

Оригинальная статья / Original article

https://doi.org/10.18619/2072-9146-2024-6-11-16
УДК: 632.937.15

О.Л. Ражина^{1,2}, М.В. Лебедева¹, К.А. Черняев^{1,3},
А.Н. Игнатов⁴, Ф.С.У. Джалилов⁵, В.В. Таранов^{1*}

¹ ФГБНУ Всероссийский Научно-Исследовательский Институт Сельскохозяйственной биотехнологии 127512, Россия, Москва

² Институт общей генетики им. Н.И. Вавилова РАН 119991, Россия, Москва

³ Федеральное государственное бюджетное научное учреждение "Федеральный научный центр овощеводства" (ФГБНУ ФНЦО) 143072, Россия, Московская область, Одинцовский район, п. ВНИИССОК, ул. Селекционная, д.14

⁴ ФГАУ ВО Российский университет дружбы народов 117198, Россия, Москва

⁵ ФГБОУ ВО РГАУ – МСХА имени К.А. Тимирязева 127434, Россия, г. Москва, ул. Тимирязевская, 49

*Автор для переписки: v.taranov1@gmail.com

Вклад авторов: О.Л. Ражина: проведение экспериментов, курирование данных. М.В. Лебедева: анализ результатов, написание и редактирование рукописи. К.А. Черняев: проведение экспериментов. А.Н. Игнатов: сбор образцов и поддержание коллекции изолятов, Джалилов Ф.С.-У.: сбор образцов и поддержание коллекции. В.В. Таранов: концептуализация, редактирование рукописи.

Финансирование. Работа выполнена при финансовой поддержке Министерства Науки и Высшего Образования России, проект № 075-15-2023-582.

Конфликт интересов. Игнатов А.Н. является членом редакционной коллегии журнала «Овощи России» с 2008 года, но не имеет никакого отношения к решению опубликовать эту статью. Статья прошла принятую в журнале процедуру рецензирования. Об иных конфликтах интересов авторы не заявляют.

Для цитирования: Ражина О.Л., Лебедева М.В., Черняев К.А., Игнатов А.Н., Джалилов Ф.С.-У., Таранов В.В. Распространение генов TAL-эффекторов среди *Xanthomonas campestris* pv. *campestris*: поймай меня, если сможешь. *Овощи России*. 2024;(6):11-16. <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2024-6-11-16>

Поступила в редакцию: 20.10.2024

Принята к печати: 25.11.2024

Опубликована: 29.11.2024

Oksana L. Razhina^{1,2}, Marina V. Lebedeva¹,
Kirill A. Cherniaev^{1,3}, Aleksandr N. Ignatov⁴,
Fevzi S. Dzhalilov⁵, Vasily V. Taranov^{1*}

¹ All-Russia Research Institute of Agricultural Biotechnology Moscow, 127512, Russia

² Vavilov Institute of General Genetics Moscow, 119991, Russia

³ Federal State Budgetary Scientific Institution Federal Scientific Vegetable Center (FSBSI FSVC) 14, Selektsionnaya str., VNISSOK, Odintsovo district, Moscow region, Russia, 143072

⁴ People's Friendship University of Russia Moscow, Russia, 117198

⁵ Russian State Agrarian University – Moscow Timiryazev Agricultural Academy (RSAU-MTAA) 49, Timiryazevskaya st., Moscow, Russia, 127434

*Correspondence Author: v.taranov1@gmail.com

Authors' contributions: O.L. Razhina: experimental procedures, data curation. M.V. Lebedeva: data processing, manuscript writing. K.A. Cherniaev: experimental procedures; A.N. Ignatov: samples collection and collection maintain. F.S. Dzhalilov: samples collection and collection maintain; V.V. Taranov: conceptualization, manuscript editing.

Funding. The work was supported by the Russian Ministry of Science and Higher Education, project No. 075-15-2023-582

Conflict of interest. Ignatov A.N. has been a member of the editorial board of the Journal "Vegetable crops of Russia" since 2008, but had nothing to do with the decision to publish this manuscript. The manuscript passed the journal's peer review procedure. The authors declare no other conflicts of interest.

For citation: Razhina O.L., Lebedeva M.V., Cherniaev K.A., Ignatov A.N., Dzhalilov F.S., Taranov V.V. TAL-effectors occurrence among *Xanthomonas campestris* pv. *campestris*: catch me if you can. *Vegetable crops of Russia*. 2024;(6):11-16. (In Russ.) <https://doi.org/10.18619/2072-9146-2024-6-11-16>

Received: 20.10.2024

Accepted for publication: 25.11.2024

Published: 29.11.2024

Распространение генов TAL-эффекторов среди *Xanthomonas campestris* pv. *campestris*: поймай меня, если сможешь

Check for updates



РЕЗЮМЕ

Актуальность. Бактерии *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* (Xcc) вызывают сосудистый бактериоз у растений семейства *Brassicaceae* и распространены на всей территории их выращивания. Одним из факторов патогенности, встречающимся среди рода *Xanthomonas*, являются TAL-эффекторы – белки, проникающие в ядро растительной клетки при заражении и изменяющие экспрессию некоторых генов растения-хозяина для увеличения инфекционного успеха. Для некоторых видов рода *Xanthomonas* TAL-эффекторы являются необходимым условием заражения растения, однако их роль для Xcc остаётся не до конца ясной. Кроме того, даже распространение этих генов среди разных рас в разных регионах изучено слабо. Целью нашей работы было изучить распространение генов TAL-эффекторов среди изолятов Xcc, найденных в России.

Материалы и методы. Для выполнения работы была сформирована выборка из изолятов Xcc разных рас, собранных преимущественно в Московской области и Краснодарском крае. Тотальная ДНК из бактерий выделялась с помощью СТАВ метода. Для поиска генов TAL-эффекторов использовался метод ПЦР. Каждый изолят был проверен с помощью четырёх пар праймеров, подобранных на консервативные участки гена.

Результаты. Среди 50 проверенных изолятов было выявлено 4 изолята, содержащих гены TAL-эффекторов. Несмотря на то, что использовались праймеры, отжигающиеся на консервативные области гена, только две пары сработали для всех 4 изолятов. Это свидетельствует о полиморфизмах, который может быть следствием горизонтального переноса от других видов *Xanthomonas*. Низкое число изолятов с генами TAL-эффекторов может отражать особенности популяций Xcc в Московской области и Краснодарском крае или особенности генотипов выращиваемых растений-хозяев.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА:

Xanthomonas campestris, TAL-эффектор, сосудистый бактериоз, *Brassicaceae*

TAL-effectors occurrence among *Xanthomonas campestris* pv. *campestris*: catch me if you can

ABSTRACT

Relevance. *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* is a widespread bacterial pathogen that causes a black rot disease of *Brassicaceae* plants. It is distributed across all territories with cultivated brassica crops and has high economic significance. One of the known *Xanthomonas* pathogenicity factor is TAL-effectors. These proteins penetrate in plant nucleus and change expression of some host genes in order to promote infection. For some *Xanthomonas species* TAL-effectors are a key of bacteria success, however for Xcc their role is still remain obscure as well as TALE occurrence among Xcc belonged to different races and originated from different regions. The goal of our study was examination of TALE distribution among Xcc isolates collected in Russia.

Methods. Sample of the Xcc isolates mainly collected in Moscow region and Krasnodar krai was used for TALE search. Bacterial total DNA was isolated using CTAB method. Four primer pairs were used for TALE genes detection by amplification conservative regions.

Results. Among 50 isolates only 4 isolates possessed TALE were revealed. Low-frequency occurrence of TALE among Russian isolates can reflect Xcc population features in Moscow region and Krasnodar krai as well as genotype features of cultivated plant hosts.

KEYWORDS:

Xanthomonas campestris, TALE, black rot disease, *Brassicaceae*

Введение

Бактерии *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* (Pam.) Dowson (*Xcc*) распространены по всему миру и являются важными патогенами растений семейства *Brassicaceae*, вызывающими сосудистый бактериоз [1, 2]. В свою очередь этот патовар был разделён на 5 рас (0,1,2,3,4) по способности заражать растения, несущие разные гены устойчивости [3]. Нулевая раса поражала все использовавшиеся растения-дифференциаторы. Причём, была отмечена роль локуса *hrpXc* (*hrp* - hypersensitive response and pathogenicity) – бактерии, мутантные по этому локусу, были неспособны поражать растения. Впоследствии была проведена ревизия этого таксона [2]. Исследования подтвердили деление на расы по Kottoun [3] за исключением расы 3. Кроме того, результаты свидетельствовали о том, что раса 1 может быть разделена как минимум на три расы – 1, 3 (новая раса, отличная от расы 3 по [3]) и 5. Кроме того, в новой модели раса 0 была переименована расой 6. В дальнейшем модель была дополнена 7, 8 и 9 расами [4], а также 10 и 11 [5]. Наиболее распространёнными считаются расы 1, 4 и 6 [2]. В России наряду с ними часто встречаются изоляты, определяемые как раса 3 [6]. Однако остаётся неизвестным, какие локусы *Xcc* помогают преодолевать те или иные гены устойчивости и таким образом определяют расовую принадлежность изолятов.

Упомянутые выше гены *hrp* кодируют белки, относящиеся к бактериальной системе T3S (type III secretion), которая обеспечивает проникновение белков-эффекторов в растительные клетки, обеспечивая заражение. Крупнейшей группой эффекторов, описанных у *Xanthomonas* ssp. являются AvrBs3/PthA или TAL-эффекторы, transcription activator-like [7]. Эти эффекторы попадают в ядро клеток растений и связываются с промоторными областями некоторых генов, повышая их экспрессию в десятки и сотни раз, фактически работая как транскрипционные факторы. В результате происходит подавление защитного ответа или модификация транскриптома растения в пользу бактерий. Гены растения-хозяина, экспрессия которых изменяется патогеном, называют гены восприимчивости, S-гены (Susceptibility genes). Выявление S-генов является очень важным для изучения молекулярных механизмов взаимодействия растений и патогенов [8]. К настоящему времени был выявлен ряд генов-мишеней для TAL-эффекторов разных *Xanthomonas*. Наиболее яркими примерами являются гены, кодирующие белки-транспортёры сахаров у риса, кассавы и хлопка [9, 10, 11, 12, 13, 14] и разные транскрипционные факторы высокого порядка [15, 16, 17, 18]. TAL-эффекторы обладают консервативной структурой (рис.). На N-конце расположен сигнал транслокации. На C-конце находятся сигналы ядерной локализации, благодаря которым эффектор попадает в ядро клетки, и домен, активирующий транскрипцию. Центральная часть белка состоит из почти одинаковых повторов длиной 19-42 аминокислот (чаще всего встречаются мотивы длиной 34-35) и отвечает за узнавание последовательности ДНК. 12 и 13 аминокислоты (RVD) являются гипервариабельными и именно они определяют нуклеотид, узнаваемый конкретным повтором. Таким образом, зная последовательность TAL-эффектора можно определить последовательность ДНК, с которой он свяжется (EBE, effector binding site) и вычислить его мишень в геноме растения-хозяина.

Интересно, что именно уникальная структура TAL-эффекторов легла в основу одной из систем геномного редактирования, TALEN [19]. Тем не менее, строение tal генов – повторы, длина от 3 тыс. пар нуклеотидов, высокий GC-процент – очень сильно затрудняют клонирование и секвенирование этих генов. На настоящее время стандартом исследования генов TAL-эффекторов является полногеномное секвенирование со сборкой коротких и длинных прочтений, полученных разными технологиями [20]. Число генов *tal* в геномах *Xanthomonas* может варьировать от нуля до более двадцати (в некоторых штаммах *X. oryzae* pv. *oryzicola*). Располагаться они могут как в геномах бактерий, так и на плаزمиде и часто собраны в кластеры. Известно, что многие *tal* гены находятся в мобильных инсерционных кассетах, что приводит к оживлённому горизонтальному переносу TAL-эффекторов между разными изолятами и видами *Xanthomonas* [21, 22]. Количество повторов в центральной части может достигать 33,5, что делает узнавание мишени достаточно специфичным. В некоторых случаях показано, что наличие TAL-эффекторов и активация транскрипции генов-мишеней являются необходимым условием для заражения [11, 23, 24]. Для *Xcc* наличие генов TAL-эффекторов также было показано [25, 26], но более масштабный поиск и секвенирование среди изолятов из разных стран, поражающих разные растения семейства *Brassicaceae*, были проведены не так давно [22]. Среди 49 изученных изолятов 26 содержали tal гены, от 1 до 4 гена в каждом изоляте. Кроме того, в этой работе для одного штамма было показано, что наличие TAL-эффекторов усиливает симптомы заражения *V. oleracea* в лабораторных условиях, причём действие двух разных эффекторов оказалось синергетическим.

В России сосудистый бактериоз растений семейства Капустные является экономически важным заболеванием, распространённым на всей территории выращивания капусты [27]. Однако полногеномный сиквенс есть только для одного российского штамма-производителя ксантана [28], а геномы *Xcc* как патогена изучены недостаточно, что сильно затрудняет исследование TAL-эффекторов. Целью нашей работы было выявить российские изоляты *Xcc*, содержащие *tal* гены.

Материалы и методы

Изоляты *Xcc*, собранные на территории России, преимущественно в Московской области и Краснодарском крае, в 2006-2023 годах поддерживали в коллекции в глицериновом стоке на -80 °С, всего 50 изолятов (табл. 2). Для выделения тотальной ДНК изоляты размораживались и высеивались на твёрдую среду YDC. Далее единичные колонии пересаживались на твёрдую среду LB и через два дня из них выделялась геномная ДНК с помощью модифицированного СТАВ-метода [29].

Детекция TAL-эффекторов осуществлялась четырьмя парами праймеров, подобранных на консервативные участки генов TALE (Таблица 2). ПЦР проводили с помощью Taq-полимеразы (Евроген) по рекомендации производителя. Протокол реакции: начальная денатурация (95°С, 3 мин); денатурация (95°С, 30 сек), отжиг праймеров (40 сек), элонгация (72°С, 30 сек); финальная элонгация (72°С, 3 мин).

Результаты ПЦР визуализировали с помощью электрофореза в 2% агарозном геле с добавлением бромистого этидия.

Таблица 1. Характеристика праймеров, использованных для детекции TAL-эффекторов
 Table 1. Characteristics of used primers for detection of TAL effectors

Пара праймеров	Нуклеотидная последовательность	Температура отжига, t°C	Ожидаемый фрагмент, bp	Источник
1	5'-gccgactgcagatcgtgg-3' 5'-ctgcctccactgcggtc-3'	65	749	[17]
2	5'-cgctcagccaacacccg-3' 5'-caccgctcagtgcatggc-3'	65	270	[17]
3	5'-cagttatctgcctgatcc-3' 5'-ctggacgctaccaggctc-3'	60	716	[17]
4	5'-gcattvgatgancatgac-3' 5'-ccctgatgcctggaggatagc-3'	60	150	[25]

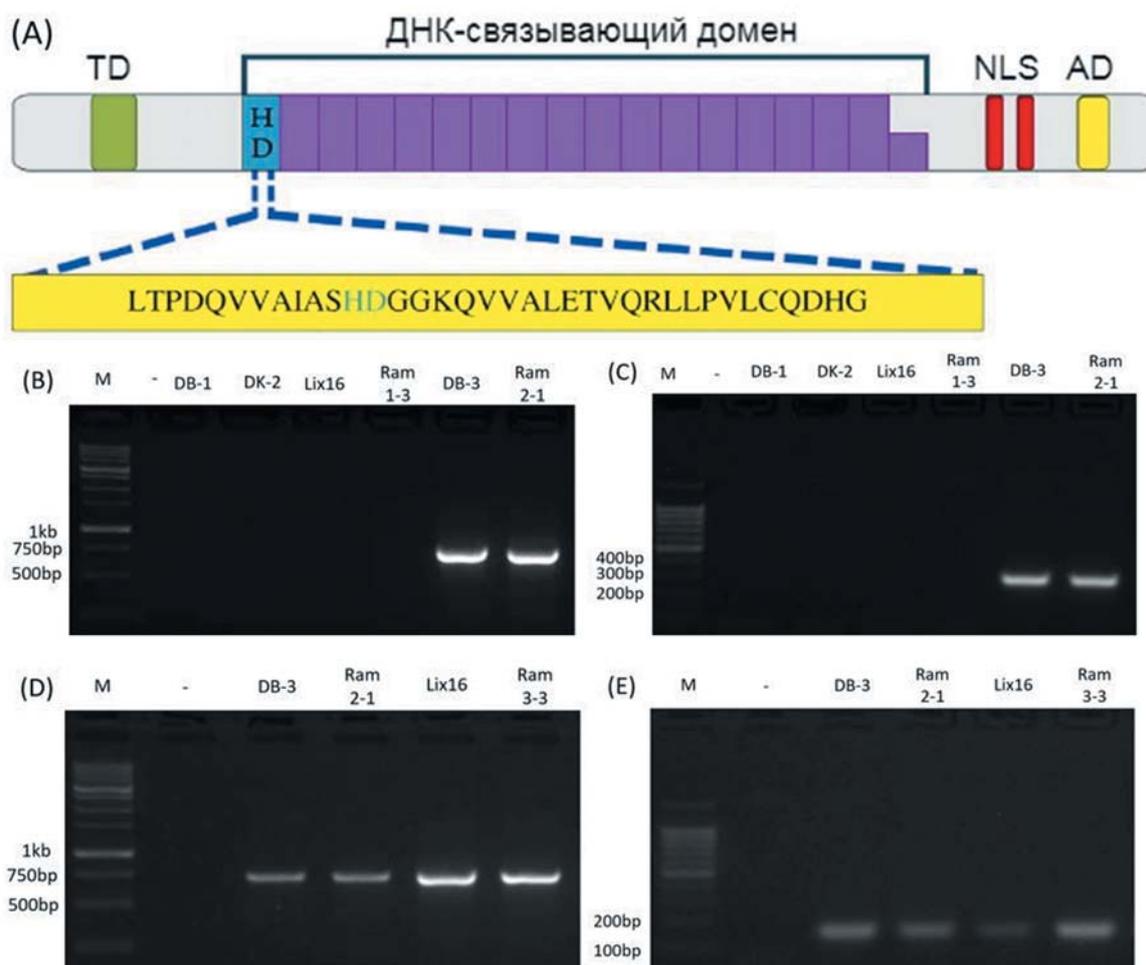


Рис. 1. Структура TALE и амплификация его фрагментов для поиска в Xcc. А – Структура TALE (TD – Translocation Domain, транслокационный домен; NLS – Nuclear Localization Signal, сигнал ядерной локализации; AD – Activation Domain, активирующий домен). В-Е – Пример электрофоретического анализа в результате ПЦР фрагментов гена TALE в изолятах *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* с использованием пар праймеров F1+R1 (В), F2+R2 (С), F3+R3 (D), F4+R4 (E). Сверху отображены названия изолятов, М – стандарт длин ДНК (В и D – 1kb, Евrogen, Россия; С и E – 100bp+, Евrogen, Россия)

Fig. 1. Structure of TALE and amplification of its fragments for search in Xcc. A – Structure of TALE (TD – Translocation Domain; NLS – Nuclear Localization Signal; AD – Activation Domain). B-E – Example of electrophoretic analysis after PRC of the TALE gene fragments in *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* isolates using pairs of primers F1+R1 (B), F2+R2 (C), F3+R3 (D), F4+R4 (E). The names of isolates are shown above; M is the standard of DNA lengths (B and D – 1kb, Evrogen, Russia; C and E – 100bp+, Evrogen, Russia)

Результаты и обсуждение

Всего была проанализирована выборка из 50 изолятов Хсс, собранных в России, преимущественно в Московской области и Краснодарском крае. Для поиска генов TAL-эффекторов было использовано 4 пары праймеров, подобранных на консервативные участки 5 и 3 концов tal генов [17, 25].

Среди 50 изолятов только 4 показали присутствие генов TAL-эффекторов (табл. 2, рис. 1). Интересно, что они относятся к разным расам — 1, 3 и 4, однако все они были собраны в Московской области с растений капусты. Из использованных пар праймеров только две сработали для всех 4 изолятов, что свидетельствует о полиморфизмах в tal генах. Не исключено и то, что эти изоляты (Ram 3-3 и Lix16) получили свои гены TAL-эффекторов от других видов *Xanthomonas* в результате горизонтального переноса генов.

Неожиданным результатом оказалась низкая представленность TAL-эффекторов среди российских изолятов Хсс. В предыдущем исследовании [22] было показано, что у Хсс tal гены присутствуют в гораздо меньшем числе и существенно менее разнообразны чем у многих штаммов *X. oryzae* или *X. citri*, тем не менее, они были найдены в половине исследуемой коллекции изолятов, которая была собрана в 1939-2002

годы в разных странах Европы, Америки и Китае. Возможно, скудность найденных tal генов объясняется тем, что большая часть изолятов была собрана с белокочанной капусты. Скорее всего, TAL-эффекторы не являются главным фактором патогенности у Хсс, несмотря на то, что их действие очевидно усиливает симптомы сосудистого бактериоза капусты [22]. Тем не менее, они могут использоваться для расширения круга хозяев. В пользу этого свидетельствует то, что наиболее подходящие мишени TAL-эффекторов были найдены в геноме *B. rapa* [22]. Тогда как для Хсс 6 расы, для которой обычным хозяином является *B. rapa* [2] был описан TAL-эффектор, подтвержденной мишенью которого является ген *B. oleracea* [17].

С другой стороны, места сбора изолятов ограничивались Московской областью и Краснодарским краем и, возможно, это особенность местных популяций Хсс. Размеры исследованных выборок для обоих регионов позволяют считать их репрезентативными. В таком случае требуются дальнейшие сборы и проверки изолятов, в том числе с разных растений-хозяев. Изоляты, для которых было показано присутствие генов TAL-эффекторов, необходимо секвенировать, выявлять последовательности tal генов и искать мишени в геномах растений.

Таблица 2. Результаты проверки коллекции изолятов Хсс на наличие TAL-эффекторов
Table 2. Results of screening the Хсс isolate collection for the presence of TAL effectors

№	Штамм	Растение-хозяин	Год	Происхождение	Раса	Результат ПЦР			
						1	2	3	4
1	Хсс 1/1	Капуста белокочанная	2017	Московская область, Дмитровский район	6	-	-	-	-
2	Хсс 2/12	Капуста белокочанная	2017	Московская область, Дмитровский район	6	-	-	-	-
3	Хсс 2/16	Капуста белокочанная	2017	Московская область, Дмитровский район	нд	-	-	-	-
4	ВК-55	Капуста белокочанная	2017	Краснодарский край	нд	-	-	-	-
5	ВК-58	Капуста белокочанная	2017	Краснодарский край	нд	-	-	-	-
6	СК-72	Цветная капуста	2017	Краснодарский край	нд	-	-	-	-
7	СК-74	Цветная капуста	2017	Краснодарский край	нд	-	-	-	-
8	Дмо 1-1	Капуста белокочанная	2016	Московская область, Дмитровский район	нд	-	-	-	-
9	Вul	Капуста белокочанная	2016	Московская область, Дмитровский район	4	-	-	-	-
10	Дмо 2-1	Капуста белокочанная	2016	Московская область, Дмитровский район	нд	-	-	-	-
11	SM-2	Капуста белокочанная	2016	Московская область, Дмитровский район	нд	-	-	-	-
12	Дмо 2-2	Капуста белокочанная	2016	Московская область, Дмитровский район	нд	-	-	-	-
13	СК-71	Цветная капуста	2017	Краснодарский край	нд	-	-	-	-
14	Хсс 3/23	Капуста белокочанная	2017	Московская область, Дмитровский район	нд	-	-	-	-
15	SM-1	Капуста белокочанная	2016	Московская область, Дмитровский район	нд	-	-	-	-
16	Хсс 3/27	Капуста белокочанная	2017	Московская область, Дмитровский район	нд	-	-	-	-
17	Bes-1	Капуста белокочанная	2016	Московская область, Дмитровский район	нд	-	-	-	-
18	Дмо 2-3	Капуста белокочанная	2016	Московская область, Дмитровский район	нд	-	-	-	-
19	Дмо 1-3	Капуста белокочанная	2016	Московская область, Дмитровский район	нд	-	-	-	-
20	СК-73	Цветная капуста	2017	Краснодарский край	нд	-	-	-	-

Продолжение таблицы 2
Continuation of table 2

№	Штамм	Растение-хозяин	Год	Происхождение	Раса	Результат ПЦР			
						1	2	3	4
21	DK-1	Капуста белокочанная	2012	Московская область, Серпуховский район	1	-	-	-	-
22	Cas	Капуста белокочанная	2016	Московская область, Дмитровский район	нд	-	-	-	-
23	Dasch-1	Капуста белокочанная	2006	Московская область, Серпуховский район	нд	-	-	-	-
24	Ram 4-2	Капуста белокочанная	2012	Московская область, Раменский район	1	-	-	-	-
25	Ram 1-1	Капуста белокочанная	2012	Московская область, Раменский район	3	-	-	-	-
26	B-3	Кольраби	2012	Московская область, ОПХ Быково	3	-	-	-	-
27	Ram 4-1	Капуста белокочанная	2012	Московская область, Раменский район	1	-	-	-	-
28	Dasch-3	Капуста белокочанная	2006	Московская область, Серпуховский район	нд	-	-	-	-
29	Ram 3-1	Капуста белокочанная	2012	Московская область, Раменский район	1	-	-	-	-
30	DB-3	Капуста белокочанная	2012	Московская область, Серпуховский район	1	+	+	+	+
31	Ram 3-2	Капуста белокочанная	2012	Московская область, Раменский район	1	-	-	-	-
32	Ram 4-3	Капуста белокочанная	2012	Московская область, Раменский район	3	-	-	-	-
33	DB-2	Капуста белокочанная	2012	Московская область, Серпуховский район	1	-	-	-	-
34	Ram 3-3	Капуста белокочанная	2012	Московская область, Раменский район	1	+	-	+	+
35	Lix16	Капуста	2006	Московская область, Коломенский район	4	-	-	+	+
36	Ram 1-3	Капуста белокочанная	2012	Московская область, Раменский район	3	-	-	-	-
37	DK-2	Капуста белокочанная	2012	Московская область, Серпуховский район	1	-	-	-	-
38	Ram 1-2	Капуста белокочанная	2012	Московская область, Раменский район	3	-	-	-	-
39	Bun-1	Капуста белокочанная	2006	Московская область, Дмитровский район	4	-	-	-	-
40	Bun-3	Капуста белокочанная	2006	Московская область, Дмитровский район	нд	-	-	-	-
41	Ram 2-2	Капуста белокочанная	2012	Московская область, Раменский район	3	-	-	-	-
42	Dmo 1-2	Капуста белокочанная	2016	Московская область, Дмитровский район	нд	-	-	-	-
43	Bun-2	Капуста белокочанная	2006	Московская область, Дмитровский район	3	-	-	-	-
44	Ram 2-1	Капуста белокочанная	2012	Московская область, Раменский район	3	+	+	+	+
45	B-2	Кольраби	2012	Московская область, ОПХ Быково	3	-	-	-	-
46	DK-3	Капуста белокочанная	2012	Московская область, Серпуховский район	1	-	-	-	-
47	DB-1	Капуста белокочанная	2012	Московская область, Серпуховский район	1	-	-	-	-
48	Xcc-2023	Капуста белокочанная	2023	Россия	1	-	-	-	-
49	1339	Рапс	нд	Россия	4	-	-	-	-
50	1333	Рапс	нд	Россия	4	-	-	-	-

• Литература / References

- Dow J.M., Daniels M.J. Pathogenicity Determinants and Global Regulation of Pathogenicity of *Xanthomonas campestris* pv. *campestris*. In: Current Topics in Microbiology and Immunology. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg; 1994. P. 29–41. https://doi.org/10.1007/978-3-642-78624-2_2
- Vicente J.G., Conway J., Roberts S.J., Taylor J.D. Identification and Origin of *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* Races and Related Pathovars. *Phytopathology*. 2001;91(5):492–499. <https://doi.org/10.1094/phyto.2001.91.5.492>
- Kamoun S., Kamdar H.V., Tola E., Kado CI. A vascular hypersensitive responses: role of the hrpX locus. *Mol. Plant-Microbe Interact.* 1992;(5):22-23. <https://doi.org/10.1094/MPMI-5-022>
- Fargier E., Manceau C. Pathogenicity assays restrict the species *Xanthomonas campestris* into three pathovars and reveal nine races within *X. campestris* pv. *campestris*. *Plant Pathol.* 2007;56(5):805–18. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3059.2007.01648.x>
- Cruz J., Tenreiro R., Cruz L. Assessment of diversity of *Xanthomonas campestris* pathovars affecting cruciferous plants in Portugal and disclosure of two novel *X. campestris* pv. *campestris* races. *Journal of Plant*

- Pathology*. 2017;99(2):403-414. <https://doi.org/10.4454/JPP.V99I2.3890>
- Ха В.Т.Н., Джалилов Ф.С., Виноградова С.В., Кырова Е.И., Игнатов А.Н. Генетическое разнообразие возбудителя сосудистого бактериоза в России: полиморфизм пцр фрагментов. *Защита картофеля*. 2014;(2):21-25. <https://www.elibrary.ru/tmmlbt> [Ха В.Т.Н., Dzhaliyov F.S., Vinogradova S., Kyrova E., Ignatov A. Genetic diversity of black rot pathogen in Russia: Plant reaction. *Zashchita Kartofelya*. 2014;(2):21-25. (In Russ.) <https://www.elibrary.ru/tmmlbt>]
 - Boch J., Bonas U. *Xanthomonas* AvrBs3 family-type III effectors: Discovery and function. *Annu Rev Phytopathol.* 2010;48(1):419–36. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-080508-081936>
 - van Schie C.C.N., Takken F.L.W. Susceptibility genes 101: How to be a good host. *Annu Rev Phytopathol.* 2014;52(1):551–581. <https://doi.org/10.1146/annurev-phyto-102313-045854>
 - Yang B., Sugio A., White F.F. Os8N3 is a host disease-susceptibility gene for bacterial blight of rice. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2006;103(27):10503–10508. <https://doi.org/10.1073/pnas.0604088103>
 - Antony G., Zhou J., Huang S., Li T., Liu B., White F., Yang B. Rice xa13 recessive resistance to bacterial blight is defeated by induction of the disease susceptibility gene Os-11N3. *Plant Cell.* 2010;22(11):3864–76. Available from: <https://doi.org/10.1105/tpc.110.078964>

11. Yu Y., Streubel J., Balzergue S., Champion A., Boch J., Koebnik R., et al. Colonization of rice leaf blades by an African strain of *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae* depends on a new TAL effector that induces the rice nodulin-3 Os1N1N3 gene. *Mol Plant Microbe Interact.* 2011;24(9):1102–1113. <https://doi.org/10.1094/mpmi-11-10-0254>
12. Streubel J., Pesce C., Hutin M., Koebnik R., Boch J., Szurek B. Five phylogenetically close rice SWEET genes confer TAL effector-mediated susceptibility to *Xanthomonas oryzae* pv. *oryzae*. *New Phytol.* 2013;200(3):808–819. <https://doi.org/10.1111/nph.12411>
13. Cohn M., Bart R.S., Shybut M., Dahlbeck D., Gomez M., Morbitzer R., et al. *Xanthomonas axonopodis* virulence is promoted by a transcription activator-like effector-mediated induction of a SWEET sugar transporter in cassava. *Mol Plant Microbe Interact.* 2014;27(11):1186–1198. <https://doi.org/10.1094/mpmi-06-14-0161-r>
14. Cox K.L., Meng F., Wilkins K.E., Li F., Wang P., Booher N.J., et al. TAL effector driven induction of a SWEET gene confers susceptibility to bacterial blight of cotton. *Nat Commun.* 2017;8(1): 15588 <https://doi.org/10.1038/ncomms15588>
15. Hu Y., Zhang J., Jia H., Sosso D., Li T., Frommer W.B., et al. Lateral organ boundaries 1 is a disease susceptibility gene for citrus bacterial canker disease. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2014;111(4):E521–E529. <https://doi.org/10.1073/pnas.1313271111>
16. Zhang J., Huguet-Tapia J.C., Hu Y., Jones J., Wang N., Liu S., et al. Homologues of CsLOB1 in citrus function as disease susceptibility genes in citrus canker. *Mol Plant Pathol.* 2017;18(6):798–810. <https://doi.org/10.1111/mpp.12441>
17. Zlobin N., Lebedeva M., Monakhova Y., Ustinova V., Taranov V. An ERF121 transcription factor from Brassicaceae is a target for the conserved TAL-effectors from different *Xanthomonas campestris* pv. *campestris* strains. *Mol Plant Pathol.* 2021;22(5):618–24. <https://doi.org/10.1111/mpp.13048>
18. Schwartz A.R., Morbitzer R., Lahaye T., Staskawicz B.J. TALE-induced bHLH transcription factors that activate a pectate lyase contribute to water soaking in bacterial spot of tomato. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2017;114(5):E897–E903. <https://doi.org/10.1073/pnas.1620407114>
19. Christian M., Cermak T., Doyle E.L., Schmidt C., Zhang F., Hummel A., et al. Targeting DNA double-strand breaks with TAL effector nucleases. *Genetics.* 2010;186(2):757–761. <https://doi.org/10.1534/genetics.110.120717>
20. Erkes A., Grove R.P., Žarković M., Krautwurst S., Koebnik R., Morgan R.D., et al. Assembling highly repetitive *Xanthomonas* TALomes using Oxford Nanopore sequencing. *BMC Genomics.* 2023;24(1):151. <https://doi.org/10.1186/s12864-023-09228-1>
21. Ferreira R.M., de Oliveira A.C.P., Moreira L.M., Belasque J.Jr., Gourbeyre E., Siguier P., et al. A TALE of transposition: Tn 3-like transposons play a major role in the spread of pathogenicity determinants of *Xanthomonas citri* and other xanthomonads. *MBio [Internet].* 2015;6(1). <https://doi.org/10.1128/mbio.02505-14>
22. Denancé N., Szurek B., Doyle E.L., Lauber E., Fontaine-Bodin L., Carrère S., et al. Two ancestral genes shaped the *Xanthomonas campestris* TAL effector gene repertoire. *New Phytol.* 2018;219(1):391–407. <https://doi.org/10.1111/nph.15148>
23. Chu Z., Fu B., Yang H., Xu C., Li Z., Sanchez A., et al. Targeting xa13, a recessive gene for bacterial blight resistance in rice. *Züchter Genet Breed Res.* 2006;112(3):455–461. <https://doi.org/10.1007/s00122-005-0145-6>
24. Hutin M., Sabot F., Ghesquière A., Koebnik R., Szurek B. A knowledge-based molecular screen uncovers a broad-spectrum OsSWEET14 resistance allele to bacterial blight from wild rice. *Plant J.* 2015;84(4):694–703. <https://doi.org/10.1111/tbj.13042>
25. Mokryakov M.V., Abdeev I.A., Piruzyan E.S., Schaad N.W., Ignatov A.N. Diversity of effector genes in plant pathogenic bacteria of genus *Xanthomonas*. *Microbiology.* 2010;79(1):58–65. <https://doi.org/10.1134/s002626171001008x>
26. Kay S., Boch J., Bonas U. Characterization of AvrBs3-like effectors from a Brassicaceae pathogen reveals virulence and avirulence activities and a protein with a novel repeat architecture. *Mol Plant Microbe Interact.* 2005;18(8):838–48. <https://doi.org/10.1094/mpmi-18-0838>
27. Лазарев А.М., Мысник Е.Н., Игнатов А.Н. Ареал и зона вредности сосудистого бактериоза капусты. *Вестник защиты растений.* 2017;1(91):52–55. <https://www.elibrary.ru/wfqynd> [Lazarev A.M., Mysnik E.N., Ignatov A.N. Area and zone of harmfulness of vascular bacteriosis of cabbage. *Plant Protection News.* 2017;1(91):52–55. (In Russ.) <https://www.elibrary.ru/wfqynd>]
28. Ревин В.В., Лияськина Е.В., Покидько Б.В., Пименов Н.В., Марданов А.В., Равин Н.В. Характеристика нового штамма *Xanthomonas campestris* M 28 – продуцента ксантана, исследование генома, условий культивирования и физико-химических и реологических свойств полисахарида. *Прикладная химия и микробиология.* 2021;57(3):251–261. <https://doi.org/10.31857/s0555109921030107> <https://www.elibrary.ru/gbfrvp> [Revin V.V., Liyas'kina E.V., Pokid'ko B.V., Pimenov N.V., Mardanov A.V., Ravin N.V.. Characteristics of a new strain of *Xanthomonas campestris* M 28 – a xanthan producer, study of the genome, cultivation conditions and physicochemical and rheological properties of the polysaccharide. *Applied Biochemistry And Microbiology.* 2021;57(3):251–261. (In Russ.) <https://doi.org/10.31857/s0555109921030107> <https://www.elibrary.ru/gbfrvp>]
29. Plant Protection Research Institute (South Africa), BioNET-INTERNATIONAL., Switzerland. Direktion für Entwicklungszusammenarbeit und Humanitäre Hilfe. Introduction to practical phytobacteriology: A manual for phytobacteriology. 1999.

Об авторах:

Оксана Леонидовна Ражина – аспирант, младший научный сотрудник, <http://orcid.org/0009-0007-2103-1067>, SPIN-код: 4365-8902, oksana-razhina@yandex.ru
Марина Валерьевна Лебедева – кандидат биол. наук, старший научный сотрудник, <http://orcid.org/0000-0001-5711-8331>, SPIN-код: 1681-8890, marilistik@mail.ru
Кирилл Алексеевич Черняев – аспирант, младший научный сотрудник, skdw12345@gmail.com
Александр Николаевич Игнатов – доктор биол. наук, профессор, <http://orcid.org/000-0003-2948-753X>, SPIN-код: 3324-4985, an.ignatov@gmail.com
Февзи Сеид-Умерович Джалилов – доктор биол. наук, проф., зав. кафедрой защиты растений, <http://orcid.org/0000-0002-5014-8375>, SPIN-код: 3033-3991, dzhalilov@rgau-msha.ru
Василий Васильевич Таранов – кандидат биол. наук, заведующий лабораторией стрессоустойчивости растений, <http://orcid.org/0000-0002-0728-0346>, SPIN-код: 5008-4691, автор для переписки, v.taranov1@gmail.com

About the Authors:

Oksana L. Razhina – PhD Student, Junior Researcher, <http://orcid.org/0009-0007-2103-1067>, SPIN-code: 4365-8902, oksana-razhina@yandex.ru
Marina V. Lebedeva – Cand. Sci. (Biology), Senior Researcher, <http://orcid.org/0000-0001-5711-8331>, SPIN-code: 1681-8890, marilistik@mail.ru
Kirill A. Cherniaev – PhD Student, Junior Researcher, <http://orcid.org/0009-0007-7180-892X>, skdw12345@gmail.com
Aleksandr N. Ignatov – Dr. Sci. (Biology), Professor, <http://orcid.org/0000-0003-2948-753X>, SPIN-code: 3324-4985, an.ignatov@gmail.com
Fevzi S. Dzhalilov – Dr. Sci. (Biology), Professor, Head of the Plant Protection Department, <http://orcid.org/0000-0002-5014-8375>, SPIN-code: 3033-3991, dzhalilov@rgau-msha.ru
Vasily V. Taranov – Cand. Sci. (Biology), Head of the Plant Stress Tolerance, <http://orcid.org/0000-0002-0728-0346>, SPIN-code: 5008-4691, Corresponding Author, v.taranov1@gmail.com