

ISSN 1561-8323 (Print)

ISSN 2524-2431 (Online)

УДК 633.494:631.527

DOI: 10.29235/1561-8323-2018-62-2-203-209

Поступило в редакцию 22.11.2017

Received 22.11.2017

В. А. Лемеш¹, Г. В. Мозгова¹, Я. Э. Пилюк², Н. Е. Хоружий¹, Е. С. Бык², А. А. Буракова¹¹Институт генетики и цитологии Национальной академии наук Беларуси, Минск, Республика Беларусь²Научно-практический центр Национальной академии наук Беларуси по земледелию, Жодино, Республика Беларусь

РОЛЬ ГЕНОВ *RLM* И *AVRLM* В РЕАЛИЗАЦИИ СПЕЦИФИЧЕСКОЙ УСТОЙЧИВОСТИ К ФОМОЗУ У РАПСА

(Представлено академиком Л. В. Хотылевой)

Аннотация. В ходе исследования выявлены ДНК-маркеры к местным расам *L. maculans* и установлено, что в популяции отобранного гриба присутствует последовательность *AvrLm4-7*, которая специфично распознается генами устойчивости *Rlm4* и *Rlm7*. Выявлен SCAR-маркер BN204, позволяющий идентифицировать гомозиготные и гетерозиготные растения, несущие ген *Rlm4*. С использованием ДНК-маркера BN204 была проанализирована рабочая коллекция, включающая 22 сорта и 39 сортообразцов рапса. Результаты ПЦР позволили установить, что количество индивидуальных растений с геном устойчивости *Rlm4* было выше, чем количество устойчивых форм, охарактеризованных путем заражения листовых эксплантов расами патогена, несущими последовательность *AvrLm4-7*. Предполагается, что данные индивидуальные растения содержат ген *Rlm4*, однако у них отсутствует ген *Rlm7*.

Ключевые слова: маркер-сопутствующая селекция, рапс, гены *Avr*, гены *Rlm*, устойчивость к фомозу

Для цитирования: Роль генов *RLM* и *AVRLM* в реализации специфической устойчивости к фомозу у рапса / В. А. Лемеш [и др.] // Докл. Нац. акад. наук Беларуси. – 2018. – Т. 62, № 2. – С. 203–209. DOI: 10.29235/1561-8323-2018-62-2-203-209

Valiantsina A. Lemesh¹, Galina V. Mozgova¹, Yadviga E. Pilyuk², Nikolai E. Horuzhiy¹, Ekaterina S. Byk², Arina A. Burakova¹¹Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus, Minsk, Republic of Belarus²Research and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Arable Farming, Zhodino, Republic of Belarus

THE ROLE OF *RLM* AND *AVRLM* GENES IN THE REALIZATION OF RAPE SPECIFIC RESISTANCE TO BLACKLEG

(Communicated by Academician Lubov V. Khotyliova)

Abstract. As part of the study, DNA markers for local races *L. maculans* were identified and found that the *AvrLm4-7* sequence in the selected fungus population is specifically recognized by the resistance *Rlm4* and *Rlm7* genes. The SCAR marker BN204 was identified, which allows us to identify homozygous and heterozygous plants carrying the *Rlm4* gene. The work collection, including 22 varieties and 39 hybrids of rape, was analyzed using the DNA marker BN204. PCR results allowed us to establish that the number of individual plants with the resistance *Rlm4* gene was higher than the number of stable forms characterized by the infection of leaf explants with pathogen races carrying the *AvrLm4-7* sequence. It is supposed that these individual plants contain the *Rlm4* gene, but they lack the *Rlm7* gene.

Keywords: marker assisted selection, rape, *Avr* genes, *Rlm* genes, blackleg resistance

For citation: Lemesh V. A., Mozgova G. V., Pilyuk Ya. E., Horuzhiy N. E., Byk E. S., Burakova A. A. The role of *RLM* and *AVRLM* genes in the realization of rape specific resistance to blackleg. *Doklady Natsional'noi akademii nauk Belarusi = Doklady of the National Academy of Sciences of Belarus*, 2018, vol. 62, no. 2, pp. 203–209 (in Russian). DOI: 10.29235/1561-8323-2018-62-2-203-209

Введение. Расширение объемов производства культуры рапса *Brassica napus* и насыщение ее в севообороте привело к росту поражаемости посевов болезнями. Наибольшую вредоносность представляет фомоз (сухая гниль капустных), возбудителем которой является грибок *Leptosphaeria maculans* (Desm.) Ges., De Not. с несовершенной стадией *Phoma lingam* Tode, Fries. В мировой практике земледелия данный возбудитель является одним из самых опасных среди остальных бактериальных, грибных и вирусных заболеваний, ежегодно нанося ущерб урожаю на сумму более чем 900 млн долл. США [1].

Устойчивость к фомозу может осуществляться несколькими путями. В литературе они описываются как специфическая устойчивость (в разных источниках – моногенная, качественная, вертикальная устойчивость, устойчивость проростков) и неспецифическая устойчивость (в разных источниках – полигенная, количественная, горизонтальная устойчивость, устойчивость взрослых растений) [1–3].

Взаимодействие растение–патоген при формировании специфической устойчивости описывается как «ген-на-ген» взаимодействие. Основные гены устойчивости (*Rlm* гены) взаимодействуют с генами авирулентности патогена (*Avr*) [1; 4]. Реакция резистентности наблюдается в том случае, когда растение содержит аллель устойчивости (в большинстве случаев доминантный), а возбудитель болезни – комплементарный ему аллель авирулентности (в большинстве случаев рецессивный). В остальных комбинациях аллелей генов проявляется реакция восприимчивости. Эффективность *Rlm*-генов зависит от популяционной структуры гриба *L. maculans*, которая отличается в разных странах и географических регионах, а также от скорости эволюции вирулентных рас паразита [5].

У семейства *Brassicaceae* были охарактеризованы девять генов устойчивости (*Rlm1–Rlm9*) путем идентификации генов авирулентности *AvrLm1–AvrLm9* [6] и эти гены показали высокую эффективность для контроля патогена при контакте с авирулентными популяциями гриба [7]. Вместе с тем рапс зачастую возделывается на больших площадях, что создает высокое селективное давление на популяции гриба [8]. *L. maculans* является патогеном с высокой способностью адаптироваться и преодолевать новые аллели устойчивости хозяина, поскольку сочетает смешанную репродуктивную систему с преобладанием полового размножения, имеет большие размеры популяций и его аскоспоры распространяются на значительные расстояния [9]. Для того чтобы патоген преодолел устойчивость, необходимо от трех до четырех лет.

Разработка методов ДНК-маркирования *Rlm* генов *B. napus* и создание технологии ДНК-скрининга могут позволить значительно упростить и ускорить процедуру отбора устойчивых форм, использовать полученные знания для создания новых устойчивых сортов. Вместе с тем для снижения потерь урожая важным является детальное описание той популяции патогена, которая распространена на рапсовом поле в данный год, проведение оценки частот аллелей авирулентности (*Avr*) в популяции и сочетания *Avr* аллелей в изолятах перед тем, как использовать новый источник устойчивости для скрещивания.

Цель исследования – изучение характера взаимодействия генов *Rlm* растений *B. napus* и *AvrLm* гриба *L. maculans* в условиях Беларуси для выявления аллельных вариантов, определяющих устойчивость к *L. maculans* у растений рапса.

Материалы и методы исследования. Материалом для исследований служили образцы ярового и озимого рапса селекции отдела крестоцветных культур НПЦ НАН Беларуси по земледелию и патоген-популяция *Phoma lingam*, собранная на пораженных растениях рапса, выращиваемых на опытном участке НПЦ НАН Беларуси по земледелию в 2016 г. Культивирование и размножение патогена производилось в стерильных условиях в чашках Петри на картофельно-глюкозной питательной среде.

Для выявления устойчивых форм проведено искусственное заражение листовых дисков растений в условиях *in vitro*, искусственное заражение растений в фазе листообразования в фитотронно-тепличном комплексе и в полевых условиях выращенными на питательной среде изолятами *Phoma lingam*.

Для детекции ДНК гриба *L. maculans* были использованы видоспецифичные праймеры к последовательности ДНК в области ITS локуса. Амплификация ITS области проведена согласно Mendes-Pereira и соавт. (2003) [10].

Для детекции гена авирулентности *AvrLm1* использованы внутренние праймеры *AvrLm1 IntU/AvrLm1 IntF* и внешние праймеры *133D2-AVR1U/133D2AVR1L* [11]. Для детекции гена *AvrLm6* – внешние праймеры, расположенные в области промотора и в 3' не транскрибируемой области гена *AvrLm6*: *AvrLm6ext-U* и *AvrLm6ext-L* [12]. Для детекции гена *AvrLm4* – праймеры, один из которых расположен в области промотора гена (*AVR47ext-Up*) и другой, расположенный в 3' не транскрибируемой области гена (*AVR47ext-Lo*) [13]. Для детекции области *AvrLm4–7* использовали пару праймеров, представленную в [14].

С использованием ДНК-маркеров к генам авирулентности патогена было установлено, что в отобранной популяции гриба на выращенных в 2016 г. в полевых условиях растениях рапса основным геном авирулентности являлся ген *AvrLm4*. Поэтому детекцию генов специфической устойчивости растений проводили с использованием SCAR-маркера к аллелям гена *Rlm4* [15].

ПЦР проходила в 25 мкл реакционной смеси, содержащей ПЦР-буфер (650 мМ Трис-НСl, 166 мМ (NH₄)₂SO₄, 0,2 % Твин 20, рН 8,8), 0,25 мкМ каждого праймера, 1 мкМ dNTP, 2,5 мМ MgCl₂, 1 U *Taq*-полимеразы и 100 нг тотальной ДНК. Условия ПЦР для детекции *Phoma lingam*: 50 °С 2 мин; 95 °С 15 мин; 40 циклов 95 °С 15 с, 60 °С 60 с, 72 °С 90 с; 72 °С 7 мин. Условия ПЦР для детекции аллелей *Rlm4* гена *B. napus* L.: 95 °С 5 мин; 35 циклов 94 °С 45 с, 55 °С 45 с, 72 °С 60 с; 72 °С 7 мин. Продукты амплификации выявляли путем электрофоретического разделения в 1,5 %-ном агарозном геле при 100 V в течение 60 мин.

Результаты и их обсуждение. Для идентификации рас *L. maculans* и оценки аллелей авирулентности патогена были отобраны популяции гриба, собранные на пораженных растениях рапса, выращиваемых на опытном участке НПЦ НАН Беларуси по земледелию в 2016 г. Популяции были помещены для выращивания в стерильных условиях на чашки Петри.

Из полученного мицелия *L. maculans* выделена геномная ДНК, что подтверждено с помощью видоспецифичных праймеров к области ITS (рис. 1).

При амплификации с праймерами к последовательности гена *AvrLm1* с помощью пары внешних праймеров 133D2-AVR1U/133D2AVR1L ПЦР продукт не детектировался, в то время как идентификация аллелей с помощью пар внутренних праймеров *AvrLm1 IntU/AvrLm1 IntF* приводила к амплификации фрагментов разного размера. Путем снижения содержания Mg в ПЦР-буфере и подбора оптимальных концентраций Mg (0,8–1,5 мМ) удалось детектировать аллель *AvrLm1* только в одном образце (рис. 2, а). Детекция гена *AvrLm6* с помощью пары внешних

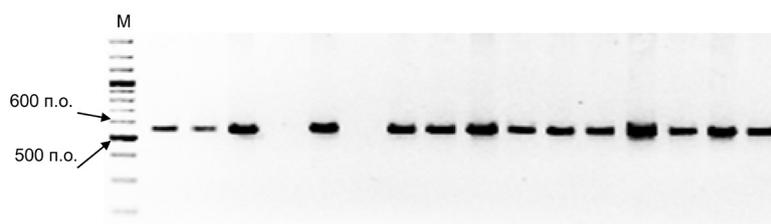


Рис. 1. Электрофореграмма продуктов амплификации популяции *L. maculans* с праймерами к ITS области. М – маркер молекулярного веса 100 bp plus, Fisher Sciences

Fig. 1. Electrophoregram of amplification products of the population *L. maculans* with primers to ITS region. M is the molecular weight markers 100 bp plus, Fisher Sciences

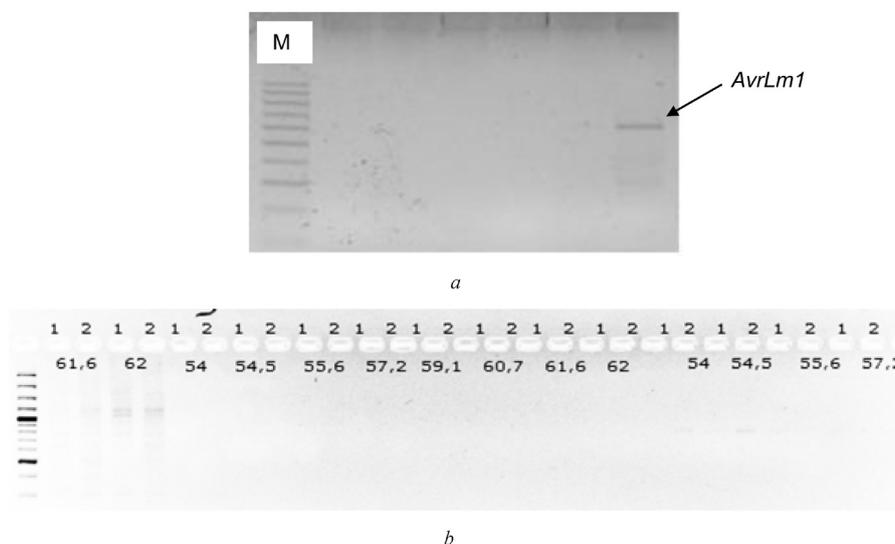


Рис. 2. Идентификация аллелей *AvrLm1* (а) и *AvrLm6* (б). М – маркер молекулярного веса 100 bp, Праймтех

Fig. 2. Identification of *AvrLm1* (a) and *AvrLm6* (b). M is the molecular weight marker 100 bp, Primetech

праймеров, расположенных в области промотора и в 3' не транскрибируемой области гена *AvrLm6*: *AvrLm6ext-U* и *AvrLm6ext-L* не выявила аллели *AvrLm6* в исследуемых образцах (рис. 2, б).

При амплификации с парой праймеров к области *AvrLm4-7* было установлено, что у собранной популяции гриба на растениях рапса, выращиваемых в 2016 г. в полевых условиях, присутствует область, специфически распознаваемая генами устойчивости *Rlm4* и *Rlm7* (рис. 3, а). При амплификации с парой праймеров к гену *AvrLm4* подтверждено, что присутствует аллель *AvrLm4* (рис. 3, б).

Листовые экспланты индивидуальных растений рабочей коллекции рапса были заражены изолятами гриба и дифференцированы устойчивые и чувствительные формы. Из 60 индивидуальных растений проанализированных 26 сортов и сортообразцов 10 оказались устойчивыми к фомозу.

Для детекции аллеля рапса *Rlm4*, определяющего устойчивость к аллелю авирулентности *AvrLm4* гриба, использован SCAR-маркер BN204. Данный ДНК-маркер позволяет детектировать устойчивость к *L. maculans*, относящуюся к группе патогенности 3 (PG3). Было показано, что PG3 обладает вирулентностью на контрольных сортах рапса Westar (не несет аллелей устойчивости к фомозу), а также Glacier (несет гены устойчивости *Rlm2* и *Rlm3*), в то время как сорт

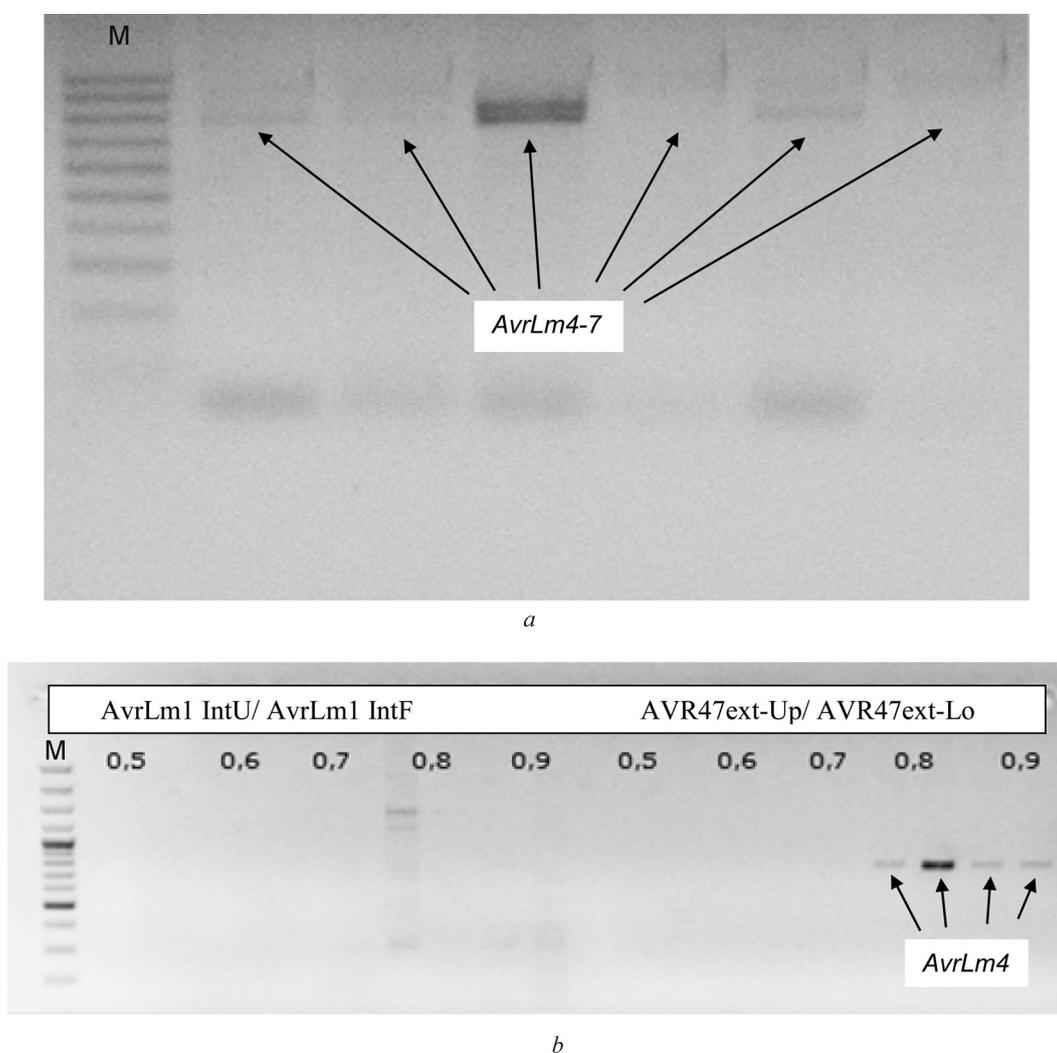


Рис. 3. Идентификация аллелей *AvrLm4* (а, б) и *AvrLm1* (б). а – М – маркер молекулярного веса 100 bp, Праймтех, праймеры 133D2-AVR1U/133D2AVR1L; б – М – маркер молекулярного веса 100 bp plus, Fisher Sciences, праймеры AVR47ext-Up/AVR47ext-Lo

Fig. 3. Identification of *AvrLm4* (а, б) and *AvrLm1* (б): а – М is the molecular weight marker 100 bp, Primetech, primers 133D2-AVR1U/133D2AVR1L; б – М is the molecular weight marker 100 bp plus, Fisher Sciences, primers AVR47ext-Up/AVR47ext-Lo

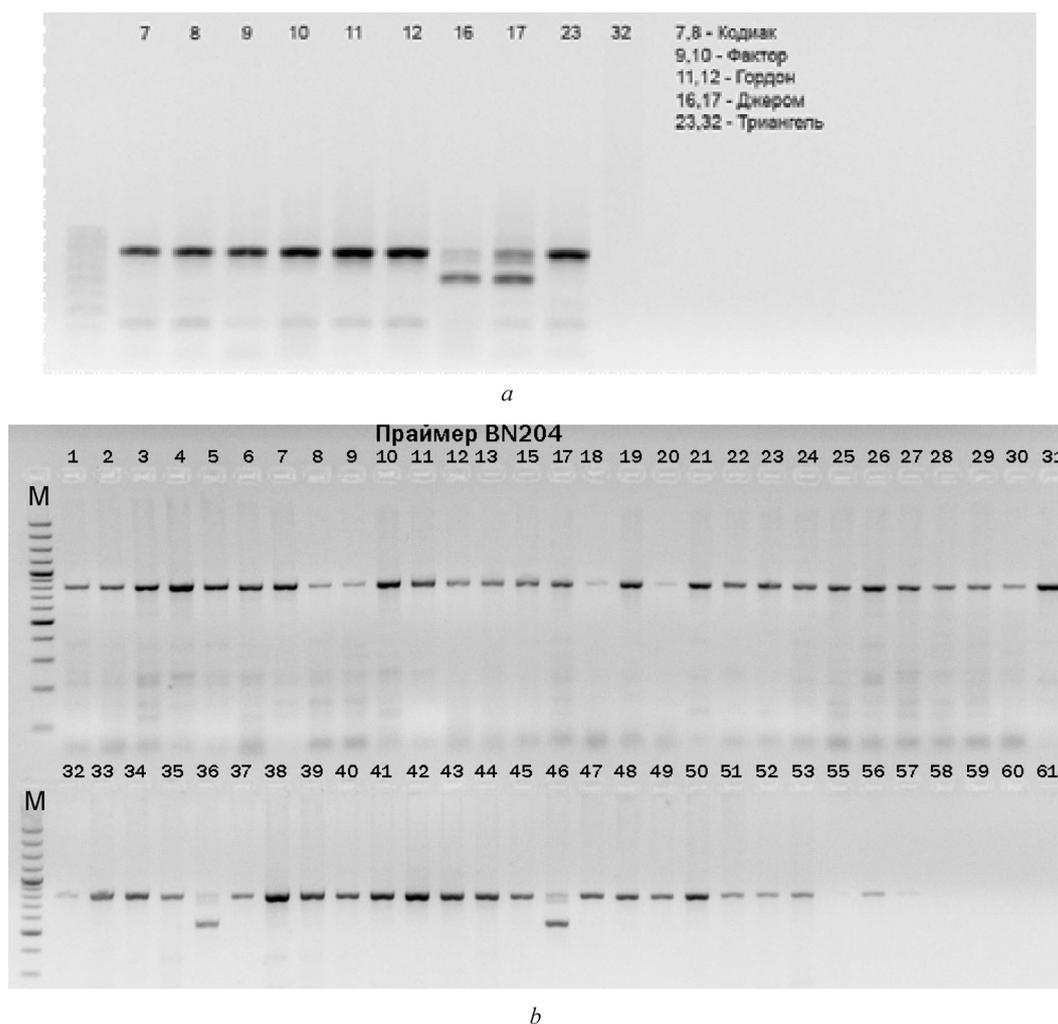


Рис. 4. Детекция устойчивых и чувствительных генотипов к группе патогенности PG3 с помощью SCAR-маркера BN204 на контрольных генотипах (а) и коллекции образцов рапса (b). М – маркер молекулярного веса 100 bp plus, Fisher Sciences

Fig. 4. Detection of stable and sensitive genotypes to the PG3 pathogenicity group using the SCAR-marker BN204 on control genotypes (a) and rape samples (b). M is the molecular weight marker 100 bp plus, Fisher Sciences

Dunkeld устойчив к PG3 и несет ген *Rlm4* (гомозигота по искомой последовательности, размер последовательности – 800 п. о.). Таким образом, наличие последовательности 800 п. о., при анализе с помощью ДНК-маркера BN204, позволяет предполагать наличие гена *Rlm4*, определяющего устойчивость к расе патогена, несущей ген *AvrLm4*.

Использование ДНК-маркера BN204 на контрольных сортах рапса, обладающих устойчивостью к фомозу, позволило выявить гомозиготы (7–12, 23; последовательность размером 800 п. о.) и гетерозиготы (16, 17; последовательности размером 800 и 555 п. о.), устойчивые к PG3 (рис. 4, а).

С использованием ДНК-маркера BN204 была проанализирована рабочая коллекция, включающая 22 сорта и 39 сортообразцов рапса (рис. 4, b). Выявлены индивидуальные растения, несущие ген *Rlm4*. При этом следует отметить, что количество индивидуальных растений, несущих данный аллель (54 растения), было выше, чем количество устойчивых растений, охарактеризованных путем заражения листовых эксплантов расами патогена (10 растений), несущих последовательность *AvrLm4-7*. Можно предположить, что данные формы несут ген *Rlm4*, однако у них отсутствуют ген *Rlm7*.

Заключение. В ходе исследования были определены ДНК-маркеры к местным расам патогена и установлено, что в популяции отобранного гриба присутствует последовательность *AvrLm4-7*, которая специфично распознается генами устойчивости *Rlm4* и *Rlm7*.

Показано, что SCAR-маркер BN204 позволяет выявлять гомозиготы и гетерозиготы, несущие ген *Rlm4*. Анализ отобранных путем заражения листовых эксплантов индивидуальных растений позволил выявить формы, несущие ген *Rlm4*. Результаты ПЦР показывают, что количество индивидуальных растений, несущих ген *Rlm4*, было выше, чем количество устойчивых форм, охарактеризованных путем заражения листовых эксплантов расами патогена, несущими последовательность *AvrLm4-7*. Предполагается, что данные индивидуальные растения несут ген *Rlm4*, однако у них отсутствует ген *Rlm7*.

СПИСОК ИСПОЛЬЗОВАННЫХ ИСТОЧНИКОВ

1. World-wild importance of phoma stem canker (*Leptosphaeria maculans* and *L. biglobosa*) on oilseed rape (*Brassica napus*) / B. D. H. Fitt [et al.] // European Journal of Plant Pathology. – 2006. – Vol. 114, N 1. – P. 3–15. DOI: 10.1007/s10658-005-2233-5
2. Molecular mapping of qualitative and quantitative loci for resistance to *Leptosphaeria maculans* causing blackleg disease in canola (*Brassica napus* L.) / R. Raman [et al.] // Theor. Appl. Genet. – 2012. – Vol. 125, N 2. – P. 405–418. DOI: 10.1007/s00122-012-1842-6
3. Major gene and polygenic resistance to *Leptosphaeria maculans* in oilseed rape (*Brassica napus*) / R. Delourme [et al.] // European Journal of Plant Pathology. – 2006. – Vol. 114, N 1. – P. 41–52. DOI: 10.1007/s10658-005-2108-9
4. The *Leptosphaeria maculans* – *Leptosphaeria biglobosa* species complex in the American continent / A. Dilmaghani [et al.] // Plant Pathology. – 2009. – Vol. 58, N 6. – P. 1044–1058. DOI: 10.1111/j.1365-3059.2009.02149.x
5. Field efficiency of *Brassica napus* specific resistance correlates with *Leptosphaeria maculans* population structure / D. Ansan-Melayah [et al.] // European Journal of Plant Pathology. – 1997. – Vol. 103, N 9. – P. 835–841. DOI: 10.1023/a:1008605829110
6. A large scale survey of races of *Leptosphaeria maculans* occurring in oilseed rape in France / M. H. Balesdent [et al.] // European Journal of Plant Pathology. – 2006. – Vol. 114, N 1. – P. 53–65. DOI: 10.1007/s10658-005-2104-0
7. Rouxel, T. The stem canker (blackleg) fungus, *Leptosphaeria maculans*, enters the genomic era / T. Rouxel, M. H. Balesdent // Molecular Plant Pathology. – 2005. – Vol. 6, N 3. – P. 225–241. DOI: 10.1111/j.1364-3703.2005.00282.x
8. A ten-year survey of populations of *Leptosphaeria maculans* in France a rapid adaptation towards the *Rlm1* resistance gene in oilseed rape / T. Rouxel [et al.] // European Journal of Plant Pathology. – 2003. – Vol. 109, N 8. – P. 871–881. DOI: 10.1023/A:1026189225466
9. West, J. S. Population dynamics and dispersal of *Leptosphaeria maculans* (blackleg of canola) / J. S. West, B. D. L. Fitt // Australasian Plant Pathology. – 2005. – Vol. 34, N 4. – P. 457–461. DOI: 10.1071/ap05086
10. Molecular phylogeny of the *Leptosphaeria maculans* – *L. biglobosa* species complex / E. Mendes-Pereira [et al.] // Mycological Research. – 2003. – Vol. 107, N 11. – P. 1287–1304. DOI: 10.1017/s0953756203008554
11. Lost in the middle of nowhere: the *AvrLm1* avirulence gene of the Dothideomycete *Leptosphaeria maculans* / L. Gout [et al.] // Mol. Microbiol. – 2006. – Vol. 60, N 1. – P. 67–80. DOI: 10.1111/j.1365-2958.2006.05076.x
12. Repeat-induced point mutation (RIP) as an alternative mechanism of evolution towards virulence in *Leptosphaeria maculans* / I. Fudal [et al.] // Molecular Plant-Microbe Interactions. – 2009. – Vol. 22, N 8. – P. 932–941. DOI: 10.1094/mpmi-22-8-0932
13. *Leptosphaeria maculans* avirulence gene *AvrLm4-7* confers a dual recognition specificity by the *Rlm4* and *Rlm7* resistance genes of oilseed rape, and circumvents *Rlm4*-mediated recognition through a single amino acid change / F. Parlange [et al.] // Molecular Microbiology. – 2009. – Vol. 71, N 4. – P. 851–863. DOI: 10.1111/j.1365-2958.2008.06547.x
14. Identifying resistance genes to *Leptosphaeria maculans* in Australian *Brassica napus* cultivars based on reactions to isolates with known avirulence genotypes / S. J. Marcroft [et al.] // Crop and Pasture Science. – 2012. – Vol. 63, N 4. – P. 338–350. DOI: 10.1071/cp11341
15. Dusabenyagasani, M. Development of a SCAR marker to track canola resistance against blackleg caused by *Leptosphaeria maculans* pathogenisity group 3 / M. Dusabenyagasani, W. G. D. Fernando // Plant Dis. – 2008. – Vol. 92, N 6. – P. 903–908. DOI: 10.1094/pdis-92-6-0903

References

1. Fitt B. D. H., Brun H., Barbetti M. J., Rimmer S. R. World-wild importance of phoma stem canker (*Leptosphaeria maculans* and *L. biglobosa*) on oilseed rape (*Brassica napus*). *European Journal of Plant Pathology*, 2006, vol. 114, no. 1, pp. 3–15. DOI: 10.1007/s10658-005-2233-5
2. Raman R., Taylor B., Marcroft S., Stiller J., Eckermann P., Coombes N., Rehman A., Lindbeck K., Luckett D., Wratten N., Batley J., Edwards D., Wang X., Raman H. Molecular mapping of qualitative and quantitative loci for resistance to *Leptosphaeria maculans* causing blackleg disease in canola (*Brassica napus* L.). *Theoretical and Applied Genetics*, 2012, vol. 125, no. 2, pp. 405–418. DOI: 10.1007/s00122-012-1842-6
3. Delourme R., Chèvre A. M., Brun H., Rouxel T., Balesdent M. H., Dias J. S., Salisbury P., Renard M., Rimmer S. R. Major gene and polygenic resistance to *Leptosphaeria maculans* in oilseed rape (*Brassica napus*). *European Journal of Plant Pathology*, 2006, vol. 114, no. 1, pp. 41–52. DOI: 10.1007/s10658-005-2108-9
4. Dilmaghani A., Balesdent M. H., Didier J. P., Wu C., Davey J., Barbetti M. J., Li Hua, Moreno-Rico O., Phillips D., Despeghel J. P., Vincenot L., Gout L., Rouxel T. The *Leptosphaeria maculans* – *Leptosphaeria biglobosa* species complex in the American continent. *Plant Pathology*, 2009, vol. 58, no. 6, pp. 1044–1058. DOI: 10.1111/j.1365-3059.2009.02149.x

5. Ansan-Melayah D., Rouxel T., Bertrand J., Letarnec B., Mendes-Pereira E., Balesdent M. H. Field efficiency of *Brassica napus* specific resistance correlates with *Leptosphaeria maculans* population structure. *European Journal of Plant Pathology*, 1997, vol. 103, no. 9, pp. 835–841. DOI: 10.1023/a:1008605829110
6. Balesdent M. H., Louvard K., Pinochet X., Rouxel T. A large-scale survey of races of *Leptosphaeria maculans* occurring in oilseed rape in France. *European Journal of Plant Pathology*, 2006, vol. 114, no. 1, pp. 53–65. DOI: 10.1007/s10658-005-2104-0
7. Rouxel T., Balesdent M. H. The stem canker (blackleg) fungus, *Leptosphaeria maculans*, enters the genomic era. *Molecular Plant Pathology*, 2005, vol. 6, no. 3, pp. 225–241. DOI: 10.1111/j.1364-3703.2005.00282.x
8. Rouxel T., Penaud A., Pinochet X., Brun H., Gout L., Delourme R., Schmit J., Balesdent M.-H. A ten-year survey of populations of *Leptosphaeria maculans* in France a rapid adaptation towards the *Rlm1* resistance gene in oilseed rape. *European Journal of Plant Pathology*, 2003, vol. 109, no. 8, pp. 871–881. DOI: 10.1023/A:1026189225466
9. West J. S., Fitt B. D. L. Population dynamics and dispersal of *Leptosphaeria maculans* (blackleg of canola). *Australasian Plant Pathology*, 2005, vol. 34, no. 4, pp. 457–461. DOI: 10.1071/ap05086
10. Mendes-Pereira E., Balesdent M.-H., Brun H., Rouxel T. Molecular phylogeny of the *Leptosphaeria maculans* – *L. biglobosa* species complex. *Mycological Research*, 2003, vol. 107, no. 11, pp. 1287–1304. DOI: 10.1017/s0953756203008554
11. Gout L., Fudal I., Kuhn M.-L., Blaise F., Eckert M., Cattolico L., Balesdent M.-H., Rouxel T. Lost in the middle of nowhere: the *AvrLm1* avirulence gene of the Dothideomycete *Leptosphaeria maculans*. *Molecular Microbiology*, 2006, vol. 60, no. 1, pp. 67–80. DOI: 10.1111/j.1365-2958.2006.05076.x
12. Fudal I., Ross S., Brun H., Besnard A.-L., Ermel M., Kuhn M.-L., Balesdent M.-H., Rouxel T. Repeat-induced point mutation (RIP) as an alternative mechanism of evolution towards virulence in *Leptosphaeria maculans*. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 2009, vol. 22, no. 8, pp. 932–941. DOI: 10.1094/mpmi-22-8-0932
13. Parlange F., Daverdin G., Fudal I., Kuhn M.-L., Balesdent M.-H., Blaise F., Grezes-Besset B., Rouxel T. *Leptosphaeria maculans* avirulence gene *AvrLm4-7* confers a dual recognition specificity by the *Rlm4* and *Rlm7* resistance genes of oilseed rape, and circumvents *Rlm4*-mediated recognition through a single amino acid change. *Molecular Microbiology*, 2009, vol. 71, no. 4, pp. 851–863. DOI: 10.1111/j.1365-2958.2008.06547.x
14. Marcroft S. J., Elliott V. L., Cozijnsen A. J., Salisbury P. A., Howlett B. J., Van de Wouw A. P. Identifying resistance genes to *Leptosphaeria maculans* in Australian *Brassica napus* cultivars based on reactions to isolates with known avirulence genotypes. *Crop and Pasture Science*, 2012, vol. 63, no. 4, pp. 338–350. DOI: 10.1071/cp11341
15. Dusabenyagasani M., Fernando W. G. D. Development of a SCAR marker to track canola resistance against blackleg caused by *Leptosphaeria maculans* pathogenisity group 3. *Plant Disease*, 2008, vol. 92, no. 6, pp. 903–908. DOI: 10.1094/pdis-92-6-0903

Информация об авторах

Лемеш Валентина Александровна – канд. биол. наук, доцент, директор. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: V.Lemesh@igc.by.

Мозгова Галина Валерьевна – канд. биол. наук, руководитель центра. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: G.Mozgova@igc.by.

Пилук Ядвига Эдвардовна – канд. с.-х. наук, доцент, руководитель отдела. НПЦ НАН Беларуси по земледелию (ул. Тимирязева, 1, 222160, Жодино, Республика Беларусь). E-mail: iveya@list.ru.

Хоружий Николай Евгеньевич – мл. науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: nickolai_horuzhiy@mail.ru.

Бык Екатерина Сергеевна – науч. сотрудник. НПЦ НАН Беларуси по земледелию (ул. Тимирязева, 1, 222160, Жодино, Республика Беларусь). E-mail: ekaterina-shapel@gambler.ru.

Буракова Арина Александровна – мл. науч. сотрудник. Институт генетики и цитологии НАН Беларуси (ул. Академическая, 27, 220072, Минск, Республика Беларусь). E-mail: A.Burakova@igc.by.

Information about the authors

Lemesh Valiantsina Alyaksandrauna – Ph. D. (Biology), Assistant professor, Director. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: V.Lemesh@igc.by.

Mozgova Galina Valerievna – Ph. D. (Biology), Head of the Centre. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: G.Mozgova@igc.by.

Pilyuk Yadviga Edvardovna – Ph. D. (Agrarian), Assistant professor, Head of the Department. Research and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Arable Farming (1, Timiriyazev Str., 222160, Zhodino, Republic of Belarus). E-mail: iveya@list.ru.

Horuzhiy Nikolai Evgenievich – Junior researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: nickolai_horuzhiy@mail.ru.

Byk Ekaterina Sergeevna – Researcher. Research and Practical Center of the National Academy of Sciences of Belarus for Arable Farming (1, Timiriyazev Str., 222160, Zhodino, Republic of Belarus). E-mail: ekaterina-shapel@gambler.ru.

Burakova Arina Aleksandrovna – Junior researcher. Institute of Genetics and Cytology of the National Academy of Sciences of Belarus (27, Akademicheskaya Str., 220072, Minsk, Republic of Belarus). E-mail: A.Burakova@igc.by.