for *Pyrenophora teres* f. *teres*. Plant Pathol. 2009. V. 58 (4). P. 665–676. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2009.02062.x>
- Akhavan A., Turkington T.K., Kebede B. et al. Genetic structure of *Pyrenophora teres* f. *teres* and *P. teres* f. *maculata* populations from western Canada. European J. Plant Pathol. 2016. V. 146 (2). P. 325–335. <https://doi.org/10.1007/s10658-016-0919-5>
- Anisimova A.V., Mironenko N.V., Levshitanov S.A. The first find of *Pyrenophora teres* f. *maculata* in Krasnodar Territory. Plant Protection News. 2011. V. 3. P. 53–56 (in Russ.).
- Atanasoff D., Johnson A.G. Treatment of cereal seeds by dry heat. J. Agric. Res. 1920. V. 18. P. 379–390.
- Backes A., Guerriero G., Barka E.A. et al. *Pyrenophora teres*: Taxonomy, morphology, interaction with barley, and mode of control. Front. Plant Sci. 2021. V. 12. P. 614951. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.614951>
- Burlakoti R.R., Gyawali S., Chao S. et al. Genome-wide association study of spot form of net blotch resistance in the upper Midwest barley breeding programs. Phytopathology. 2017. V. 107 (1). P. 100–108. <https://doi.org/10.1094/PHYTO-03-16-0136-R>
- Campbell G.F., Crous P.W., Lucas J.A. *Pyrenophora teres* f. *maculata*, the cause of *Pyrenophora* leaf spot of barley in South Africa. Mycol. Res. 1999. V. 103 (3). P. 257–267. <https://doi.org/10.1017/S0953756298007114>
- Campbell G.F., Lucas J.A., Crous P.W. Evidence of recombination between net- and spot-type populations of *Pyrenophora teres* as determined by RAPD analysis. Mycol. Res. 2002. V. 106 (5). P. 602–608. <https://doi.org/10.1017/S0953756202005853>
- Campbell G.F., Crous P.W. Genetic stability of net × spot hybrid progeny of the barley pathogen *Pyrenophora teres*. Australas. Plant Pathol. 2003. V. 32 (2). P. 283–287. <https://doi.org/10.1071/AP03016>
- Çelik Oğuz A., Karakaya A., Ergün N. et al. Turkish barley landraces resistant to net and spot forms of *Pyrenophora teres*. Phytopathol. Mediterr. 2017. V. 56 (2). P. 217–223. https://doi.org/10.14601/Phytopathol_Mediterr-19659
- Daba S.D., Horsley R., Brueggeman R. et al. Genome-wide association studies and candidate gene identification for leaf scald and net blotch in barley (*Hordeum vulgare* L.). Plant Dis. 2019. V. 103 (5). P. 880–889. <https://doi.org/10.1094/PDIS-07-18-1190-RE>
- Ellwood S.R., Syme R.A., Moffat C.S. et al. Evolution of three *Pyrenophora* cereal pathogens: recent divergence, speciation and evolution of non-coding DNA. Fungal Genetics and Biol. 2012. V. 49 (10). P. 825–829. <https://doi.org/10.1016/j.fgb.2012.07.003>
- Fowler R.A., Platz G.J., Bell K.L. et al. Pathogenic variation of *Pyrenophora teres* f. *teres* in Australia. Australas. Plant Pathol. 2017. V. 46 (2). P. 115–128. <https://doi.org/10.1007/s13313-017-0468-1>
- Galano T., Bultosa G., Fininsa C. Malt quality of 4 barley (*Hordeum vulgare* L.) grain varieties grown under low severity of net blotch at Holetta, west Shewa. Ethiopia. African J. Biotechnol. 2011. V. 10 (5). P. 797–806. <https://doi.org/10.5897/AJB09.346>
- Grewal T.S., Rossmagel B.G., Pozniak C.J. et al. Mapping quantitative trait loci associated with barley net blotch resistance. Theor. Appl. Genet. 2008. V. 116 (4). P. 529–539. <https://doi.org/10.1007/s00122-007-0688-9>
- Grewal T.S., Rossmagel B.G., Scoles G. Mapping quantitative trait loci associated with spot blotch and net blotch resistance in a doubled-haploid barley population. Mol. Breed. 2012. V. 30 (1). P. 267–279. <https://doi.org/10.1007/s11032-011-9616-4>
- Gupta S., Loughman R. Current virulence of *Pyrenophora teres* on barley in Western Australia. Plant Dis. 2001. V. 85 (9). P. 960–966. <https://doi.org/10.1094/PDIS.2001.85.9.960>
- Gyawali S., Amezrou R., Verma R.P.S. et al. Seedling and adult stage resistance to spot form of net blotch (SFNB) in spring barley and stability of adult stage resistance to SFNB in Morocco. Eur. J. Plant Pathol. 2019. V. 153. P. 475–487. <https://doi.org/10.1007/s10658-018-1575-8>
- Jalli M. Sexual reproduction and soil tillage effects on virulence of *Pyrenophora teres* in Finland. Annls Appl. Biol.

2011. V. 158 (1). P. 95–105.
<https://doi.org/10.1111/j.1744-7348.2010.00445.x>
- Jalli M., Robinson J. Stable resistance in barley to *Pyrenophora teres* f. *teres* isolates from the Nordic-Baltic region after increase on standard host genotypes. Euphytica. 2000. V. 113 (1). P. 71–77.
<https://doi.org/10.1023/A:1003912825455>
- Jayasena K.W., Van Burgel A., Tanaka K. et al. Yield reduction in barley in relation to spot-type net blotch. Australas. Plant Pathol. 2007. V. 36 (5). P. 429–433.
<https://doi.org/10.1071/AP07046>
- Koladia V.M., Faris J.D., Richards J.K. et al. Genetic analysis of net-form net blotch resistance in barley lines CIho 5791 and Tifang against a global collection of *P. teres* f. *teres* isolates. Theor. Appl. Genet. 2017. V. 130 (1). P. 163–173.
<https://doi.org/10.1007/s00122-016-2801-4>
- Lammari H.I., Rehfus A., Stammler G. et al. Occurrence and frequency of spot form and net form of net blotch disease of barley in Algeria. J. Plant Dis. Prot. 2019. V. 127 (10). P. 35–42.
<https://doi.org/10.1007/s41348-019-00278-w>
- Lartey R.T., Caesar-TonThat T.C., Caesar A.G. et al. First report of spot form net blotch caused by *Pyrenophora teres* f. *maculata* on Barley in the Mon-Dak Area of the United States. Plant Dis. 2013. V. 97 (1). P. 143.
<https://doi.org/10.1094/PDIS-07-12-0657-PDN>
- Lashina N.M., Afanasenko O.S. Susceptibility to leaf blights of commercial barley cultivars in North-Western region of Russia. Plant protection news. 2019. V. 2 (100). P. 23–28 (in Russ.).
[https://doi.org/10.31993/2308-6459-2019-2\(100\)-23-28](https://doi.org/10.31993/2308-6459-2019-2(100)-23-28)
- Lehmensiek A., Bester A.E., Sutherland M.W. et al. Population structure of South African and Australian *Pyrenophora teres* isolates. Plant Pathol. 2010. V. 59 (3). P. 504–515.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2009.02231.x>
- Leisova L., Kucera L., Minarikova V. et al. AFLP based PCR markers that differentiate spot and net forms of *Pyrenophora teres*. Plant Pathol. 2005. V. 54 (1). P. 66–73.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2005.01117.x>
- Leisova-Svobodova L., Minarikova V., Matusinsky P. et al. Genetic structure of *Pyrenophora teres* net and spot populations as revealed by microsatellite analysis. Fungal Biol. 2014. V. 118 (2). P. 180–192.
<https://doi.org/10.1016/j.funbio.2013.11.008>
- Liu Z., Ellwood S.R., Oliver R.P. et al. *Pyrenophora teres*: profile of an increasingly damaging barley pathogen. Mol. Plant Pathol. 2011. V. 12 (1). P. 1–19.
<https://doi.org/10.1111/j.1364-3703.2010.00649.x>
- Liu Z.H., Friesen, T.L. Identification of *Pyrenophora teres* f. *maculata*, causal agent of spot type net blotch in North Dakota. Plant Dis. 2010. V. 94 (4). P. 480.
<https://doi.org/10.1094/PDIS-94-4-0480A>
- Louw J.P., Crous P.W., Holz G. Relative importance of the barley net blotch pathogens *Pyrenophora teres* f. *teres* (net type) and *P. teres* f. *maculata* (spot type) in South Africa. Afr. Plant Protect. 1996. V. 2 (2). P. 89–95.
https://hdl.handle.net/10520/AJA10233121_225
- Ma Z.Q., Lapitan N.L.V., Steffenson B. QTL mapping of net blotch resistance genes in a doubled-haploid population of six-rowed barley. Euphytica. 2004. V. 137 (3). P. 291–296.
<https://doi.org/10.1023/B:EUPH.0000040441.36990.58>
- Manninen O., Jalli M., Kalendar R. et al. Mapping of major spot-type and net-type net blotch resistance genes in the Ethiopian barley line CI 9819. Genome. 2006. V. 49 (12). P. 1564–1571.
<https://doi.org/10.1139/g06-119>
- Marshall J.M., Kinzer K., Brueggeman R.S. First report of *Pyrenophora teres* f. *maculata* the cause of spot form net blotch of barley in Idaho. Plant Dis. 2015. V. 99 (12). P. 1860.
<https://doi.org/10.1094/PDIS-03-15-0349-PDN>
- Mathre D.E. (ed.) Compendium of barley diseases, 2nd ed. St. Paul, MN: American Phytopathological Society, 1997. P. 28–31.
- McLean M., Weppeler R., Howlett B. Spot form of net blotch suppression and yield of barley in response to fungicide application in the Wimmera region of Victoria, Australia. Australas. Plant Pathol. 2016. V. 45 (1). P. 37–43.
<https://doi.org/10.1007/s13313-015-0387-y>
- McLean M.S., Howlett B.J., Hollaway G.J. Epidemiology and control of spot form of net blotch (*Pyrenophora teres* f. *maculata*) of barley: a review. Crop Pasture Sci. 2009. V. 60 (4). P. 303–315.
<https://doi.org/10.1071/CP08173>
- McLean M.S., Keiper F.J., Hollaway G.J. Genetic and pathogenic diversity in *Pyrenophora teres* f. *maculata* in barley crops of Victoria, Australia. Australas. Plant Pathol. 2010a. V. 39 (4). P. 319–325.
<https://doi.org/10.1071/AP09097>
- McLean M.S., Howlett B.J., Hollaway G.J. Spot form of net blotch, caused by *Pyrenophora teres* f. *maculata*, is the most prevalent foliar disease of barley in Victoria, Australia. Australas. Plant Pathol. 2010b. V. 39. P. 46–49.
<https://doi.org/10.1071/AP09054>
- McLean M.S., Martin A., Gupta S. et al. Validation of a new spot form of net blotch differential set and evidence for hybridisation between the spot and net forms of net blotch in Australia. Australas. Plant Pathol. 2014. V. 43. P. 223–233.
<https://doi.org/10.1007/s13313-014-0285-8>
- Mironenko N.V., Anisimova A.V., Baranova O.A. et al. Species composition and structure on mating-type loci and virulence of *Pyrenophora teres* populations in the North-West region of Russia and Belarus. Mikologiya i fitopatologiya. 2016. V. 50 (3). P. 185–194. (in Russ.).
- Mironenko N.V., Lashina N.M., Baranova O.A. et al. Hybridization between forms of *Pyrenophora teres* in natural populations of Russia and Belarus. Mikologiya i fitopatologiya. 2021. V. 55 (1). P. 51–58. (in Russ.)
<https://doi.org/10.31857/S0026364821010074>
- Muria-Gonzalez M.J., Zulak K.G., Allegaert E. et al. Profile of the in vitro secretome of the barley net blotch fungus, *Pyrenophora teres* f. *teres*. Physiol. Mol. Plant Pathol. 2020. V. 109. P. 101451.
<https://doi.org/10.1016/j.pmpp.2019.101451>
- Murray G.M., Brennan J.P. Estimating disease losses to the Australian barley industry. Australas. Plant Pathol. 2010. V. 39 (1). P. 85–96.
<https://doi.org/10.1071/AP09064>
- Neupane A., Tamang P., Brueggeman R.S. et al. Evaluation of a barley core collection for spot form of net blotch reaction reveals distinct genotype-specific pathogen virulence and host susceptibility. Phytopathology. 2015.

- V. 105 (4). P. 509–517.
<https://doi.org/10.1094/PHYTO-04-14-0107-R>
- Novakazi F., Afanasenko O., Anisimova A. Genetic analysis of a worldwide barley collection for resistance to net form of net blotch disease (*Pyrenophora teres* f. *teres*). Theor. Appl. Genet. 2019. V. 132 (9). P. 2633–2650.
<https://doi.org/10.1007/s00122-019-03378-1>
- Poudel B., Ellwood S.R., Testa A.C. et al. Rare *Pyrenophora teres* hybridization events revealed by development of sequence-specific PCR markers. Phytopathology. 2017. V. 107 (7). P. 878–884.
<https://doi.org/10.1094/PHYTO-11-16-0396-R>
- Rau D., Attene G., Brown A.H. et al. Phylogeny and evolution of mating-type genes from *Pyrenophora teres*, the causal agent of barley “net blotch” disease. Current Genetics. 2007. V. 51 (6). P. 377–392.
<https://doi.org/10.1007/s00294-007-0126-1>
- Rehman S., Gyawali S., Amri A. et al. First report of spot blotch of barley caused by *Cochliobolus sativus* in Morocco. Plant Dis. 2020. V. 104 (3). P. 988.
<https://doi.org/10.1094/PDIS-09-19-1923-PDN>
- Richards J., Chao S., Friesen T. et al. Fine mapping of the barley chromosome 6H net form net blotch susceptibility locus. G3 (Bethesda). 2016. V. 6 (7). P. 1809–1818.
<https://doi.org/10.1534/g3.116.028902>
- Rozanova I.V., Lashina N.M., Mustafin Z.S. et al. SNPs associated with barley resistance to isolates of *Pyrenophora teres* f. *teres*. BMC Genomics. 2019. V. 20 (3). P. 292.
<https://doi.org/10.1186/s12864-019-5623-3>
- Serenius M. Population structure of *Pyrenophora teres*, causal agent of net blotch of barley. PhD Thesis. Helsinki, 2006.
- Serenius M., Manninen O., Wallwork H. et al. Genetic differentiation in *Pyrenophora teres* populations measured with AFLP markers. Mycol. Research. 2007. V. 111 (2). P. 213–223.
<https://doi.org/10.1016/j.mycres.2006.11.009>
- Shipton W.A., Khan T.N., Boyd W.J.R. Net blotch of barley. Rev. Plant Pathol. 1973. V. 52. P. 269–290.
- Smedegård-Petersen V. Inheritance of genetic factors for symptoms and pathogenicity in hybrid of *Pyrenophora teres* and *Pyrenophora graminea*. Phytopath. Z. 1977. V. 89 (3). P. 193–202.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0434.1977.tb02858.x>
- Smedegård-Petersen V. Isolation of two toxins produced by *Pyrenophora teres* and their significance in disease development of net spot blotch of barley. Physiological Plant Pathology. 1977. V. 10 (3). P. 203–208.
[https://doi.org/10.1016/0048-4059\(77\)90024-8](https://doi.org/10.1016/0048-4059(77)90024-8)
- Smedegård-Petersen V. *Pyrenophora teres* f. *maculata* f. nov. and *Pyrenophora teres* f. *teres* on barley in Denmark. Yearb. R. Vet. Agric. 1971. P. 124–144.
- Syme R.A., Martin A., Wyatt N.A. et al. Transposable element genomic fissuring in *Pyrenophora teres* is associated with genome expansion and dynamics of host–pathogen genetic interactions. Front. Genet. 2018. V. 9. P. 130.
<https://doi.org/10.3389/fgene.2018.00130>
- Tamang P., Richards J.K., Alhashal A. et al. Mapping of barley susceptibility/resistance QTL against spot form net blotch caused by *Pyrenophora teres* f. *maculata* using RIL populations. Theor. Appl. Genet. 2019. V. 132 (7). P. 1953–1963.
<https://doi.org/10.1007/s00122-019-03328-x>
- Tekauz A. A numerical scale to classify reactions of barley to *Pyrenophora teres*. Can. J. Plant Pathology. 1985. V. 7 (2). P. 181–183.
<https://doi.org/10.1080/07060668509501499>
- Tekauz A. Characterization and distribution of pathogenic variation in *Pyrenophora teres* f. *teres* and *P. teres* f. *maculata* from western Canada. Can. J. Plant Pathol. 1990. V. 12 (2). P. 141–148.
<https://doi.org/10.1080/07060669009501017>
- Turkington T. K., Tekauz A., Xi K. et al. Foliar diseases of barley: don’t rely on a single strategy from the disease management toolbox. Prairie Soils Crops. 2011. V. 4. P. 142–150. <http://www.prairiesoilsandcrops.ca> [2022 May 11].
- Wallwork H., Butt M., Capio E. Pathogen diversity and screening for minor gene resistance to *Pyrenophora teres* f. *teres* in barley and its use for plant breeding. Australas. Plant Pathol. 2016. V. 45 (5). P. 527–531.
<https://doi.org/10.1007/s13313-016-0433-4>
- Wang X., Mace E.S., Platz G.J. et al. Spot form of net blotch resistance in barley is under complex genetic control. Theor. Appl. Genet. 2015. V. 128 (3). P. 489–499.
<https://doi.org/10.1007/s00122-014-2447-z>
- Weiergang I., Jørgensen H.J.L., Møller I.M. et al. Correlation between sensitivity of barley to *Pyrenophora teres* toxins and susceptibility to the fungus. Physiol. Mol. Plant Pathol. 2002. V. 60 (3). P. 121–129.
<https://doi.org/10.1006/pmpp.2002.0384>
- Williams K.J., Platz G.J., Barr A.R. et al. A comparison of the genetics of seedling and adult plant resistance to the spot form of net blotch (*Pyrenophora teres* f. *maculata*). Crop Pasture Sci. 2003. V. 54 (12). P. 1387–1394.
<https://doi.org/10.1071/AR03028>
- Williams K.J., Smyl C., Lichon A. et al. Development and use of an assay based on the polymerase chain reaction that differentiates the pathogens causing spot form and net form of net blotch of barley. Austral. Plant Pathol. 2001. V. 30. P. 37–44.
<https://doi.org/10.1071/AP00063>
- Анисимова А.В., Мироненко Н.В., Левштанов С.А. (Anisimova et al.) Первая находка гриба *Pyrenophora teres* f. *maculata* в Краснодарском крае // Вестник защиты растений. 2011. № 3. С. 53–56.
- Лашина Н.М., Афанасенко О.С. (Lashina, Afanasenko) Поражаемость пятнистостями сортов ячменя, включенных в государственный реестр селекционных достижений и находящихся на сортоиспытаниях в условиях Северо-Запада Российской Федерации // Вестник защиты растений. 2019. № 2 (100). С. 23–28.
- Мироненко Н.В., Анисимова А.В., Баранова О.А. (Mironenko et al.) Внутривидовой состав и структура популяций *Pyrenophora teres* в Северо-Западном регионе России и Беларуси по вирулентности и локусам типа спаривания // Микология и фитопатология. 2016. Т. 50. № 3. С. 185–194.
- Мироненко Н.В., Лашина Н.М., Баранова О.А. и др. (Mironenko et al.) Гибридизация между формами *Pyrenophora teres* в природных популяциях России и Республики Беларусь // Микология и фитопатология. 2021. Т. 55. № 1. С. 51–58.

Juvenile Resistance of Barley Cultivars and Accessions to Net-, Spot-, and Hybrid (Net × Spot) Forms of *Pyrenophora teres*

N. M. Lashina^{a,#}, N. V. Mironenko^{a,##}, A. A. Zubkovich^{b,###}, and O. S. Afanasenko^{a,####}

^aAll-Russian Institute of Plant Protection, St. Petersburg, Russia

^bPractical Centre of Agriculture of Belarus National Academy of Sciences, Zhodino, Belarus

[#]e-mail: nlashina@mail.ru

^{##}e-mail: nina2601mir@mail.ru

^{###}e-mail: aa_zoubkovitch@mail.ru

^{####}e-mail: olga.s.afan@gmail.com

Barley net blotch is an economically important disease. The causative agent is an ascomycete, *Pyrenophora teres*, which exists in two forms: *P. teres* f. *teres* (*Ptt*) and *P. teres* f. *maculata* (*Ptm*), which differ in their symptoms on barley plants. These two forms are easily crossed in laboratory conditions with the formation of fertile offspring, however, it is extremely difficult to prove the hybrid nature of fungal isolates, sometimes found in natural populations of the pathogen and bearing signs of both forms. In 2020, we first identified *Ptt* × *Ptm* hybrids in natural populations of *P. teres* in Krasnodar Region in isolates collected in 2016. The aim of the studies was to compare the virulence of two *Ptt* isolates, two *Ptm* isolates of different origin and a hybrid isolate *Ptt* × *Ptm* to a wide set of barley genotypes from the VIR collection pre-selected for *Ptt* resistance, to determine variability of the virulence trait in the hybrid isolate and characterize resistance to both forms of the fungus and hybrid. Depending on the barley genotype, 3 types of disease symptoms were manifested upon inoculation with the *Ptt* × *Ptm* hybrid isolate: (1) similar to *Ptt*, (2) similar to *Ptm*, and (3) a mixed type. Apparently, the manifestation of symptoms after inoculation with the hybrid isolate depends on the barley genotype influencing the expression of certain pathogen effector genes. It was shown that in most cases *Ptm* isolates differ in virulence from *Ptt* isolates to the same barley genotypes, and the *Ptt* × *Ptm* hybrid isolate from both *Ptt* and *Ptm*. On average, the *Ptt* × *Ptm* hybrid isolate was less aggressive than the *Ptt* and *Ptm* isolates. A comparison of the types of responses of barley genotypes to all studied isolates of *Ptt* and *Ptm* revealed 8.8% of genotypes resistant to both forms of *P. teres* and 5.6% to *Ptt*, *Ptm* and the hybrid isolate *Ptt* × *Ptm*. The virulence of natural hybrid between two forms of *P. teres* *Ptt* × *Ptm* was studied for the first time. The barley genotypes resistant to the two forms of the net blotch are valuable source of resistance for barley breeding.

Keywords: barley, hybrid form (net × spot), net blotch, net-form, *Pyrenophora teres*, resistance, spot-form, virulence