

Научная статья
УДК 633.34: 575.167
doi: 10.48612/vch/f4mh-m472-a5zp

ОЦЕНКА УСТОЙЧИВОСТИ СОРТОВ СОИ К *CERCOSPORA SOJINA* С ПОМОЩЬЮ МИКРОСАТЕЛЛИТНЫХ МАРКЕРОВ (*SATT244*, *SATT529* И *SATT565*)

Павел Дмитриевич Тимкин, Полина Михайловна Линская, Ангелина Сергеевна Зажигалкина,
Андрей Андреевич Пензин

Федеральное государственное бюджетное научное учреждение Федеральный научный центр
«Всероссийский научно-исследовательский институт сои»
675005, г. Благовещенск, Российская Федерация

Аннотация. Появление устойчивых к фунгицидам штаммов патогена *Cercospora sojina* создает потребность в совершенствовании методов селекции сои. Целью данной работы была оценка генетического потенциала устойчивости коллекции сортов сои селекции ВНИИ сои с использованием трех микросателлитных (SSR) маркеров (*Satt244*, *Satt529*, *Satt565*), ассоциированных с известными генами устойчивости (*Rcs*). Исследование включало генетическое профилирование 68 сортов. Экспериментальная работа состояла из выделения ДНК, ее амплификации с помощью ПЦР и разделения продуктов методом гель-электрофореза. Полученные данные подверглись комплексному статистическому анализу, который включал расчет индекса полиморфизма (PIC), анализ главных компонентов (PCA) и иерархическую кластеризацию. Анализ выявил значительный полиморфизм для маркеров *Satt529* (PIC = 0,784) и *Satt565* (PIC = 0,808), тогда как маркер *Satt244* показал умеренный полиморфизм (PIC = 0,497). Последнее свидетельствует о сильном селекционном давлении в пользу определенного аллеля. Таким ключевым аллелем был идентифицирован *Satt244*-154, показавший себя как наиболее надежный прогностический признак устойчивости, ассоциированный с широкоспектровым геном *Rcs3*. Комбинация благоприятных аллелей (*Satt244*-154, *Satt565*-208, *Satt529*-180) была обнаружена у ряда сортов, включая Олимп, Грэй, ВНИИС-18 и Тисей, что позволило классифицировать их как высокоустойчивые. Многомерный анализ распределил сорта на 15 четких генетических кластеров, подтвердив структурообразующую роль маркера *SATT244*. По итогам оценки 39,7 % сортов отнесены к высокоустойчивым, 35,3 % – к среднеустойчивым и 25,0 % – к восприимчивым. Исследование подтвердило статистически значимую ассоциацию между определенными аллелями SSR-маркеров и устойчивостью к патогену. Полученные результаты демонстрируют высокую эффективность данных маркеров, в частности *SATT244*, для быстрой идентификации устойчивых генотипов и обосновывают их применение в маркер-вспомогательной селекции (MAS) для ускорения создания новых устойчивых сортов сои.

Ключевые слова: соя, *Cercospora sojina*, церкоспороз, SSR-маркеры, маркер-вспомогательная селекция, *SATT244*, *Rcs3*.

Для цитирования: Тимкин П. Д., Линская П. М., Зажигалкина А. С., Пензин А. А. Оценка устойчивости сортов сои к *Cercospora sojina* с помощью микросателлитных маркеров (*Satt244*, *Satt529* и *Satt565*) // Вестник Чувашского государственного аграрного университета. 2026 №1(36). С. 53-59.

doi: 10.48612/vch/f4mh-m472-a5zp

Original article

ASSESSMENT OF SOYBEAN VARIETIES RESISTANCE TO *CERCOSPORA SOJINA* USING MICROSATELLITE MARKERS (*SATT244*, *SATT529* AND *SATT565*)

Pavel D. Timkin, Polina M. Linskaya, Angelina S. Zhazhalkina, Andrey A. Penzin

Federal State Budget Scientific Institution Federal Scientific Center «All-Russian Research Institute of Soybean»
675005, Blagoveschensk, Russian Federation

Abstract. The emergence of fungicide-resistant strains of the pathogen *Cercospora sojina* creates a need to improve soybean breeding methods. The aim of this work was to assess the genetic resistance potential of a collection of soybean varieties bred by the All-Russian Research Institute of Soybeans using three microsatellite (SSR) markers (*Satt244*, *Satt529*, *Satt565*) associated with known resistance genes (*Rcs*). The study involved genetic profiling of 68 varieties. Experimental work consisted of DNA extraction, its amplification by PCR, and separation of products by gel electrophoresis. The obtained data underwent comprehensive statistical analysis, including calculation of the polymorphism information content (PIC), principal component analysis (PCA), and hierarchical clustering. The analysis revealed significant polymorphism for markers *Satt529* (PIC = 0,784) and *Satt565* (PIC = 0,808), while marker *Satt244* showed moderate polymorphism (PIC = 0,497). The latter indicates strong selection pressure in favor of a specific allele. This key allele was identified as *Satt244*-154, which proved to be the most reliable predictive trait for resistance, associated with the broad-spectrum gene *Rcs3*. A combination of favorable alleles (*Satt244*-154, *Satt565*-208, *Satt529*-180) was found in a number of varieties, including Olimp, Grey, VNIIS-18 and Tisey, allowing their classification as highly resistant. Multivariate analysis distributed the varieties into 15 distinct genetic clusters, confirming the structure-forming role of the *Satt244* marker. Based on the assessment, 39,7 % of the varieties were classified as highly resistant, 35,3 % as moderately resistant and 25,0 % as susceptible. The study confirmed a statistically significant association be-

tween specific SSR marker alleles and resistance to the pathogen. The obtained results demonstrate the high efficiency of these markers, particularly *Satt244*, for rapid identification of resistant genotypes and justify their application in marker-assisted selection (MAS) to accelerate the development of new resistant soybean varieties.

Keywords: soybean, *Cercospora sojina*, SSR markers, marker-assisted selection, *Satt244*, *Rcs3*.

For citation: Timkin P. D., Linskaya P. M., Zazhigalkina A. S., Penzin A. A. Assessment of soybean varieties resistance to *Cercospora sojina* using microsatellite markers (*Satt244*, *Satt529* and *Satt565*) // Vestnik Chuvash State Agrarian University. 2026 No. 1(36). Pp. 53-59.

doi: 10.48612/vch/f4mh-m472-a5zp

Введение.

Церкоспороз (Frogeye Leaf Spot/FLS), вызываемый патогенным грибом *Cercospora sojina* Hara, представляет собой серьезное заболевание сои, наносящее значительный экономический ущерб в основных сое-производящих регионах мира [1]. Основные потери урожая связаны с прогрессирующим поражением фотосинтезирующего аппарата растений, что приводит к сокращению площади здоровой листовой поверхности, преждевременной дефолиации и существенному снижению массы и качества семян [2–4].

Патоген способен сохраняться в виде инфекционного начала на растительных остатках в течение двух лет, что делает его особенно устойчивым в агроценозах [5]. В системе защиты сои от FLS применяется комплексный подход, включающий: использование генетически устойчивых сортов, содержащих аллели *Rcs*, агротехнические методы, химическую защиту с применением фунгицидов. Однако эффективность химического контроля существенно снизилась после появления и быстрого распространения штаммов *C. sojina*, устойчивых к фунгицидам из группы ингибиторов хинона (QoI). Однако появление и быстрое распространение устойчивых к QoI штаммов *C. sojina* с мутацией G143A в гене цитохрома b значительно снизило эффективность химического контроля [6]. В этих условиях особую важность приобретает своевременная ПЦР-диагностика, позволяющая не только выявлять резистентные штаммы патогена, но и проводить точный отбор сортов сои, содержащих гены устойчивости *Rcs*. Использование ПЦР-анализа дает возможность достоверно подтверждать наличие генов устойчивости в селекционном материале, оценивать генетический потенциал сортов для конкретных регионов, ускорять процесс создания новых устойчивых линий и контролировать чистоту семенного материала. Таким образом, внедрение ПЦР-диагностики в систему защиты сои от FLS становится необходимым условием для эффективного сочетания генетической устойчивости с агротехническими и химическими методами защиты, что в конечном итоге позволяет минимизировать потери урожая и поддерживать устойчивую продуктивность соевых посевов в условиях распространения резистентных штаммов возбудителя.

Основу устойчивости к FLS традиционно составляют доминантные аллели *Rcs*, которые обеспечивают защиту от патогена [7]. Появление устойчивых штаммов патогена *C. sojina* требует ускоренной селекции. Для точной идентификации аллелей устойчивости и ускорения селекции применяется анализ SSR-маркеров, основанный на полиморфизме тандемных повторов ДНК. Этот метод особенно актуален в условиях высокой изменчивости возбудителя. Традицион-

ные методы, основанные на фенотипической оценке, требуют много времени и не всегда эффективны из-за изменчивости патогена, тогда как SSR-маркеры обеспечивают высокую точность за счет прямого выявления целевых генов. В данной работе было проведено генетическое профилирование сортов сои с использованием микросателлитного анализа как высокоэффективного инструмента ПЦР-диагностики [8].

В рамках работы проведено комплексное генетическое профилирование 68 сортов сои с применением микросателлитных маркеров *Satt244*, *Satt529* и *Satt565* с целью идентификации аллелей устойчивости к *C. sojina*, анализа генетического разнообразия коллекции и отбора перспективных доноров для использования в маркер-вспомогательной селекции.

Материал и методы.

Молекулярно-генетический анализ был проведен на базе лаборатории биотехнологии ФНЦ ВНИИ сои. В качестве объектов исследования использовали следующие сорта сои: Олимп, Ляна, Грэй, ВНИИС-18, Алпетра, Золотница, Апис, Лучистая, Тисей, Пепелина, Топаз, Сентябрянка, 1Б-9 (Эос), Б-114 7-31, 470, Г-23, 30/10/60, А-19, Д-70, Ж-87, Зарница, Сибириада, Краснообская, СибНИИК-9, R-7, Горинская, СНК-282, СК, Арктика, Майва, Semu, 8001, Vilnesis, Augusta, Алёна, Селена, Шераза, Дарья Гу, № 1-2014 J72, № 4-2014 J78, С 15003, Максус, Кассиди, Саска, Каната, Киото, Кофу, Norpro, Council, Parcer, NE-1900, НС Катя, Precose 90, Заря, Алина, Бонус, Хэй-Нун95, Антигуа, Амадеус, Скульптор, Бинго, Лидер10, Юкон, Рось, Н. С. Катя, РТЖ Спида, Хэйхэ43, № 3-2014J75, СВХ17ТООС15, Опус.

ДНК выделяли с набором «ДНК-ЭКСТРАН-3» (ООО «Синтол»), концентрацию определяли наноспектрофотометром «EzDrop 1000» (Blue-Ray, Тайвань), правильность оптического поглощения $\pm 1,5$ (при 1.0А, 300нм). Оптимальным соотношением оптических плотностей при 260/280нм считали значение от 1,8–2,1. ПЦР выполняли на амплификаторе CFX96 (Bio-Rad) с SSR-праймерами *Satt529* (55 °С, 40 циклов), *Satt244* (59 °С, 40 циклов), *Satt565* (62 °С, 40 циклов). Праймеры подобраны к локусам аллелей устойчивости сои к *Cercospora sojina* Hara (табл. 1) [9].

Реакционная смесь ПЦР объемом 25 мкл: 12,5 мкл готовой реакционной смеси «БиоМастер» HS-Тау ПЦР-Color (2×) (ООО «Биолабмикс», Россия), содержащей 100 мМ Tris-HCl (pH 8,5 при 25 °С), 100 мМ KCl, 0,4 мМ каждого дезоксинуклеозидтрифосфата, 4 мМ MgCl₂, 0,06 ед./мкл Тау ДНК-полимеразы, 0,2 % Tween 20 и стабилизаторы HS-Тау ДНК-полимеразы, а также 10 нг выделенной ДНК и по 10 пМ прямого и обратного праймеров; остальной объем занимала стерильная вода (9,5 мкл). Продукты ПЦР разделяли ме-

тодом гель-электрофореза в 2 % агарозном геле (0,5×TBE буфер), визуализировали в GelDoc EZ (Bio-Rad) двукратной повторности. Расчет длин локусов проводился с использованием программного обеспе-

чения Image Lab (Bio-Rad, США) относительно маркера длин (DNA Ladder +100pb, ЗАО «Евроген», Россия). Расчет PIC проводился по методике, описанной Serrote et al. (2019) [10].

Таблица 1. Маркеры, ассоциированные с устойчивостью к церкоспорозу
Table 1. Markers Associated with Cercospora Leaf Blight Resistance

Маркер	Последовательность праймеров	Длина аллеля, ассоциированного с устойчивостью
<i>Satt529</i>	F:GCGCCCGGAACCTTGTAATAACCTAAT R:GCACAATGACAATCACATACA	180bp
<i>Satt244</i>	F:GCGCCCATATGTTTAAATTATATGGAG R:GCGATGGGGATATTTTCTTTATTATAG	154bp
<i>Satt565</i>	F:GCGCATTAAGGCATAAAAAGGATA R:GCGCTCTCTTATGATGTTTCATAATAA	208bp

Весь анализ данных и визуализация выполнены в Python 3.8+ с использованием библиотек pandas, numpy, scipy, matplotlib и seaborn. Пропущенные значения (2,9 %) были импутированы методом *k*-ближайших соседей (*k* = 3). Для оценки взаимосвязей между маркерами использовался коэффициент корреляции Пирсона. Для выявления генетической структуры коллекции применен анализ главных компонентов (PCA) с предварительной стандартизацией данных. Генетические взаимоотношения между сортами визуализированы с помощью иерархической кластеризации (метод Уорда), качество которой оценено через кофенетическую корреляцию. Генетическое разнообразие оценено с помощью индекса Шеннона. Классификация сортов по устойчивости к церкоспорозу проводилась на основе наличия благоприятных аллелей трех SSR-маркеров с учетом их иерархической значимости. Для визуализации результатов построены тепловые карты корреляций и генотипов, диаграммы рассеяния PCA.

Результаты исследований и их обсуждение.

Важным инструментом в селекции сои на устойчивость к церкоспорозу выступают молекулярные маркеры, тесно сцепленные с генами устойчивости. Среди них ключевую роль играют микросателлитные (SSR) маркеры *Satt565*, *Satt244* и *Satt529*. Маркер *Satt565* локализован на 4-й хромосоме (группа сцепления C1) и тесно сцеплен с *Rcs1*, контролирующим устойчивость к ряду рас патогена [11, 12]. Аллель *Satt565*-208 служит маркером устойчивого локуса *Rcs1*, в то время как *Satt244*-154 ассоциирован с локусом *Rcs3*, обеспечивающим широкий спектр защиты [13, 14]. Комбинация трех аллелей (*Satt244*-154, *Satt565*-208 и *Satt529*-180) выявлена у высокоустойчивых сортов Олимп, Грэй, ВНИИС-18, Тисей и других. При этом аллель *Satt244*-148 коррелирует с восприимчивостью [15], что подтверждается уязвимостью сортов Горинская, Vilnesis и Рось. Комбинация *Satt565*-208/*Satt529*-180 указывает на частичную устойчивость [9], но менее надежна, чем *Satt244*-154. Отсутствие маркеров у сортов Топаз, 470 и других требует дополнительных исследований, тогда как наличие только *Satt244*-154 у сортов Хэйхэ43 и Бонус достаточно для устойчивости [11], подтверждая первостепенную значимость этого маркера в селекции.

В результате проведенного анализа полиморфизма выявлена различная информативность маркеров: *Satt529* (PIC = 0,784) и *Satt565* (PIC = 0,808) показали высокий полиморфизм, а *Satt244* – умеренный (PIC = 0,497). Низкий полиморфизм *Satt244* свидетельствует о селекционном давлении в пользу аллеля *Satt244*-154, связанного с локусом *Rcs3*, что делает этот маркер ценным инструментом для отбора по устойчивости. Аллель *Satt244*-154 подтвердил роль ключевого прогностического признака, обеспечивая устойчивость даже при отсутствии других маркеров. Комбинация *Satt565*-208 и *Satt529*-180 указывает на частичную устойчивость, но уступает по эффективности *Satt244*-154. У некоторых генотипов не обнаружены аллели основных маркеров, что требует фитопатологической проверки для выявления альтернативных механизмов устойчивости или подтверждения восприимчивости.

Проведенный комплексный статистический анализ данных микросателлитного генотипирования 68 сортов сои выявил четкие закономерности в их генетической структуре и позволил оценить потенциальную устойчивость к патогенам.

Анализ главных компонент (PCA) показал выраженную группировку сортов, выявив 15 уникальных генетических кластеров против 19 единичных генотипов, занимающих обособленное положение.

Наиболее крупный кластер объединил 8 сортов (Олимп, Грэй, ВНИИС-18, Тисей, Скульптор, Сентябринка, Б-114, СВХ17ТООС15), что свидетельствует о наличии в коллекции группы генетически близких генотипов, возможно, имеющих общее происхождение или сходную селекционную историю. Единичные сорта, такие как Хэйхэ43, № 3-2014J75, Топаз, 1Б-9 (Эос), 470, Г-23, 30/10/60, А-19, Д-70, R-7, Киото, Бонус и другие, представляют особый интерес как источники уникальных аллелей для селекционных программ (табл. 2).

Подобные паттерны кластеризации, выявляемые с помощью PCA и иерархического анализа, широко описаны в международных исследованиях генетического разнообразия сои и других культур, где они используются для идентификации дубликатов в коллекциях, установления генетических взаимоотношений и отбора родительских пар для скрещиваний.

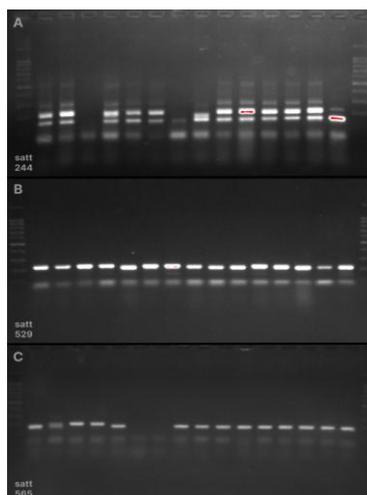


Рис. 1. Электрофореграмма микросателлитных локусов:

- А) Электрофореграмма Satt244 при температуре отжига 59 °С: 1 – Маркер длин, Олимп, Грэй, Топаз, ВНИИС-18, Апис, Алпетра, 1Б-9 (Эос), Гориинская, Скульптор, Бинго, Хэйхэ43, Сентябринка, Норпро, Заря 16 – Маркер длин;
- В) Электрофореграмма Satt529 при температуре отжига 55 °С: 1 – Маркер длин, Ляна, Парсер, Маива, Опус, Augusta, Vilnesis, Алёна, Б-114, 7-31, Г-23, Д-70, Шераза, № 4-2014 J78, С 15003, Максус, 17 – Маркер длин;
- С) Электрофореграмма Satt565 при температуре отжига 62 °С: 1 – Маркер длин, СВХ17ТООС15, Селена, Дарья Гу, № 1-2014 J72, 30/10/60, № 3-2014 J75, 470, № 4-2014 J78, С 15003, А-19, Ж-87, Зарница, Краснообская, Алёна, Precose 90, Алина, 18 – Маркер длин.

Fig. 1. Electrophoretogram of microsatellite loci:

- A) Electrophoretogram of Satt244 at an annealing temperature of 59 °C: 1 – Size marker, Olimp, Grei, Topaz, VNIIS - 18, Apis, Alpetra, 1B-9 (Eos), Goriinskaya, Skul'ptor, Bingo, Heihe43, Sentyabrinka, Norpro, Zarya 16 – Size marker;
- B) Electrophoretogram of Satt529 at an annealing temperature of 55 °C: 1 – Size marker, Lyana, Parcer, Maiva, Opus, Augusta, Vilnesis, Alena, B-114, 7-31, G-23, D-70, Sheraza, No. 4-2014 J78, C 15003, Maxus, 17 – Size marker;
- C) Electrophoretogram of Satt565 at an annealing temperature of 62 °C: 1 – Size marker, CBX17TOOC15, Selena, Darya Gu, No. 1-2014 J72, 30/10/60, No. 3-2014 J75, 470, No. 4-2014 J78, C 15003, A-19, Zh-87, Zarnitsa, Krasnoobskaya, Alena, Precose 90, Alina, 18 – Size marker.

Таблица 2. Сводка кластеров PCA анализа

Table 2. Summary of PCA analysis clusters

ID группы	Тип группы	Размер группы	№ сорта
Единичный	Единичный	1	2, 5, 7, 10, 11, 12, 13, 15, 16, 17, 18, 19, 20, 22, 24, 25, 29, 30, 31, 32, 33, 34, 35, 38, 39, 40, 41, 42, 43, 44, 45, 46, 47, 51, 56, 58, 59, 62, 64, 65
Кластер 34	Кластер	14	1, 3, 4, 9, 14, 21, 23, 26, 27, 28, 49, 52, 63, 68
Кластер 39	Кластер	3	57, 60, 61
Кластер 4	Кластер	3	48, 54, 55
Кластер 19	Кластер	2	36, 37
Кластер 25	Кластер	2	50, 53
Кластер 26	Кластер	2	6, 8
Кластер 32	Кластер	2	66, 67

Аллельное разнообразие и профили устойчивости, распределение длин аллелей для маркеров Satt529, Satt565 и Satt244 демонстрирует полиморфизм по всем трем локусам, при этом для маркера Satt565 наблюдается наиболее широкий разброс значений (от 136 до 244 п. н.).

Анализ частот аллелей выявил наличие как распространенных, так и редких вариантов. На основе литературных данных были определены благоприятные аллели, ассоциированные с устойчивостью: для Satt529-180 и 186 п. н., для Satt565-208 и 214 п. н., для Satt244-154 и 148 п. н. Интегральная оценка профилей устойчивости показала, что 39,7 % изученных сортов обладают

высоким уровнем устойчивости (наличие ≥ 2 благоприятных аллелей), 35,3 % – средним и 25,0 % – низким. Сорто-лидеры, такие как Ляна, Хэй-Нун95, Амадеус, 1Б-9 (Эос), 7-31, Semu, Vilnesis, Augusta, несущие по 3 благоприятных аллеля, являются перспективными донорами устойчивости для маркер-вспомогательной селекции (MAS).

Использование SSR-маркеров, сцепленных с QTL устойчивостью, подтверждено в современной селекции. Корреляционный анализ показал отсутствие сильной связи между маркерами Satt529, Satt565 и Satt244 ($r < 0,16$, $p > 0,20$), что подтверждает их независимое наследование и расположение в разных локусах. Это позволяет комбинировать

признаки устойчивости в одном генотипе. Однако у части генотипов не обнаружены аллели изученных маркеров, что указывает на ограниченность используемой панели SSR-маркеров. Для выявления альтернативных механизмов устойчивости необходимы фитопатологические испытания и применение методов GWAS или NGS-секвенирования.

Заключение.

Генетическое профилирование 68 сортов сои с использованием микросателлитных маркеров объективно выявило их потенциал устойчивости к церкоспорозу. Максимальная устойчивость ассоциирована с комплексом аллелей *Satt244-154*, *Satt565-208* и *Satt529-180*. Сорто-носители этой комбинации, такие как Олимп, Грэй и ВНИИС-18, составляют ядро устойчи-

вых форм. Критическую роль играет аллель *Satt244-154*, маркирующий локус *Rcs3*, что подтверждается его способностью обеспечивать устойчивость даже в отсутствие других маркеров. Кластерный анализ показал, что аллель *Satt244-154* является основным структурообразующим фактором, разделяющим коллекцию на устойчивые и восприимчивые генотипы. Выявлена группа сортов, у которых не детектированы аллели основных маркеров, что требует фитопатологической проверки. Результаты доказывают высокую эффективность SSR-маркеров для ускоренной селекции. Внедрение маркера *Satt244* в качестве основного инструмента отбора позволит целенаправленно создавать новые устойчивые сорта сои. Этот подход минимизирует зависимость от химических средств защиты и снижает потери урожая от церкоспороза.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Akem C. N. The effect of timing of fungicide applications on control of frogeye leaf spot and grain yield of soybeans // *European Journal of Plant Pathology*. 1995. Vol. 101. P. 183–187. DOI: 10.1007/BF01874764.
2. Barro J. P., Muller G. A. B., Brustolin R., Feksa H. R., Casa R. T. Frogeye leaf spot caused by *Cercospora Sojina*: A Review // *Tropical Plant Pathology*. 2023. Vol. 48. P. 363–374. DOI: 10.1007/s40858-023-00583-8.
3. Dashiell K. E., Akem C. N. Yield losses in soybeans from frogeye leaf spot caused by *Cercospora Sojina* // *Crop Protection*. 1991. Vol. 10, № 6. P. 465–468. DOI: 10.1016/S0261-2194(91)80134-2.
4. Kumawat G., Singh G., Gireesh C., Shivakumar M., Arya M., Agarwal D. K., Husain S. M. Molecular characterization and genetic diversity analysis of soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) germplasm accessions in India // *Physiology and Molecular Biology of Plants*. 2015. Vol. 21, № 1. P. 101–107. DOI: 10.1007/s12298-014-0266-y.
5. McDonald S., Buck J., Li Z. Genetic mapping of the *Rcs2* locus in soybean cultivar Kent for resistance to frogeye leaf spot // *Crop Science*. 2023. Vol. 63. Art. № 21043. DOI: 10.1002/csc2.21043.
6. Mengistu A., Pawlowski M. L., Mbofung G. Y. C., Bellaloui N., Adeyanju A. O., Caffè M., Kandel D. R., Chilvers M. I., Mueller D. S., Giesler L. J., Conley S. P., Wise K. A. Pathotype grouping of *Cercospora sojina* isolates on soybean and sensitivity to QoI fungicides // *Plant Disease*. 2020. Vol. 104, № 2. P. 373–380. DOI: 10.1094/PDIS-02-19-0368-RE.
7. Missaoui A. M., Phillips D. V., Boerma H. R. DNA Marker Analysis of ‘Davis’ Soybean and Its Descendants for the *Rcs3* Gene Conferring Resistance to *Cercospora sojina* // *Crop Science*. 2007. Vol. 47. P. 1263–1270. DOI: 10.2135/cropsci2006.09.0607.
8. Neves D. L., Webster R. W., Smith D. L., Bradley C. A. The G143A Mutation in the Cytochrome b Gene Is Associated with Quinone Outside Inhibitor Fungicide Resistance in *Cercospora sojina* from Soybean Fields in Wisconsin // *Plant Health Progress*. 2022. Vol. 23, № 2. P. 241–242. DOI: 10.1094/PHP-09-21-0115-BR.
9. Phillips D. V., Boerma H. R. Two Genes for Resistance to Race 5 of *Cercospora sojina* in Soybeans // *Phytopathology*. 1982. Vol. 72, № 7. P. 764–766.
10. Rouf Mian M. A., Wang T., Phillips D. V., Alvernaz J., Boerma H. R. Molecular mapping of the *Rcs3* gene for resistance to frogeye leaf spot in soybean // *Crop Science*. 1999. Vol. 39, № 6. P. 1687–1691. DOI: 10.2135/cropsci1999.3961687x.
11. Serrote C. M. L., Reiniger L. R. S., Silva K. B., Rabaiolli S. M. D. S., Stefanel C. M. Determining the Polymorphism Information Content of a molecular marker // *Gene*. 2020. Vol. 726. Art. № 144175. DOI: 10.1016/j.gene.2019.144175.
12. Sun M., Na C., Jing Y., Cui Z., Li N., Zhan Y., Teng W., Li Y., Li W., Zhao X., Han Y. Genome-Wide Association Analysis and Gene Mining of Resistance to China Race 1 of Frogeye Leaf Spot in Soybean // *Frontiers in Plant Science*. 2022. Vol. 13. Art. № 867713. DOI: 10.3389/fpls.2022.867713.
13. Yang W. Z., Beauchemin K. A., Rode L. M. Barley processing, forage:concentrate, and forage length effects on chewing and digesta passage in lactating cows // *Journal of Dairy Science*. 2001. Vol. 84, № 12. P. 2709–2720. DOI: 10.3168/jds.S0022-0302(01)74725-X.
14. Zatybekov A. K., Turuspekov Y. T., Doszhanova B. N., Abugaliev S. I. A study of the genetic diversity in the world soybean collection using microsatellite markers associated with fungal disease resistance // *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2020. Vol. 181, № 3. P. 81–90. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-3-81-90.
15. Zhang G., Bradley C. A. Survival of *Cercospora sojina* on soybean leaf debris in Illinois // *Plant Health Progress*. 2014. Vol. 15, № 3. P. 92–96. DOI: 10.1094/PHP-RS-14-0005.

REFERENCES

1. Akem C. N. The effect of timing of fungicide applications on control of frogeye leaf spot and grain yield of soybeans // *European Journal of Plant Pathology*. 1995. Vol. 101. P. 183–187. DOI: 10.1007/BF01874764.

2. Barro J. P., Muller G. A. B., Brustolin R., Feksa H. R., Casa R. T. Frogeye leaf spot caused by *Cercospora Sojina*: A Review // *Tropical Plant Pathology*. 2023. Vol. 48. P. 363–374. DOI: 10.1007/s40858-023-00583-8.
3. Dashiell K. E., Akem C. N. Yield losses in soybeans from frogeye leaf spot caused by *Cercospora Sojina* // *Crop Protection*. 1991. Vol. 10, № 6. P. 465–468. DOI: 10.1016/S0261-2194(91)80134-2.
4. Kumawat G., Singh G., Gireesh C., Shivakumar M., Arya M., Agarwal D. K., Husain S. M. Molecular characterization and genetic diversity analysis of soybean (*Glycine max* (L.) Merr.) germplasm accessions in India // *Physiology and Molecular Biology of Plants*. 2015. Vol. 21, № 1. P. 101–107. DOI: 10.1007/s12298-014-0266-y.
5. McDonald S., Buck J., Li Z. Genetic mapping of the *Rcs2* locus in soybean cultivar Kent for resistance to frogeye leaf spot // *Crop Science*. 2023. Vol. 63. Art. № 21043. DOI: 10.1002/csc2.21043.
6. Mengistu A., Pawlowski M. L., Mbofung G. Y. C., Bellaloui N., Adeyanju A. O., Caffè M., Kandel D. R., Chilvers M. L., Mueller D. S., Giesler L. J., Conley S. P., Wise K. A. Pathotype grouping of *Cercospora sojina* isolates on soybean and sensitivity to QoI fungicides // *Plant Disease*. 2020. Vol. 104, № 2. P. 373–380. DOI: 10.1094/PDIS-02-19-0368-RE.
7. Missaoui A. M., Phillips D. V., Boerma H. R. DNA Marker Analysis of ‘Davis’ Soybean and Its Descendants for the *Rcs3* Gene Conferring Resistance to *Cercospora sojina* // *Crop Science*. 2007. Vol. 47. P. 1263–1270. DOI: 10.2135/cropsci2006.09.0607.
8. Neves D. L., Webster R. W., Smith D. L., Bradley C. A. The G143A Mutation in the Cytochrome b Gene Is Associated with Quinone Outside Inhibitor Fungicide Resistance in *Cercospora sojina* from Soybean Fields in Wisconsin // *Plant Health Progress*. 2022. Vol. 23, № 2. P. 241–242. DOI: 10.1094/PHP-09-21-0115-BR.
9. Phillips D. V., Boerma H. R. Two Genes for Resistance to Race 5 of *Cercospora sojina* in Soybeans // *Phytopathology*. 1982. Vol. 72, № 7. P. 764–766.
10. Rouf Mian M. A., Wang T., Phillips D. V., Alvernaz J., Boerma H. R. Molecular mapping of the *Rcs3* gene for resistance to frogeye leaf spot in soybean // *Crop Science*. 1999. Vol. 39, № 6. P. 1687–1691. DOI: 10.2135/cropsci1999.3961687x.
11. Serrote C. M. L., Reiniger L. R. S., Silva K. B., Rabaiolli S. M. D. S., Stefanel C. M. Determining the Polymorphism Information Content of a molecular marker // *Gene*. 2020. Vol. 726. Art. № 144175. DOI: 10.1016/j.gene.2019.144175.
12. Sun M., Na C., Jing Y., Cui Z., Li N., Zhan Y., Teng W., Li Y., Li W., Zhao X., Han Y. Genome-Wide Association Analysis and Gene Mining of Resistance to China Race 1 of Frogeye Leaf Spot in Soybean // *Frontiers in Plant Science*. 2022. Vol. 13. Art. № 867713. DOI: 10.3389/fpls.2022.867713.
13. Yang W. Z., Beauchemin K. A., Rode L. M. Barley processing, forage:concentrate, and forage length effects on chewing and digesta passage in lactating cows // *Journal of Dairy Science*. 2001. Vol. 84, № 12. P. 2709–2720. DOI: 10.3168/jds.S0022-0302(01)74725-X.
14. Zatybekov A. K., Turuspekov Y. T., Doszhanova B. N., Abugalieva S. I. A study of the genetic diversity in the world soybean collection using microsatellite markers associated with fungal disease resistance // *Proceedings on Applied Botany, Genetics and Breeding*. 2020. Vol. 181, № 3. P. 81–90. DOI: 10.30901/2227-8834-2020-3-81-90.
15. Zhang G., Bradley C. A. Survival of *Cercospora sojina* on soybean leaf debris in Illinois // *Plant Health Progress*. 2014. Vol. 15, № 3. P. 92–96. DOI: 10.1094/PHP-RS-14-0005.

Информация об авторах

1. **Тимкин Павел Дмитриевич**, младший научный сотрудник лаборатории биотехнологии, Всероссийский научно-исследовательский институт сои, 675005, г. Благовещенск, Игнатьевское шоссе, д. 19, Россия; <https://orcid.org/0000-0001-6655-1049>, e-mail: tpd@vniisoi.ru.

2. **Линская Полина Михайловна**, лаборант лаборатории биотехнологии, Всероссийский научно-исследовательский институт сои, 675005, г. Благовещенск, Игнатьевское шоссе, д. 19, Россия; <https://orcid.org/0009-0004-9734-8464>, e-mail: elduspaladium@gmail.com.

3. **Зажигалкина Ангелина Сергеевна**, лаборант лаборатории биотехнологии, Всероссийский научно-исследовательский институт сои, 675005, г. Благовещенск, Игнатьевское шоссе, д. 19, Россия; <https://orcid.org/0009-0004-7285-5806>, e-mail: Unicorn66666@icloud.com.

4. **Пензин Андрей Андреевич**, кандидат сельскохозяйственных наук, заведующий лабораторией биотехнологии, Всероссийский научно-исследовательский институт сои, 675005, г. Благовещенск, Игнатьевское шоссе, д. 19, Россия; <https://orcid.org/0000-0002-8578-9818>, e-mail: paa@vniisoi.ru.

Information about the authors

1. **Timkin Pavel Dmitrievich**, Junior Research Fellow, Biotechnology Laboratory, All-Russian Research Institute of Soybeans, 675005, Blagoveshchensk, Ignatievskoye Shosse, 19, Russia; <https://orcid.org/0000-0001-6655-1049>, e-mail: tpd@vniisoi.ru.

2. **Linskaya Polina Mikhailovna**, Laboratory Assistant, Biotechnology Laboratory, All-Russian Research Institute of Soybeans, 675005, Blagoveshchensk, Ignatievskoye Shosse, 19, Russia; <https://orcid.org/0009-0004-9734-8464>, e-mail: elduspaladium@gmail.com.

3. **Zazhigalkina Angelina Sergeevna**, Laboratory Assistant, Biotechnology Laboratory, All-Russian Research Institute of Soybeans, 675005, Blagoveshchensk, Ignatievskoye Shosse, 19, Russia; <https://orcid.org/0009-0004-7285-5806>, e-mail: Unicorn66666@icloud.com.

4. **Penzin Andrey Andreevich**, Candidate of Agricultural Sciences, Head of Biotechnology Laboratory, All-Russian Research Institute of Soybeans, 675005, Blagoveshchensk, Ignatievskoye Shosse, 19, Russia; <https://orcid.org/0000-0002-8578-9818>, e-mail: paa@vniisoi.ru.

Вклад авторов

Тимкин П. Д. – курирование экспериментов, статистическая обработка данных, разработка дизайна исследований, концептуализация.

Линская П. М. – проведение экспериментов, сбор данных.

Зажигалкина А. С. – проведение экспериментов, сбор данных.

Пензин А. А. – научное руководство, концептуализация, обобщение результатов.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

Contribution of the authors

Timkin P. D. – supervision of experiments, data analysis, study design, conceptualization.

Linskaya P. M. – investigation, data collection.

Zhazhalkina A. S. – investigation, data collection.

Penzi A. A. – scientific supervision, conceptualization, results generalization.

The authors declare that there is no conflict of interest.

Статья поступила в редакцию 15.01.2026. Одобрена после рецензирования 29.01.2026. Дата опубликования 31.03.2026.

The article was received by the editorial office on 15.01.2026. Approved after review on 29.01.2026. Date of publication: 31.03.2026.