УДК: 635.262:632.4:621.796.5:631.527 DOI: 10.31857/2500-2082/2023/2/23-29, EDN: QLDBYU

ОЦЕНКА ЗАРАЖЕННОСТИ ПОСАДОЧНОГО МАТЕРИАЛА И ИДЕНТИФИКАЦИЯ ГРИБНЫХ ПАТОГЕНОВ ЧЕСНОКА*

Сулухан Кудайбердиевна Темирбекова[1], *доктор биологических наук, профессор*
Ольга Олеговна Белошапкина[2], *доктор сельскохозяйственных наук, профессор*
Юлия Владимировна Афанасьева[3], *кандидат сельскохозяйственных наук*
Наталья Эрнестовна Ионова[4], *кандидат биологических наук*
Марина Михайловна Тареева[5], *кандидат сельскохозяйственных наук*
Оксана Борисовна Поливанова[2], *кандидат биологических наук*
[1]ФГБНУ Всероссийский научно-исследовательский институт фитопатологии, Московская обл., Россия
[2]Российский государственный аграрный университет – МСХА имени К.А. Тимирязева, г. Москва, Россия
[3]ФГБНУ Федеральный научный селекционно-технологический центр садоводства и питомниководства, г. Москва, Россия
[4]Казанский (Приволжский) федеральный университет, г. Казань, Россия
[5]ФГБНУ Федеральный научный центр овощеводства (ФГБНУ ФНЦО), Московская обл., Россия
E-mail: sul20@yandex.ru

Аннотация. *Представлены результаты исследований основных болезней, вызывающих гнили луковиц чеснока в Московской области в период хранения. Показано, что длительное хранение (17 мес.) увеличило распространенность и развитие пенициллезной (10,0–12,5%) и фузариозной (10,0–11,3%) гнилей. Луковицы чеснока сорта Памяти Нины Арсентьевны были заражены двумя видами грибов рода Fusarium (F. fujikuroi и F. proliferatum) по результатам ПЦР анализа и последующего секвенирования целевого участка генома двух изолятов данного рода. Сорт Памяти Нины Арсентьевны – высокоустойчивый к гнилям грибного происхождения, даже после длительного хранения (более года), по сравнению с эталонным образцом из ФНЦ овощеводства, луковицы которого были полностью пораженными. На чесноке озимом также был обнаружен возбудитель пенициллезной гнили – Penicillium glaucum Link. На коллекционных образцах чеснока озимого при выборочных ежегодных исследованиях пенициллезной гнили не обнаружено.*
Ключевые слова: *чеснок озимый, болезни, устойчивость, секвенирование, длительное хранение*

ASSESSMENT OF THE PLANTING MATERIAL INFECTION AND FUNGAL PATHOGENS IDENTIFICATION OF GARLIC

S.K. Temirbekova[1], *Grand PhD in Biological Sciences, Professor*
O.O. Beloshapkina[2], *Grand PhD in Agricultural Sciences, Professor*
Yu.V. Afanasyeva[3], *PhD in Agricultural Sciences*
N.E.Ionova[4], *PhD in Biological Sciences*
M.M. Tareeva[5], *PhD in Agricultural Sciences*
O.B. Polivanova[2], *PhD in Biological Sciences*
[1] Federal State Budgetary Scientific Institution All-Russian Research Institute of Phytopathology, Moscow region, Russia
[2]Russian State Agrarian University – Moscow Agricultural Academy named after K.A. Timiryazev, Moscow, Russia
[3]Federal Horticultural Center for Breeding, Agrotechnology and Nursery, Moscow, Russia
[4]Kazan (Volga region) Federal University, Kazan, Russia
[5] Federal State Budgetary Scientific Institution Federal Scientific Vegetable Center (FSBSI FSVC), Moscow region, Russia
E-mail: sul20@yandex.ru

Abstract. *The research results of the main diseases that cause garlic bulb rot in the Moscow region during storage are presented. It was shown that long-term storage (17 months), as expected, increased the rots prevalence and development, both Penicilus: 10.0–12.5%, and Fusarium: 10.0–11.3%. Winter garlic cultivar Nina Arsentyevna's Memory bulbs by 2 species of Fusarium hade been infected: F. fujikuroi and F. roliferatum identified by PCR analysis and subsequent sequencing of the two isolates target genome. Winter garlic cultivar Pamyati Nina Arsentievna is highly resistant to rots of fungal origin, even after long-term storage (more than a year),*

* Работа проведена в рамках тематического плана Всероссийского научно-исследовательского института фитопатологии # 0598-2019-0005, официальный регистрационный номер EGISU R&D-AAAA-A19-1191212901090 и в рамках Правительственной задачи Федерального научного селекционно-технологического центра садоводства и питомниководства # 0432-2021-0003 для сохранения, расширения и изучения генетических коллекций сельскохозяйственных растений и создания хранилища плодоовощных и мелкоплодных культур, свободных от опасных вирусов. Исследования выполнены за счет средств Программы стратегического академического лидерства Казанского (Приволжский) федерального университета (ПРИОРИТЕТ-2030) / The presented study was conducted within the framework of the thematic plan of the All-Russian Research Institute of Phytopathology # 0598-2019-0005, the official registration number of EGISU R&D-AAAA-A19-1191212901090 and within the Government task of the Federal Scientific Breeding and Technology Center of Horticulture and Nursery # 0432-2021-0003 for the preservation, expansion and study of genetic collections of agricultural plants and the creation of a repository of fruit and vegetable and small-fruited crops free of dangerous viruses. The work was carried out at the expense of the Strategic Academic Leadership Program of Kazan (Volga Region) Federal University (PRIORITY-2030).

in comparison with the reference sample from the Federal Scientific Center for Vegetable Growing, the bulbs of which were completely affected, and corresponded to the fifth defeat point. On winter garlic, the causative agent of penicillium rot, Penicillium glaucum Link, was also found. On collection samples of winter garlic, during selective annual studies, penicillary rot was not found.
Keywords: *winter garlic, diseases, stability, sequencing, long-term storage*

Культивирование чеснока имеет более чем пятитысячелетнюю историю. Чеснок хозяйственно значим для человека не только в употреблении в пищу, но и медицине, ветеринарии и сельском хозяйстве; используется как средство биологической защиты растений от вредителей и болезней. [4, 6] Импорт чеснока в Российской Федерации занимает 92%, отечественных сортов недостаточно. Культура подвержена многим заболеваниям различной этиологии. [8, 20] Грибные болезни (белая и серая гниль, асперциллез, пенициллез, фузариозные гнили) – наиболее распространенные и вредоносные не только в период вегетации, но и при хранении. [5] Грибы развиваются и вызывают гнили луковиц чеснока при нарушении условий хранения, особенно при повышенной влажности. Некачественно собранный для хранения материал (непросушенный, недозревший) – идеальная среда для развития таких болезней. Появившись в месте хранения, возбудители с больных луковиц легко переходят на соседние при распылении спор в воздушной среде.

Одна из самых распространенных болезней чеснока во время хранения – пенициллез или зеленая плесень (возбудитель – анаморфный гриб *Penicillium glaucum* Link), при которой на чешуях и донце луковиц появляются темно-коричневые размягченные пятна или неглубокие язвы. Со временем на них образуется вначале белый, а затем голубовато-зеленый налет спороношения. При сильном поражении дольки теряют объем, высыхают, деформируются, темнеют и разрушаются. [10]

Грибы рода фузариум отличаются широким видовым разнообразием и поражают многочисленные группы сельскохозяйственных растений, включая чеснок. [12, 27] Возбудители фузариоза чеснока *Fusarium oxysporum* и *F. fujikuroi* обладают болезнетворными свойствами на зерновых и многих других культурах, включая луковичные. У зараженных растений в период вегетации может происходить задержка роста, хлороз листьев, поражение корней, на нижних частях растения часто образуется мицелий и споры. При хранении возбудители вызывают гниль луковиц. [9, 33]

Информация о поражении чеснока грибами вида *F. proliferatum* в России появилась в 2020 году, когда в ходе лабораторных исследований на луковицах чеснока из хранилища Федерального научного центра овощеводства (Московская область) был выявлен первый случай заражения чеснока этим патогеном [11], вероятно завезенным с импортным посадочным материалом. Под покровными чешуйками у зубчиков обнаружены светло-коричневые и коричневые пятна, в дальнейшем наблюдается гниение луковиц, сходное с поражением другими видами фузариевых грибов. [18, 19, 21, 24, 28] В период выращивания растения имели симптомы угнетения в росте, характеризовались разрушением корней и луковиц, хлорозом и высыханием листьев. Известно, что за рубежом этот патоген отнесен к полифагам, способным в сильной степени поражать растения разных семейств, в том числе и чеснок. [23, 35] Заболевание чеснока, вызываемое этим патогенным видом, было зарегистрировано в 2002 году в Германии, затем в Северной Америке, Сербии, Италии, Испании, Индии, Египте, Франции. [14]

Цель работы – оценка распространенности патогенов на чесноке в период хранения и их идентификация микробиологическими и молекулярно-генетическими методами.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Исследования проведены в I декаде февраля 2021 и в I декаде октября 2022 годов в лаборатории кафедры защиты растений ФГБОУ ВО РГАУ–МСХА имени К.А. Тимирязева.

Растительный материал для изучения – чеснок озимый сорта *Памяти Нины Арсентьевны*, создан в ФГБНУ ВНИИ фитопатологии, патент № 10154 (рис. 1, 2-я стр. обл.), выращенный в отделе полевых испытаний (ОПИ Раменки) ВНИИ фитопатологии (р/п Большие Вязёмы, Московская область), 89 коллекционных образцов из ФНЦ садоводства, а также образцы, переданные из ФГБНУ ФНЦ овощеводства.

Вначале провели визуальную оценку зараженности 10 произвольно отобранных луковиц чеснока, затем каждую из них разделили на доли, очистили от покровных чешуй и осмотрели на предмет наличия симптомов заражения. Оценочная проба – 80...100 долек. Распространенность (P, %) и развитие (R, %) болезней рассчитывали по стандартным формулам. Для определения интенсивности поражения (ИП, балл) была составлена оригинальная пятибалльная шкала: 0 – блестящие светлые доли без видимых повреждений; 1 – доли с небольшими точечными единичными некрозами; 2 – доли с заметными поражениями поверхности (до 10%), с мелкими и крупными некрозами; 3 – доли частично потускневшие или с локальной потерей тургора, с некрозами и небольшими язвочками на площади до 20%; 4 – доли с почти полной потерей тургора, потускневшие, с некрозами и язвами на более чем 20% поверхности; 5 – доли полностью разрушившиеся, нежизнеспособные, часто с налетом спороношения.

Дополнительно из отбракованных при выкопке луковиц были отобраны доли с типичными симптомами поражения (язва, подвядание, крупные некрозы, налет). Далее фрагменты растений помещали во влажные камеры (чашки Петри с влажной фильтровальной бумагой), а затем, после появления налета, в чашки Петри на питательную среду, в качестве которой использовали картофельно-глюкозный агар (КГА). Через 10 дней наблюдали появившиеся колонии или грибной газон, полностью заполнивший чашку, и проводили микроскопирование образовавшихся структур. [3, 30, 32]

Для выделения моноспоровой чистой культуры изолятов необходимо было провести десятикратное

разведение. Получив пять пробирок с разной концентрацией спор, из каждой в чашки Петри с КГА нанесли шпателем Дригальского полученные суспензии и инкубировали их в термостате при температуре 22...24°С. Спустя 10 дней в большинстве чашек образовался однообразный налет мицелия – чистая культура, готовая к дальнейшему микроскопированию и ПЦР анализу.

Род патогена определяли по характерным признакам колоний и с помощью светового микроскопа методом раздавленной капли при четырехсоткратном увеличении.

Полимеразная цепная реакция (ПЦР) – популярный и часто используемый для достоверной диагностики возбудителей болезней растений молекулярно-генетический метод. Для реконструкции молекулярной филогении и идентификации изолятов грибов нами произведена амплификация и последующее секвенирование таксономически информативных локусов ДНК при помощи ПЦР. Секвенирование – определение порядка элементарных единиц мономеров в ДНК. В настоящее время для секвенирования применяют метод Сэнгера.

Чтобы идентифицировать возбудителя с пораженных участков долей чеснока, из чистой культуры изолята выделяли ДНК с помощью набора «Фитосорб» (ООО «Синтол», Москва). Для проверки наличия ДНК в пробе проводили ПЦР анализ с использованием гена внутреннего трасгибируемого спейсера ITS праймерами, опубликованными на https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0953756208600064 и представленными в таблице 1.

Проверяли наличие ампликонов в геле для проведения электрофореза в присутствии бромистого этидия в 0,5х буфере ТВЕ. После чего продукты реакции были переданы для секвенирования в ООО «Синтол».

РЕЗУЛЬТАТЫ

При внешнем осмотре луковиц чеснока сорта *Памяти Нины Арсентьевны* в пробных партиях 2021 и 2022 годов мы не обнаружили видимых повреждений, но после очистки долей наощупь в некоторых местах можно было почувствовать снижение тургора, на поверхности единичных долей были заметны коричневые мелкие пятна, а на некоторых – большие сухие язвы (рис. 2, 2-я стр. обл.).

Также при осмотре встречавшихся отбракованных отдельных луковиц отмечали единичные увядшие потемневшие доли со светло-коричневыми пятнами (рис. 3, 2-я стр. обл.).

На луковицах чеснока озимого, предоставленного ФГБНУ ФНЦ овощеводства, в ходе лабораторных исследований обнаружен возбудитель пенициллезной гнили *(Penicillium glaucum* Link.) с распространенностью до 80%. Было невозможно провести визуальную диагностику по балльной системе, так как доли были полностью поражены, всем образцам присудили пятый балл поражения, тем не менее следует отметить, что селекционная работа Полякова А.В. над новыми сортами успешно продолжается. В коллекционных образцах чеснока, выращенного в ФНЦ садоводства, этого возбудителя не обнаружено.

По симптомам поражения в сочетании с использованием метода влажной камеры и микроскопического замечено поражение обследуемых и отдельно отобранных долей луковиц чеснока пенициллезной и фузариозной гнилями. Сильнее было поражение у образцов, выращенных в 2020 году, спустя 19 мес. хранения (табл. 2).

У чеснока урожая 2020 года число долей с симптомами поражения пенициллезом составляло 12,5%, лишь незначительно (на одну долю в пробе) отличаясь от распространенности фузариозной гнили. Интенсивность поражения пенициллезом и фузариозом – менее трех баллов. Учитывая, что срок хранения данных луковиц более года, такая распространенность и развитие болезни (не более 5,5%) свидетельствуют о высокой устойчивости сорта к гнилевым болезням и оптимальных условиях их хранения.

Период длительного хранения (17 мес.) увеличил распространенность и развитие гнилей. Распространенность и развитие болезни на луковицах чеснока урожая 2021 года через пять месяцев хранения были меньше на 10% и 2,0...2,2% соответственно. На свежевыкопанных луковицах в 2022 году никаких признаков поражения не выявлено.

По истечении 10 дней инкубирования в термостате на среде КГА в чашках Петри вокруг пораженных фрагментов долей чеснока сорта *Памяти Нины Арсентьевны* были хорошо видны белые и розоватые грибные колонии, характерные для рода *Fusarium* (рис. 4, 2-я стр. обл.).

Проведя микроскопирование колоний разного возраста (10...30 суток) гриба рода *Fusarium* был обнаружен только один вид конидий – микроконидии, форма – яйцевидная, одноклеточные, в большом количестве располагались между гифами. Типичных макроконидий, по которым предварительно можно было бы определить вид возбудителя, не было найдено.

Грибы рода *Penicillium,* с большой долей вероятности *P. glaucum*, найдены на долях чеснока, которые были помещены во влажную камеру и на питательную среду КГА, по характерным плотным круглым колониям зелено-голубого цвета, многоклеточному разветвленному мицелию, типичным конидиеносцам и мелким, практически круглым конидиям.

Таблица 1.
Праймеры и их концентрации при проведении секвенирования локусов ДНК изолятов рода Fusarium из луковиц чеснока

Образец	Праймер	Концентрация, пмоль/мкл	Тип образца плазмида/ПЦР-фрагмент	Размер ДНК
F1	ACT512F	10	ПЦР-фрагмент	300
F2	ITS4	10	ПЦР-фрагмент	600

Таблица 2.
Пораженность гнилями долей чеснока сорта *Памяти Нины Арсентьевны* в зависимости от сроков хранения

Болезнь	Урожай					
	2020 года (17 мес.)		2021 года (5 мес.)		2022 года (0,5 мес.)	
	P, %	R, %	P, %	R, %	P, %	R, %
Пенициллез	12,5	5,5	10,0	2,2	0	0
Фузариоз	11,3	4,8	10,0	2,0	0	0

Таблица 3.

Результаты секвенирования изолятов фузариевых грибов из чеснока

Образец	Сиквенс	Предполагаемый организм	Покрытие, %
F1	ATTCAAATCATACTATTTCGTGAGTACCCCACTTTCTAGCCTCTGCGCCCAAAGAATTGATATCGCATGTCCTGGGCGCAAGTTAATCAGAAACCCAAATCTAACGTTGTAAACAGCTTCCATTGTCGGTCGCCCCCGTCATCATGGGTAAGTTGTAGCTACAGCGGCAATTCTGCTGCCTTCCTGGGGCCGGCCACTGACAAGTTCTCAGTATCATGATTGGTATGGGCCAGAAGGACTCGTAA	*Fusarium fujikuroi*	99,13
F2	GATGCTGCCTCCTGCATCCGAGGTCACATTCAGAAGTTGGGGGTTTAACGGCTTGGCCGCGCCGCGTACCAGTTGCGAGGGTTTTACTACTACGCAATGGAAGCTGCAGCGAGACCGCCACTAGATTTCGGGGCCGGCTTGCCGCAAGGGCTCGCCGATCCCCAACACCAAACCCGGGGGCTTGAGGGTTGAAATGACGCTCGAACAGGCATGCCCGCCAGAATACTGGCGGGCGCAATGTGCGTTCAAAGATTCGATGATTCACTGAATTCTGCAATTCACATTACTTATCGCATTTTGCTGCGTTCTTCATCGATGCCAGAACCAAGAGATCCGTTGTTGAAAGTTTTGATTTATTTATGGTTTTACTCAGAAGTTACATATAGAAACAGAGTTTAGGGGTCCTCTGGCGGGCCGTCCCGTTTTACCGGGAGCGGGCTGATCCGCCGAGGCAACAATTGGTATGTTCACAGGGGTTTGGGAGTTGTAAACTCGGTAATGATCCCTCCGCTGGTTCACCAACGGAGACCTTGTTACGTTTTTTTACTTCCAACGGG	*Fusarium proliferatum*	99,63

Визуальный метод в идентификации патогенов используется повсеместно как начальный этап в обнаружении вредных организмов на культуре. Данный метод, даже в сочетании с микробиологическим и микроскопическим, в ряде случаев не точный, особенно, когда гриб, как в нашем случае, не образует характерного спороношения.

Для идентификации видов рода *Fusarium* полученные сиквенсы сравнивали с базой генетической информации GenBank.

В пробе обнаружены два возбудителя фузариозной гнили (*Fusarium proliferatum* и *F. fujikuroi*) (табл. 3).

В столбце «Сиквенс» приведена нуклеотидная последовательность, благодаря которой можно определить вид возбудителя. В столбце «Покрытие» указан процент целевых участков, покрываемых чтениями.

Эволюционная история выведена с использованием метода минимальной эволюции. [31] Показано оптимальное филогенетическое дерево для двух изолятов (рис. 5, 6).

Процент повторов деревьев, в которых связанные таксоны сгруппированы вместе в тесте начальной загрузки (500 повторов), показан рядом с ветвями. Эволюционные расстояния были вычислены с использованием метода максимального составного правдоподобия и выражены как количество замен оснований на сайт. Поиск в дереве ME проводили с использованием алгоритма обмена близкими со-

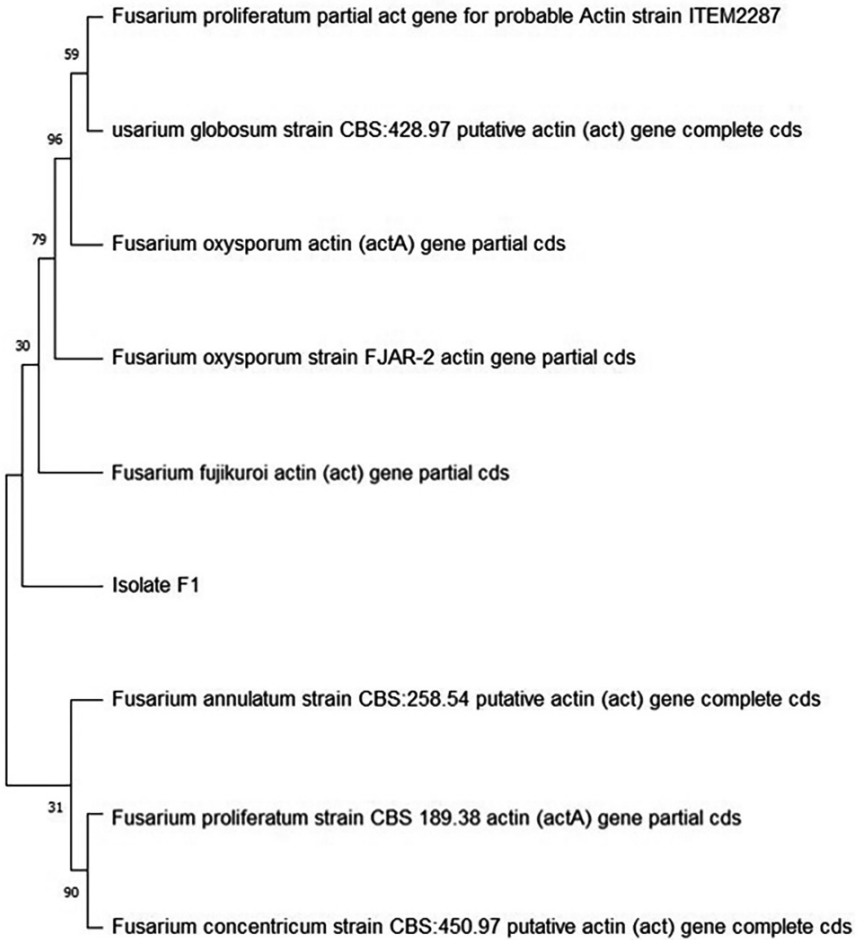

Рис. 5. Филогенетическое дерево нуклеотидных последовательностей гена актина *Fusarium* spp (act). Выделенный изолят обозначен как Isolate F1.

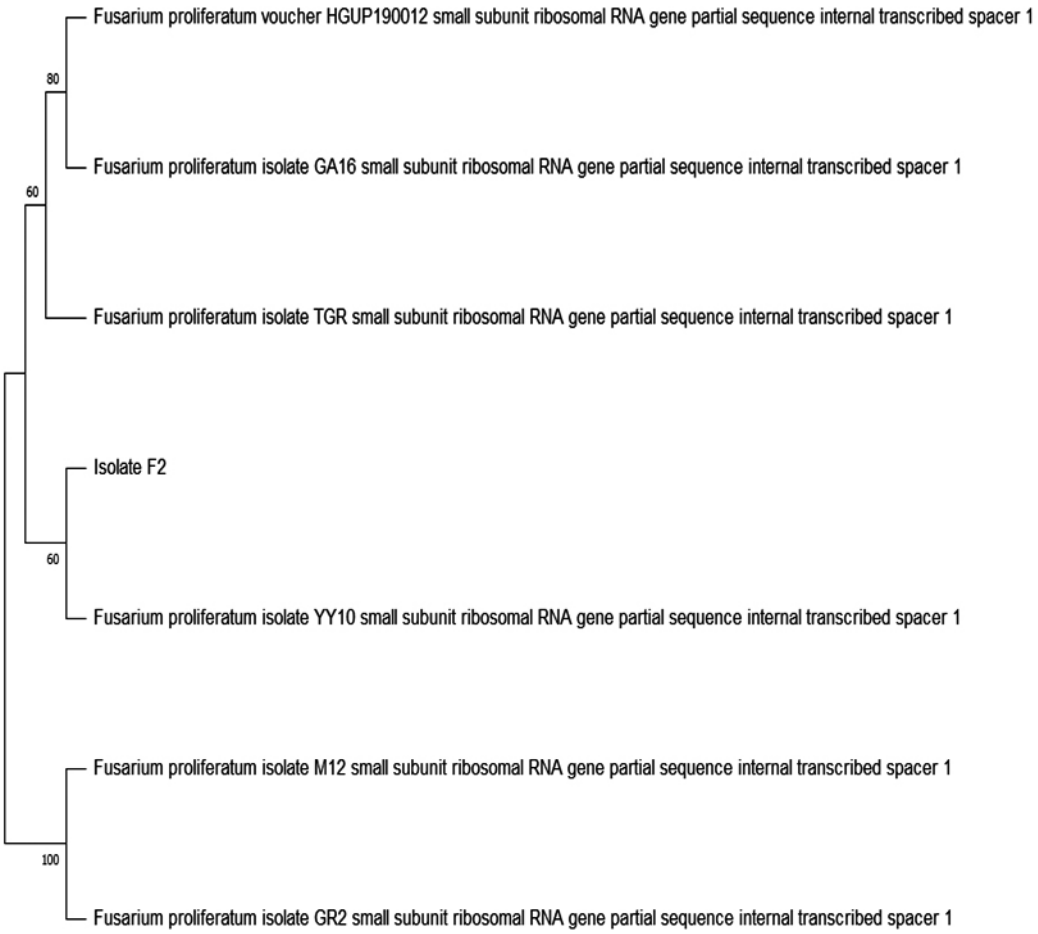

Рис. 6. Филогенетическое дерево нуклеотидных последовательностей гена внутреннего транскрибируемого спейсера (ITS) *Fusarium* spp. Выделенный изолят обозначен как Isolate F2.

седями (CNI) на уровне поиска 1. Для генерации исходного дерева был применен алгоритм соединения соседей. Анализ включал девять нуклеотидных последовательностей. Позиции кодона: первый + второй + третий + Некодирующий. Все неоднозначные позиции были удалены для каждой пары последовательностей (опция попарного удаления). В окончательном наборе данных – 531 позиция. Эволюционный анализ проведен в MEGA 11. [26]

Предполагалось, что на луковицах чеснока сорта *Памяти Нины Арсентьевны* 2020 и 2021 годов содержится не идентифицированный возбудитель, относящийся по виду колоний и результатам микроскопического анализа спор к роду *Fusarium*. Проведенный ПЦР анализ и дальнейшее секвенирование целевого участка генома выделенных двух изолятов грибов показали, что луковицы заражены двумя видами грибов *F. fujikuroi* и *F. proliferatum*.

Секвенирование и ПЦР анализ имеют достаточно высокую стоимость, но благодаря точной идентификации вредного организма, можно значительно облегчить работу селекционеров, предложив оптимальный выбор средств и мероприятий по защите культуры от поражения патогенами, и добиться высокой рентабельности. [15, 16, 34]

Методы защиты чеснока от фузариозной гнили включают обязательное соблюдение севооборота и обработку посадочного материала. В результате оценки эффективности препаратов (гипохлорит натрия, 2%; перекись водорода, 3%; марганцевокислый калий, 3%; фундазол, 3%; ТМТД (тетраметилтиурамдисульфид), 3%) было установлено, что наилучший обеззараживающий компонент – перекись водорода и фунгицидный протравитель ТМТД в форме суспензии. [2, 17] Изучено влияние на развитие фузариозных гнилей чеснока озимого биопрепаратов – альбит, амиросел, амир, экогель. При обработке экогелем посадочного материала заражение фузариозными гнилями снизилось максимально на 12%.

Перспективное направление защиты от фузариозных гнилей – выведение устойчивых сортов. [1, 22, 25] В исследованиях [7, 13, 29] установлена прямая положительная корреляция между степенью устойчивости чеснока к фузариозам и уровнем содержания аллицина, поэтому его повышенное содержание в новых сортах можно считать залогом резистентности их к фузариозным гнилям.

Выводы. Основные болезни, вызывающие гнили луковиц чеснока в Московской области при хранении – пенициллез (распространенность – 10,0...12,5%) и фузариозная корневая гниль (10,0...11,3%). Период длительного хранения (17 мес.), как и следовало ожидать, увеличил распространенность и развитие пенициллезной и фузариозной гнилей. Луковицы чеснока сорта *Памяти Нины Арсентьевны* были заражены *F. fujikuroi* и *F. proliferatum* по результатам ПЦР анализа и последующего секвенирования целевого участка генома выделенных

двух изолятов данного рода. Сорт – высокоустойчивый к гнилям луковиц грибного происхождения, даже после длительного периода хранения (более года).

СПИСОК ИСТОЧНИКОВ

1. Агафонов А.Ф., Герасимова Л.И. Селекция чеснока // Овощеводство. 2007. № 8. С. 38–41.
2. Алексеева Т.В. Усовершенствование способа производства чеснока озимого из воздушных луковичек. Автореф. дисс. ... канд. с.-х. наук: 06.01.05, М., 2018.
3. Ганнибал Ф.Б. Мониторинг альтернариозов сельскохозяйственных культур и идентификация грибов рода Alternaria. Методическое пособие. СПб.: ГНУ ВИЗР Россельхозакадемии, 2011. С. 45-46.
4. Лазарев А. Вредители лука и чеснока во время вегетации // Овощеводство и тепличное хозяйство. 2011. № 1. С. 68-71.
5. Пивоваров В.Ф., Никульшин В.П., Тимина Л.Т., Шестакова К.С. Патогенная микрофлора чеснока озимого // Вестник РАСХН. 2009. № 5. С. 63-64.
6. Поляков А.В. Важнейшие вопросы развития чесноководства в Российской Федерации // Экологические проблемы современного овощеводства и качество овощной продукции: сб. науч. тр. М.: ФГБНУ ВНИИО, 2014. Вып. 1. С. 436-442.
7. Скорина В.В., Кохтенкова И.Г. Сравнительная оценка коллекционных сортообразцов чеснока озимого по урожайности. Овощи России. 2021. № 3. С. 60-67. DOI: https://doi.org/10.18619/2072-9146-2021-3-60-67.
8. Тимина Л.Т., Енгалычева И.А. Комплекс патогенов на овощных культурах в условиях центрального региона РФ // Овощи России. 2015. № 3-4. С. 123-129.
9. Тимина Л.Т., Шестакова К.С., Никульшин В.П. Влияние аллицина на устойчивость сортообразцов чеснока озимого // Селекция и семеноводство овощных культур. М.: Изд-во ВНИИССОК. 2015. Вып. 46. С. 561-568.
10. Филюшин М.А., Данилова О.А., Середин Т.М. Идентификация патогенных грибов в луковицах чеснока при хранении и в корневой сфере в период роста растений // Овощи России. 2021. № 3. С. 105-109.
11. Чекмарев В.В. Гриб Fusarium proliferatum и его чувствительность к современным фунгицидам // Agricultural sciences / "Colloquium-journal". 2020. 18(70). С. 28-332.
12. Шестакова К.С., Никульшин В.П., Тимина Л.Т. Методика заражения и оценка устойчивости чеснока к фузариозной гнили // Аграрный вестник Урала. 2011. № 4(83). С. 78-79.
13. Ali S., Ganai B.A., Kamili A.N. et al. Pathogenesis-related proteins and peptides as promising tools for engineering plants with multiple stress tolerance. Microbiol. Res. 2018;212–213:29–37.
14. Ali S., Ganai B.A., Kamili A.N. et al. Pathogenesis-related proteins and peptides as promising tools for engineering plants with multiple stress tolerance. Microbiol. Res. 2018;212–213:29–37.
15. Anisimova, M.A., Kochieva O.K., Shchennikova E.Z., Genome-Wide A.V. Identification and Expression of Chitinase Class I Genes in Garlic (Allium sativum L.) Cultivars Resistant and Susceptible to Fusarium proliferatum. Plants. 2021;10:720.
16. Bai S., Dong C., Li B., Dai H. A PR-4 gene identified from Malus domestica is involved in the defense responses against Botryosphaeria dothidea. Plant Physiol. Biochem. 2013;62:23–32.
17. Bharti P., Jyoti P., Kapoor P. et al. Host-Induced Silencing of Pathogenicity Genes Enhances Resistance to Fusarium oxysporum Wilt in Tomato. Mol. Biotechnol. 2017;59:343–352.
18. Chen J., Piao Y., Liu Y. et al. Genome-wide identification and expression analysis of chitinase gene family in Brassica rapa reveals its role in clubroot resistance. Plant Sci. 2018;270:257–267.
19. Chodorska M., Paduch-Cichal E., Kalinowska E., Szyndel M.S. Assessment of allexiviruses infection in garlic plants in Poland //Acta Sci. Pol., Hortorum Cultus, 2014. V. 13(2). P. 179-186.
20. De Jesús-Pires C., Ferreira-Neto J.R.C., Pacifico Bezerra-Neto J. et al. Plant Thaumatin-like Proteins: Function, Evolution and Biotechnological Applications. Curr. Protein Pept. Sci. 2020;21:36–51.
21. Gagkaeva,T., Gavrilova O., Orina A. et al. Analysis of Toxigenic Fusarium Species Associated with Wheat Grain from Three Regions of Russia: Volga, Ural, and West Siberia. Toxins. 2019; 11:252.
22. Gálvez L., Urbaniak M., Waśkiewicz A. et al. Fusarium proliferatum – Causal agent of garlic bulb rot in Spain: Genetic variability and mycotoxin production. Food Microbiol. 2017;67:41–48.
23. Gao Y., Zan X., Wu X. et al. Identification of Fungus-Responsive Cis-Acting Element in the Promoter of Brassica Juncea Chitinase Gene, BjCHI1. Plant Sci. 2014;215–216:190–198.
24. Kalman B., Abraham D., Graph S. et al. Isolation and Identification of Fusarium spp., the Causal Agents of Onion (Allium cepa) Basal Rot in Northeastern Israel. Biology. 2020;9:69.
25. Kumar S., Stecher G., Tamura K. MEGA7: Molecular evolutionary genetics analysis version 7.0. Molecular biology and evolution. Mol. Biol. Evol. 2016;33:1870–1874.
26. Kumar S.; Stecher G., Li M. et al. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across Computing Platforms. // Mol. Biol. Evol. 2018. № 35. P.1547–1549.
27. Leyronas C., Chrétien P.L., Troulet C. et al. First report of Fusarium proliferatum causing garlic clove rot in France. Plant Dis. 2018; 102:2658.
28. Liu S., Kracher B., Ziegler J. et al. Negative regulation of ABA signaling by WRKY33 is critical for Arabidopsis immunity towards Botrytis cinerea 2100. eLife. 2015;4:e07295.
29. Li G., Zhou J., Jia H. et al. Mutation of a histidine-rich calcium-binding-protein gene in wheat confers resistance to Fusarium head blight. Nat. Genet. 2019;51:1106–1112.
30. Mondani L., Chiusa G., Battilani P. Fungi associated with garlic during the cropping season, with focus on Fusarium proliferatum and F. oxysporum. // Plant Health Progress. 2021.
31. Samet M., Charfeddine M., Kamoun L. et al. Effect of compost tea containing phosphogypsum on potato plant growth and protection against Fusarium solani infection. Environ. Sci. Pollut. Res. Int. 2018;25:18921–18937.
32. Sun X., Zhu S., Li N. et al. A Chromosome-Level Genome Assembly of Garlic (Allium sativum) Provides Insights into Genome Evolution and Allicin Biosynthesis. Mol. Plant. 2020;13:1328–1339.
33. Tan R., Collins P.J., Wang J. et al. Different loci associated with root and foliar resistance to sudden death syndrome (Fusarium virguliforme) in soybean. Theor. Appl. Genet. 2019;132:501–513.
34. Verma V., Ravindran P., Kumar P.P. Plant hormone-mediated regulation of stress responses. BMC Plant Biol. 2016;16:86.
35. Yang J., Duan G., Li C. et al. The Crosstalks Between Jasmonic Acid and Other Plant Hormone Signaling Highlight the Involvement of Jasmonic Acid as a Core Component in Plant Response to Biotic and Abiotic Stresses. Front. Plant Sci. 2019;10:1349.

REFERENCES

1. Agafonov A.F., Gerasimova L.I. Selekciya chesnoka // Ovoshchevodstvo. 2007. № 8. S. 38-41.
2. Alekseeva T.V. Usovershenstvovanie sposoba proizvodstva chesnoka ozimogo iz vozdushnyh lukovichek. Avtoref. diss. ... kand. s.-h. nauk: 06.01.05, M., 2018.
3. Gannibal F.B. Monitoring al'ternariozov sel'skohozyajstvennyh kul'tur i identifikaciya gribov roda Alternaria. Metodicheskoe posobie. SPb.: GNU VIZR Rossel'hozakademii, 2011. S. 45-46.
4. Lazarev A. Vrediteli luka i chesnoka vo vremya vegetacii // Ovoshchevodstvo i teplichnoe hozyajstvo. 2011. № 1. S. 68-71.
5. Pivovarov V.F., Nikul'shin V.P., Timina L.T., Shestakova K.S. Patogennaya mikroflora chesnoka ozimogo // Vestnik RASKHN. 2009. № 5. S. 63-64.
6. Polyakov A.V. Vazhnejshie voprosy razvitiya chesnokovodstva v Rossijskoj Federacii // Ekologicheskie problemy sovremennogo ovoshchevodstva i kachestvo ovoshchnoj produkcii: sb. nauch. tr. M.: FGBNU VNIIO, 2014. Vyp. 1. S. 436-442.
7. Skorina V.V., Kohtenkova I.G. Sravnitel'naya ocenka kollekcionnyh sortoobrazcov chesnoka ozimogo po urozhajnosti. Ovoshchi Rossii. 2021. № 3. S. 60-67. DOI: https://doi.org/10.18619/2072-9146-2021-3-60-67.
8. Timina L.T., Engalycheva I.A. Kompleks patogenov na ovoshchnyh kul'turah v usloviyah central'nogo regiona RF // Ovoshchi Rossii. 2015. № 3-4. S. 123-129.
9. Timina L.T., Shestakova K.S., Nikul'shin V.P. Vliyanie allicina na ustojchivost' sortoobrazcov chesnoka ozimogo // Selekciya i semenovodstvo ovoshchnyh kul'tur. M.: Izd-vo VNIISSOK. 2015. Vyp. 46. S. 561-568.
10. Filyushin M.A., Danilova O.A., Seredin T.M. Identifikaciya patogennyh gribov v lukovicah chesnoka pri hranenii i v kornevoj sfere v period rosta rastenij // Ovoshchi Rossii. 2021. № 3. S. 105-109.
11. Chekmarev V.V. Grib Fusarium proliferatum i ego chuvstvitel'nost' k sovremennym fungicidam // Agricultural sciences / "Colloquium-journal". 2020. 18(70). S. 28-332.
12. Shestakova K.S., Nikul'shin V.P., Timina L.T. Metodika zarazheniya i ocenka ustojchivosti chesnoka k fuzarioznoj gnili // Agrarnyj vestnik Urala. 2011. № 4(83). S. 78-79.
13. Ali S., Ganai B.A., Kamili A.N. et al. Pathogenesis-related proteins and peptides as promising tools for engineering plants with multiple stress tolerance. Microbiol. Res. 2018;212–213:29–37.
14. Ali S., Ganai B.A., Kamili A.N. et al. Pathogenesis-related proteins and peptides as promising tools for engineering plants with multiple stress tolerance. Microbiol. Res. 2018;212–213:29–37.
15. Anisimova, M.A., Kochieva O.K., Shchennikova E.Z., Genome-Wide A.V. Identification and Expression of Chitinase Class I Genes in Garlic (Allium sativum L.) Cultivars Resistant and Susceptible to Fusarium proliferatum. Plants. 2021;10:720.
16. Bai S., Dong C., Li B., Dai H. A PR-4 gene identified from Malus domestica is involved in the defense responses against Botryosphaeria dothidea. Plant Physiol. Biochem. 2013;62:23–32.
17. Bharti P., Jyoti P., Kapoor P. et al. Host-Induced Silencing of Pathogenicity Genes Enhances Resistance to Fusarium oxysporum Wilt in Tomato. Mol. Biotechnol. 2017;59:343–352.
18. Chen J., Piao Y., Liu Y. et al. Genome-wide identification and expression analysis of chitinase gene family in Brassica rapa reveals its role in clubroot resistance. Plant Sci. 2018;270:257–267.
19. Chodorska M., Paduch-Cichal E., Kalinowska E., Szyndel M.S. Assessment of allexiviruses infection in garlic plants in Poland // Acta Sci. Pol., Hortorum Cultus, 2014. V. 13(2). P. 179-186.
20. De Jesús-Pires C., Ferreira-Neto J.R.C., Pacifico Bezerra-Neto J. et al. Plant Thaumatin-like Proteins: Function, Evolution and Biotechnological Applications. Curr. Protein Pept. Sci. 2020;21:36–51.
21. Gagkaeva,T., Gavrilova O., Orina A. et al. Analysis of Toxigenic Fusarium Species Associated with Wheat Grain from Three Regions of Russia: Volga, Ural, and West Siberia. Toxins. 2019; 11:252.
22. Gálvez L., Urbaniak M., Waśkiewicz A. et al. Fusarium proliferatum – Causal agent of garlic bulb rot in Spain: Genetic variability and mycotoxin production. Food Microbiol. 2017;67:41–48.
23. Gao Y., Zan X., Wu X. et al. Identification of Fungus-Responsive Cis-Acting Element in the Promoter of Brassica Juncea Chitinase Gene, BjCHI1. Plant Sci. 2014;215–216:190–198.
24. Kalman B., Abraham D., Graph S. et al. Isolation and Identification of Fusarium spp., the Causal Agents of Onion (Allium cepa) Basal Rot in Northeastern Israel. Biology. 2020;9:69.
25. Kumar S., Stecher G., Tamura K. MEGA7: Molecular evolutionary genetics analysis version 7.0. Molecular biology and evolution. Mol. Biol. Evol. 2016;33:1870–1874.
26. Kumar S.; Stecher G., Li M. et al. MEGA X: Molecular Evolutionary Genetics Analysis across Computing Platforms. // Mol. Biol. Evol. 2018. № 35. R. 1547–1549.
27. Leyronas C., Chrétien P.L., Troulet C. et al. First report of Fusarium proliferatum causing garlic clove rot in France. Plant Dis. 2018; 102:2658.
28. Liu S., Kracher B., Ziegler J. et al. Negative regulation of ABA signaling by WRKY33 is critical for Arabidopsis immunity towards Botrytis cinerea 2100. eLife. 2015;4:e07295.
29. Li G., Zhou J., Jia H. et al. Mutation of a histidine-rich calcium-binding-protein gene in wheat confers resistance to Fusarium head blight. Nat. Genet. 2019;51:1106–1112.
30. Mondani L., Chiusa G., Battilani P. Fungi associated with garlic during the cropping season, with focus on Fusarium proliferatum and F. oxysporum. // Plant Health Progress. 2021.
31. Samet M., Charfeddine M., Kamoun L. et al. Effect of compost tea containing phosphogypsum on potato plant growth and protection against Fusarium solani infection. Environ. Sci. Pollut. Res. Int. 2018;25:18921–18937.
32. Sun X., Zhu S., Li N. et al. A Chromosome-Level Genome Assembly of Garlic (Allium sativum) Provides Insights into Genome Evolution and Allicin Biosynthesis. Mol. Plant. 2020;13:1328–1339.
33. Tan R., Collins P.J., Wang J. et al. Different loci associated with root and foliar resistance to sudden death syndrome (Fusarium virguliforme) in soybean. Theor. Appl. Genet. 2019;132:501–513.
34. Verma V., Ravindran P., Kumar P.P. Plant hormone-mediated regulation of stress responses. BMC Plant Biol. 2016;16:86.
35. Yang J., Duan G., Li C. et al. The Crosstalks Between Jasmonic Acid and Other Plant Hormone Signaling Highlight the Involvement of Jasmonic Acid as a Core Component in Plant Response to Biotic and Abiotic Stresses. Front. Plant Sci. 2019;10:1349.

Поступила в редакцию 27.01.2023
Принята к публикации 10.02.2023